



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación intraespecífica en la supervivencia de la
lagartija vivípara *Sceloporus grammicus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

YAZMÍN HANANÍ ZURITA GUTIÉRREZ



DIRECTOR DE TESIS:
Dr. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
(2011)



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

Zurita
Gutiérrez
Yazmín Hananí
56139720
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304595792

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

Dr.
Gustavo
Casas
Andreu

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Irene
Pisanty
Baruch

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Mónica
Salmerón
Estrada

7. Datos del trabajo

Variación intraespecífica en la supervivencia de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus*.
63 pp.
2011

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, en donde he pasado los últimos cinco años y espero pasar los demás.

A mi tutor José Jaime Zúñiga Vega y a Hibraim Adán Pérez Mendoza, sin ellos este trabajo no hubiera sido posible.

A los profesores del taller Investigación Ecológica en Poblaciones y Comunidades: Jorge Arturo Meave del Castillo, Teresa Valverde Valdés, Consuelo Bonfil Sanders, Eduardo Pérez García y Carlos Martorell Delgado.

A todos los que ayudaron en el campo, sobre todo a quienes fueron a la mayoría de las salidas: Hibraim Adán Pérez Mendoza, Israel Solano Zavaleta, Ana Laura Hernández Rosas, Alejandro Molina Moctezuma y Pedro Eloy Mendoza Hernández.

A los sinodales por sus valiosos comentarios: Fausto Méndez de la Cruz, Gustavo Casas Andreu, Mónica Salmerón Estrada, y especialmente a Irene Pisanty Baruch, a quien admiro profundamente.

A todos los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología, en especial a sus técnicos Pedro Eloy Mendoza Hernández y Mariana Hernández Apolinar.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, de donde se obtuvo el financiamiento través del proyecto número IN206309.

A los buenos amigos fuera y dentro de la facultad: Valgañón, Marcos Fernández "Bateria", David Contreras "Biriba branca", Damián "Tenedor", Jorge Toledano "Tole", Olga Flores, Lorena Ament.

A mi hermano.

Y a mi madre, por todo.

Y el Adán que mordió la manzana, me pregunto que tanto dudó,
si supiera lo que de esa rama con su mano empezó.
Del pecado a la luz nos andamos, y entre enanos no es bueno juzgar,
vaya pues esta mano al pecado si es pecado pensar.

“Del pecado” Alejandro Filio.

Esa pieza doctrinal observaba que la lotería
es una interpolación del azar en el orden del mundo
y que aceptar errores no es contradecir el azar:
es corroborarlo.

“La lotería en Babilonia”
El jardín de los senderos que se bifurcan. Ficciones.
Jorge Luis Borges.

Índice

0.1. Resumen	7
0.2. Abstract	8
1. Introducción	9
2. Marco teórico	10
2.1. Efecto de la temperatura en la supervivencia	10
2.2. Costos de historias de vida	14
3. Objetivos	21
3.1. Objetivo general	21
3.2. Objetivos particulares	21
4. Hipótesis	21
5. Métodos	23
5.1. Especie de estudio	23
5.2. Sitios de estudio	23
5.3. Experimento de marcaje y recaptura	27
5.4. Análisis de datos	29
6. Resultados	34
6.1. Resultados generales del trabajo de campo	34
6.2. Selección del mejor modelo	34
6.3. Tasas de supervivencia	36
6.4. Tasas de recaptura	39
7. Discusión	43
7.1. Periodos de actividad	43
7.1.1. Diferencias entre sitios	43

7.1.2. Diferencias entre estaciones	45
7.1.3. ¿Las lagartijas podrían estar más tiempo activas durante el invierno? .	48
7.2. Costos de la reproducción sobre la supervivencia	50
8. Conclusiones	54
9. Referencias	55

0.1. Resumen

Para los ectotermos, la temperatura es un factor muy importante que moldea su historia de vida, ya que determina el tiempo que los individuos pueden estar activos. Se espera que sitios y épocas cálidas generen menores tasas de supervivencia en ectotermos como las lagartijas, debido a que los individuos están más tiempo activos, comparados con sitios y épocas frías. También es posible que existan diferencias en la supervivencia debidas al sexo, sobre todo en organismos vivíparos, ya que las hembras preñadas están bajo mayor estrés metabólico, pueden presentar desventajas motoras y sus necesidades energéticas podrían llevarlas a estar más tiempo activas. En esta investigación se puso a prueba el efecto conjunto de la localidad, la estación y el sexo sobre la supervivencia en ocho poblaciones de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus*, mediante un experimento de captura-recaptura. Los datos fueron analizados a través de métodos de máxima verosimilitud y de inferencia basada en modelos estadísticos múltiples. Los resultados no apoyaron la hipótesis de la relación entre supervivencia y tiempo de actividad ni la de un costo de la reproducción específico para las hembras. La supervivencia resultó similar entre poblaciones y sexos, pero diferente entre estaciones. La estación fría resultó en menor supervivencia en todas las poblaciones, lo que sugiere que bajas temperaturas aumentan la probabilidad de morir tanto para machos como para hembras o que ambos sexos sufren de costos asociados a la reproducción durante estos meses fríos.

0.2. Abstract

Temperature is a key factor that shapes the life histories of ectotherms, given that it determines the amount of time that individuals can remain active. In relatively warm sites and during relatively warm seasons, ectotherms such as lizards, are expected to experience lower survival rates because individuals remain active during longer time periods, compared to colder sites and colder seasons. In addition, survival might be sex-dependent, specially in viviparous organisms, given that pregnant females suffer from increased metabolic stress, locomotor disadvantages, and a greater need to be active for longer periods due to additional energetic requirements. In this study, I tested for the combined effect of locality, season, and sex on the survival of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* in eight different populations, by means of a mark-recapture experiment. Data were analysed through maximum likelihood and multi-model inference methods. The results did not support the hypothesis stating a relationship between survival and activity time nor that suggesting a female-specific reproductive cost. Survival was similar among populations and between sexes, but differed between seasons. During the cold season survival rates were lower in all populations, which suggests that low temperatures increase mortality risk for both males and females or that both sexes suffer from reproductive costs during these cold months.

1. Introducción

Las características de historias de vida en poblaciones naturales varían ampliamente (Stearns, 1992). Son muchos los factores (tanto bióticos como abióticos) que pueden afectar a este tipo de atributos (e.g., Rose, 1981). De hecho, las poblaciones de una misma especie pueden diferir marcadamente en sus características de historias de vida. La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes que moldea de manera intraespecífica las historias de vida de los ectotermos (Adolph y Porter, 1996), lo que repercute directamente en el metabolismo y el crecimiento, e indirectamente en la edad a la madurez y en el tamaño y número de huevos (Angilletta *et al.*, 2006).

Las lagartijas diurnas mantienen su temperatura corporal por mecanismos fisiológicos o conductuales (Vitt y Pianka, 1994). Sin embargo, la temperatura ambiental determina en gran medida la temperatura corporal de estos organismos y el tiempo en que pueden mantenerse activos (Angilletta, 2009). Como la temperatura ambiental cambia según la geografía y la estación del año, los individuos no pueden mantenerse activos la misma cantidad de tiempo durante el día o durante el año en diferentes localidades (Adolph y Porter, 1993; 1996; Wilson y Cooke, 2004; Sepúlveda *et al.*, 2008).

Una consecuencia directa de este efecto de la temperatura es que en lugares y meses cálidos, ciertos ectotermos como las lagartijas, al mantenerse activos, están más tiempo bajo riesgo de ser depredadas y su supervivencia tiende a ser relativamente menor (Tinkle *et al.*, 1970). Por el contrario, en ambientes y periodos fríos, las lagartijas, al estar inactivas sufren menores riesgos y mayores tasas de supervivencia (Zúñiga-Vega, 2005).

Otro factor que puede generar variación intraespecífica en las tasas de mortalidad es el sexo. Es posible que existan diferencias entre machos y hembras en la probabilidad de sobrevivir; debido a diferencias inherentes a distintos costos de reproducción (Beuchat y Ellner, 1987; Webb, 2004; Shine, 2006). Las hembras por ejemplo, podrían necesitar más energía durante la temporada de reproducción, en comparación con la que requieren para su mantenimiento mientras no están gestando (Pianka y Vitt, 2003), por lo tanto puede esperarse que las hembras que están gestando estén mayor tiempo activas o presenten alguna desventaja motora en comparación con los machos, los juveniles y las hembras no preñadas (Heulin *et al.*, 1997;

Qualls y Shine, 1998). Como consecuencia, las hembras pueden experimentar un costo en la reproducción que se expresa en menor supervivencia durante la época en la que están gestando.

La investigación sobre cómo afecta la temperatura a la historia de vida de los ectotermos se ha centrado principalmente en comprender sus efectos sobre la tasa de crecimiento corporal y la talla a la madurez (Angilletta *et al.*, 2004; Stillwell y Fox, 2005), pero como es que la temperatura del ambiente genera mortalidad no ha sido un tema principal. Similarmente, los costos en reproducción se han estimado sobre crecimiento y reproducción futura (van Deventer, 1978; Vitt y Pianka, 1994). Los trabajos que estiman el efecto de la reproducción sobre la supervivencia son frecuentes en aves, pero no en ectotermos (e.g. Gustafsson *et al.*, 1994; Ghalambor y Martin, 2001; Dinsmore *et al.*, 2002; Crespín *et al.*, 2006; Robb *et al.*, 2008). No existen trabajos que evalúen de manera conjunta cómo cambia la probabilidad de supervivencia de una misma especie de lagartijas que habita en diferentes lugares, a través del año, y según el sexo (Lemos-Espinal *et al.*, 1998).

Esta investigación pone a prueba el efecto conjunto de la localidad, la estación y el sexo sobre la supervivencia de diferentes poblaciones de la misma especie. El modelo de estudio es la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Wiegmann, 1828). Los resultados contribuirán a la comprensión de:

1. Las variaciones intraespecíficas en las historias de vida de ectotermos, particularmente lagartijas.
2. Los mecanismos a través de los cuales evoluciona dicha variación en ambientes distintos.

2. Marco teórico

2.1. Efecto de la temperatura en la supervivencia

La teoría de historias de vida tiene como objetivo conocer los procesos que han dado origen a la diversidad de ciclos de vida que se observan en la naturaleza. También intenta comprender por qué los atributos relacionados con la supervivencia, el crecimiento corporal y

la reproducción (llamados atributos de historias de vida) cambian espacial y temporalmente y cómo esta variación impacta la eficacia de los organismos dentro de sus poblaciones (Stearns, 1992; Roff, 2002).

Diversos estudios han demostrado que los caracteres de historias de vida (e.g., tamaño a la madurez sexual, número y tamaño de la prole, tasa de crecimiento corporal, longevidad, etc.) varían drásticamente dependiendo de las condiciones ambientales. Por ejemplo McMahon y Burton (2005) estudiaron cómo los cambios climáticos (específicamente el Niño) y la inversión de la madre modifican la supervivencia de los elefantes marinos (*Mirounga leonina*) durante el primer año de vida. Los autores encontraron que en los años en los que se presenta dicho evento oceanográfico, la supervivencia es más alta en comparación con otros años. Además la capacidad de la madre de adquirir y almacenar recursos es el factor más importante que determina la supervivencia de las crías durante su primer año de vida.

Mientras que las crías de elefantes marinos se ven beneficiadas durante los años en que se presenta el evento oceanográfico “El Niño”, los pollos de las gaviotas *Larus heermanni*, durante los años en los que se presenta El Niño experimentan tasas de supervivencia extremadamente bajas, ya que el agua se calienta y pierde productividad. Entonces, los padres son incapaces de alimentar a los pollos lo suficiente y éstos últimos, mueren (Velarde *et al.*, 2004).

Existen un sin fin de factores que pueden afectar las características de historia de vida de una población natural, tanto espacial, como temporalmente (Stearns, 1992; Roff, 2002). En las aves, por ejemplo, el fotoperiodo es el factor más importante que determina el tiempo en que ocurren diferentes eventos de su ciclo de vida, como la reproducción, la muda de plumas y las migraciones. Sin embargo, otros factores como la disponibilidad de alimento, la temperatura o la lluvia pueden modificar estos periodos o los eventos fisiológicos inherentes a ellos (Dawson, 2008). Para las lagartijas que viven en zonas templadas se ha reportado que la temperatura es la clave (ya sea directa o indirectamente) para iniciar el periodo de reproducción (Underwood, 1992).

Entre los factores que promueven variación en las historias de vida, la temperatura ha recibido considerable atención (Vitt y Pianka, 1994; Angilletta, 2009). La temperatura ambiental es drásticamente variable debido a los cambios en la irradiación que recibe la superficie terrestre. Estos cambios producen dos ciclos diarios: el día y la noche y, a una escala anual,

las estaciones del año. Cada punto geográfico (según su latitud y altitud) recibe diferentes niveles de irradiación solar, lo que provoca temperaturas ambientales distintas inclusive entre regiones geográficas relativamente cercanas (Oliver *et al.*, 2009).

La temperatura ambiental es uno de los factores más importantes que moldea las características de historia de vida de los ectotermos (i.e., organismos que dependen de la temperatura del ambiente para mantener su calor corporal y para regular sus funciones metabólicas; Pianka y Vitt, 2003), ya que modifica el tiempo que estos organismos pueden mantener la temperatura corporal óptima para estar activos (Adolph y Porter, 1993; 1996; Wilson y Cooke, 2004). Si existen las condiciones térmicas adecuadas, los ectotermos pueden activar su metabolismo, adquirir y digerir alimento y convertirlo en reservas y/o en biomasa (Vitt y Caldwell, 2008). En consecuencia, las características de historias de vida como la tasa de crecimiento corporal, la talla a la que se alcanza la madurez y la cantidad de energía que se destina a la reproducción dependen fuertemente de la temperatura ambiental.

Por ejemplo, Partridge *et al.* (1995) mantuvieron en laboratorio seis poblaciones de moscas de *Drosophila melanogaster*, a dos diferentes temperaturas (baja y alta) y observaron que después de cuatro años las poblaciones de moscas presentaron diferentes características de historia de vida en cada régimen de temperatura. En escarabajos del género *Nicrophorus*, la termorregulación y, por lo tanto, el tiempo de actividad es modificada por diversos factores, entre los que se encuentra la temperatura ambiental (Merrick y Smith, 2004). En cuatro especies distintas de saltamontes, la tasa de crecimiento corporal y la producción de huevos están asociadas positivamente con la temperatura (Willott y Hassall, 1998).

Debido a que los reptiles, como organismos ectotermos, muestran una alta dependencia de la temperatura, sus ciclos de vida están íntimamente relacionados con las variaciones térmicas entre sitios y a lo largo del tiempo (Angilletta, 2009). Heatwole (1970) notó que a pesar de que las lagartijas de la especie *Amphibolurus inermis* toleran temperaturas corporales altas, durante el verano, las lagartijas buscan refugio a medio día, mientras que en invierno están activas sólo unas pocas horas justamente alrededor del medio día. Grant (1990) estudió un fenómeno parecido con la temperatura corporal a la cual están activas las lagartijas de la especie *Sceloporus merriami*. Encontró que la temperatura corporal de las lagartijas por las mañanas es de 33°C, a medio día se encuentran escondidas en grietas y cuevas, mientras que

por las tardes su temperatura es de 37°C, lo que provoca que aumente la tasa metabólica y la pérdida de agua, y que disminuya su capacidad de movimiento. Esto se debe a que durante la tarde la temperatura general de los microhábitat es más alta que durante la mañana (entre 36 y 38°C y menor a 36°C respectivamente). Debido a que por las tardes la temperatura ambiental es relativamente alta, las lagartijas se ven obligadas a mantenerse activas a una temperatura corporal mayor que la óptima.

La reducción o ampliación del intervalo de tiempo en que los ectotermos pueden estar activos repercute directamente en el metabolismo (Sepúlveda *et al.*, 2008). Si la cantidad de tiempo en que pueden estar activos aumenta, las tasas de alimentación, de asimilación de energía y de crecimiento también aumentan. Similarmente, si la cantidad de tiempo de actividad disminuye, dichas tasas también disminuirán. (Angilletta *et al.*, 2006). Entonces, podría parecer muy favorable que aumente el tiempo de actividad ya que aparentemente la eficacia de la población también aumenta. Sin embargo, siguiendo los supuestos de Adolph y Porter (1993), si la mortalidad por hora de actividad es mayor que la mortalidad por hora de inactividad, se espera que cuando los individuos estén más tiempo activos, también experimenten mayores tasas de mortalidad porque el aumento de la tasa metabólica es costoso, y además están más tiempo bajo riesgo de ser depredados (Rose, 1981; Grant, 1990; Adolph y Porter, 1993; Karlsson y Wiklund, 2005).

En ambientes y estaciones relativamente cálidas, que generan largos periodos con temperaturas favorables (en latitudes y altitudes bajas), los ectotermos pueden estar activos durante más tiempo. En contraste, en ambientes y estaciones relativamente fríos (latitudes y altitudes altas), este tipo de organismos sufre de restricciones térmicas, por lo tanto, no pueden mantenerse activos durante periodos largos de tiempo (Adolph y Porter, 1993; 1996; Sears, 2005; Ragland y Kingsolver, 2008; Sepúlveda *et al.*, 2008).

Rose (1981) sugiere que la inactividad es, en realidad, una respuesta adaptativa para reducir el riesgo que corre un individuo de ser depredado y para conservar energía, incrementando así su probabilidad de sobrevivir y de reproducirse en el futuro. Esta autora argumenta que la inactividad no representa una respuesta a las inclemencias del clima. Por lo tanto, las lagartijas estarán activas sólo cuando los beneficios de estarlo excedan los costos o riesgos.

Adolph y Porter (1993) trabajan con una visión más “climática” y postulan que si se supone

que los individuos tienen una probabilidad de muerte constante por hora de actividad y ésta es mayor a la probabilidad de muerte por hora de inactividad, se espera que cuando los individuos estén más tiempo activos, también experimenten mayores tasas de mortalidad. Los autores mencionan que el modelo debería ser válido bajo cualquier patrón de actividad estacional. Es por esta razón que se decidió utilizar este modelo como hipótesis principal. Sin embargo existen otras posibilidades de cómo es que la temperatura genera mortalidad.

Una de estas hipótesis alternas es que la temperatura cause directamente la mortalidad, sin que esté mediada por el tiempo de actividad. En este caso las temperaturas extremas, que excedan los límites térmicos que los organismos pueden soportar, son las que causarían las muertes. Según Dawson (1960), Dawson (1967) y Murrish y Vance (1968) las muertes por temperaturas frías son más comunes que las muertes por sobrecalentamiento. En este escenario, las lagartijas presentarían mayores tasas de supervivencia en los sitios más cálidos y durante la estación cálida, mientras que en sitios y épocas frías presentarían menores tasas de supervivencia. Esto es, justamente el patrón opuesto al esperado por el modelo de Adolph y Porter (1993).

Otras posibilidades que modificarían el patrón esperado por el modelo del tiempo de actividad serían las interacciones de la temperatura con otros factores bióticos o abióticos. Las particularidades de cada localidad, como patrones de precipitación o abundancia y diversidad de presas potenciales o de depredadores, así como el tipo de vegetación y la densidad poblacional pueden ser las causas de variaciones drásticas en las tasas de supervivencia (Adolph y Porter, 1993; Pérez-Mendoza, 2009; Hellgren, 2010).

De los trabajos citados se desprende la pregunta de si en ambientes o épocas del año en los que los organismos ectotermos pueden permanecer más tiempo activos la probabilidad de sobrevivir es relativamente baja. En contraste, en ambientes o épocas del año en los que se presentan restricciones térmicas a la actividad, es posible esperar tasas de supervivencia relativamente altas. Este cuestionamiento fue uno de los que dio origen al presente trabajo de investigación.

2.2. Costos de historias de vida

Los costos, disyuntivos o trueques (*trade-offs*) tienen un rol central en la teoría de historias

de vida. Se definen como cualquier tipo de relación negativa entre dos rasgos, atributos o funciones (Stearns, 1992). Se explican a través del principio de asignación diferencial de recursos, el cual postula que un organismo cuenta con una cantidad limitada de recursos por la cual dos (o más) procesos compiten directamente. Incrementar la asignación de biomasa y energía a un proceso, resulta en la disminución de la asignación de recursos al otro (Stearns, 1992; Roff, 2002).

Stearns (1992) reconoce tres niveles a los que suceden estos trueques:

- * Fisiológicos: Se dan cuando dos o más características compiten por los recursos disponibles, mismos que son finitos en un organismo. Por ejemplo, Doughty y Shine (1998) exploraron la reproducción con capital (la energía dedicada a la reproducción ya está almacenada desde antes de que ésta comience) o con ingresos (la energía proviene del alimento ingerido durante la temporada en curso) en la lagartija vivípara *Eulamprus tympanum*. En el experimento se compararon hembras a las cuales se les permitió que almacenaran mayor cantidad de recursos antes de la reproducción contra hembras a las cuales no se les permitió. La adquisición de recursos durante la gestación no modificó el tamaño de los hijos, sin embargo, la cantidad de recursos almacenados provocó que las hembras tuvieran hijos más grandes un año después. Entonces, el esfuerzo reproductor puede estar influenciado por todo el año anterior. Angilletta *et al.* (2006) modelaron teóricamente los efectos de la temperatura ambiental en la evolución de estrategias de reproducción para los ectotermos. Mediante un análisis de rutas, estudiaron diferentes formas de cómo la temperatura modifica directa o indirectamente las características de historia de vida como el desempeño de la progenie, el tamaño y el número óptimo de la progenie y el tamaño de la madre. La modificación de alguna de estas características debido a la temperatura puede afectar indirectamente la dirección en la que evolucionan otras características, pues tendrán más, o menos, recursos disponibles. Los autores construyeron siete modelos que representan las relaciones entre la temperatura ambiental, el tamaño de la madre y el tamaño y el número de la progenie, bajo condiciones distintas. De los modelos construidos, el que tuvo mayor apoyo fue el efecto indirecto de la temperatura mediado por el tamaño de la madre. Cuando las madres son más grandes

tienen mayor capacidad de adquirir energía y destinarla a la reproducción. Este tipo de trueques restringe la optimización microevolutiva, es decir, la evolución de un carácter en cierta dirección afecta la dirección en la que evoluciona otro.

- * Microevolutivos: Suceden cuando, en una población, el cambio de un rasgo que aumenta la eficacia está ligado a uno que la disminuye. En otras palabras, cuando se favorece la presencia de un carácter entre los individuos de una población, necesariamente aumenta también la presencia de otro carácter ligado que disminuye la capacidad de los portadores de dejar descendencia reproductora. Por ejemplo, en los gupis (*Poecilia reticulata*) se han comparado poblaciones bajo niveles altos y bajos de depredación. Las hembras bajo mayor depredación destinan más energía a la reproducción, reflejándose en más hijos, aunque de menor tamaño. Sin embargo, cuando están gestando, el mayor volumen de los embriones hace que las hembras tengan un desempeño pobre de la velocidad de nado y distancia recorrida, por lo que quedan más vulnerables a la depredación en comparación con épocas en las que no están gestando (Ghalambor *et al.*, 2004). Downes (2001) observó que a altas densidades de depredadores las lagartijas jóvenes (*Lampropolis guichenoti*) se esconden más, por lo que tienen menos oportunidades de alimentarse provocando menores tasas de crecimiento, adultos más pequeños y vástagos más ligeros. Estos últimos caracteres disminuyen su eficacia, en comparación con lagartijas que coexisten con menos depredadores. La disyuntiva microevolutiva radica en que si se favorece una mayor probabilidad de sobrevivir (a través de mecanismos conductuales), la consecuencia es la evolución de crecimiento lento, menor tamaño e hijos más pequeños.
- * Macroevoolutivos: Este tipo de trueques se miden a niveles supraespecíficos y son definidos por análisis comparativos de variación fenotípica entre especies o entre grupos taxonómicos superiores. Esto es, si en el grupo taxonómico se presenta un rasgo fenotípico particular que aumenta su eficacia, éste está asociado a algún costo en otro atributo. En Zamora-Abrego *et al.* (2007) se ejemplifica muy bien este tipo de trueque. Estos autores analizaron 13 poblaciones de seis especies de lagartijas del género *Xenosaurus* y encontraron que el número de hijos está correlacionado inversamente con el tamaño que tienen los hijos al nacer. Es decir, las especies que producen más embriones por hembra, producen también neonatos de talla menor.

Las relaciones de únicamente diez características de historia de vida (características de los adultos: reproducción actual, reproducción futura, supervivencia, crecimiento y condición; características de los vástagos: número, tamaño, crecimiento, condición y supervivencia) generan 45 trueques distintos. Este número puede aumentar si se agregan características que puedan “competir” por los recursos. Los trueques no necesariamente son independientes unos de los otros, es decir, las relaciones negativas pueden ocurrir entre más de dos atributos en forma simultánea (Stearns, 1992).

De estas 45 disyuntivas son cinco las que han recibido mayor atención:

- * Reproducción actual y supervivencia. La reproducción puede llegar a ser tan costosa que puede comprometer la probabilidad de sobrevivir de los padres. Es producto del ajuste de la cantidad de esfuerzo reproductor en la temporada en curso, de modo tal que la probabilidad de éxito justifique el estrés fisiológico y el peligro para los padres. Existen diferentes tipos de historias de vida según la asignación de recursos destinados a la reproducción o a la supervivencia. Hautekèete *et al.* (2001), estudiaron en el complejo *Beta* (betabel), 6 tipos de ciclos de vida que van desde estrictamente semélparos hasta iteróparos longevos, a tres diferentes niveles de nutrimentos. Encontraron una correlación negativa entre la energía destinada a la reproducción y la destinada a la supervivencia en las plantas más longevas. A niveles bajos de nutrimentos la energía asignada a la reproducción era mínima, en comparación con la invertida bajo mayores niveles de nutrimentos. La correlación no era significativa en las plantas con una historia de vida intermedia, y las plantas que se reproducen sólo una vez no presentan el trueque. Este trueque entre reproducción y supervivencia asociado a los niveles de alimentación también ha sido observado en rotíferos cuando pasan momentos de hambruna (i.e. el gasto de energía es mayor que el consumo). Las especies que se reproducen durante la hambruna soportan mucho menos tiempo esta condición (0.4 días) en comparación con aquellas que no se reproducen (5 días) (Kirk, 1997).
- * Reproducción actual y reproducción futura. Sucede cuando el éxito en la reproducción de la temporada en curso impacta negativamente a la reproducción futura. Por ejemplo, producir muchas crías en la temporada actual tiene como consecuencia producir menos

en la siguiente temporada. Candolin (1998) reporta que los peces espinosos machos (*Gasterosteus aculeatus*) modulan su esfuerzo reproductor aclarando la coloración de apareamiento cuando hay mayor densidad de depredadores, de esta manera se balancea la reproducción de la temporada en curso y las subsecuentes. En las aves fragatas (*Fregata magnificens*) hay una temporada de reproducción, pero dos fechas de desove (una a mediados de octubre y otra a mediados de diciembre). Los machos ayudan a cuidar al único pollo que nace, sin embargo desertan en promedio a los 77 días. Los machos que anidan desde octubre cuidan por más días a sus pollos que los que anidan en diciembre, pero ambos grupos desertan de cuidarlo alrededor de las mismas fechas. Los padres que cuidan a sus pollos por más tiempo, logran mayor supervivencia de los hijos, pero tienen una menor probabilidad de aparearse en la siguiente temporada de reproducción (Osorno, 1999). Rivalan *et al.* (2005) reporta que las tortugas laúd (*Dermochelys coriacea*) tienen reproducción intermitente debido a que el gasto de energía en su reproducción es tal que no pueden mantenerlo anualmente, y deben esperar dos o tres años para su siguiente reproducción.

- * Reproducción y crecimiento. Se da cuando la inversión en la reproducción reduce o impide el crecimiento corporal, al menos durante la temporada en curso. Koenig y Knops (2000) hacen énfasis en que el crecimiento de los encinos (*Quercus*) se ve disminuido en años de formación masiva de semillas. Adler y Levins (1994) sintetizaron la información sobre los roedores que habitan islas, y observaron que están expuestos a mayor competencia intraespecífica, lo que incrementa su tamaño corporal a costa de retrasar su madurez y producir menores tamaños de camada, lo que se conoce como “síndrome de islas”. van Devender (1978) reporta que las hembras de *Basiliscus basiliscus* no presentan crecimiento perceptible durante la temporada de reproducción.
- * Reproducción y condición. Sucede cuando la asignación de recursos a la reproducción hace que la condición física se reduzca, generando menos recursos almacenados (reservas) después de la reproducción, más vulnerabilidad a enfermedades, menor resistencia a los parásitos, etc. Griffith (2000) reporta que cuando un gorrión macho (*Passer domesticus*) invierte más en la cría de sus pollos en alguna temporada de reproducción pierden ornamentación. En el carbonero común (*Parus major*), Ots y Horak (1996) observaron una

correlación positiva entre el peso de la nidada antes de emplumar y la intensidad de parásitos sanguíneos en los padres del género *Haemoproteus*. Los investigadores encontraron que la disminución experimental de la nidada hacía decrecer la intensidad de la parasitemia, lo que indica que los carboneros arriesgan su salud por reproducirse. En la gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*) Kitaysky *et al.* (1999) estudiaron la dinámica estacional de dos indicadores de la condición corporal (niveles basales de corticosterona y respuesta adrenal a estrés intenso) en dos niveles distintos de alimentación (dos colonias distintas). La condición corporal declinó a medida que avanzaba la temporada de reproducción, y hubo diferencias notables entre las colonias y entre las estaciones. La colonia con mayor alimentación tuvo siempre una mejor condición corporal que la de alimentación pobre. Dentro de la temporada de reproducción, el tiempo de desove y las últimas etapas de crianza de los pollos significaron en los padres una condición corporal menor que mientras los huevos son incubados y durante las primeras etapas de crianza, cuando tuvieron una condición corporal relativamente alta.

- * Número y tamaño de la progenie. Dada cierta cantidad de recursos, cualquier aumento en el volumen o peso de la progenie hará que ésta disminuya en número, o viceversa. Paul-Victor y Turnbull (2009) detectaron que plantas de *Arabidopsis thaliana* que crecieron en macetas llenas de tierra nutritiva presentan trucos entre el tamaño y número de las semillas, pues las plantas con más semillas, las producen más pequeñas. Williams (2001) provocó experimentalmente cambios en el número de puesta del ave diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) y observó que cuando aumenta el número de huevos puestos, el tamaño de dichos huevos disminuye. Además, las hembras logran el mismo número de emplumados con o sin tratamiento, por lo que el resultado en términos de eficacia es el mismo para las dos estrategias. Incluso la especie humana presenta este trueque. Walker *et al.* (2008) compararon datos de 612 especies de mamíferos, entre ellas 102 primates (incluida la especie humana). Compararon el peso y tamaño de las crías contra la fertilidad de las madres y observaron la disyuntiva en todos los niveles taxonómicos (mamífero, primates y humanos). En los primates, la relación entre tamaño y número de las crías fue cercana a -1, como predice la teoría.

La disyuntiva que más importa para efectos de este trabajo es la que corresponde a la reproducción actual y la supervivencia. Se espera que sean las hembras de la especie de estudio (*Sceloporus grammicus*) quienes puedan llegar a presentarla, ya que esta especie es vivípara y las hembras pasan un largo periodo de tiempo gestando (alrededor de seis meses del año; Jimenez-Cruz *et al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2005).

En el orden Squamata (lagartijas y serpientes), existe una gran variedad de niveles de placentación y de retención del huevo. Hay desde hembras que ponen huevos en etapas muy tempranas del desarrollo embrionario, hasta las que son estrictamente vivíparas (Murphy y Thompson, 2011). Las especies del género *Sceloporus* presentan una amplia gama de estas dos características (Andrews, 2000; Calderón-Espinosa, 2006; Lara-Resendiz, 2008). Incluso en una misma especie se pueden presentar ambas condiciones en regiones geográficas distintas, por ejemplo: *Lacerta vivípara* (Heulin *et al.*, 1997), *Lerista bougainvillii* (Adams *et al.*, 2007).

En las especies ovíparas, una vez que las hembras han desovado, los huevos quedan prácticamente desprotegidos y expuestos a muchos riesgos que disminuyen la tasa de eclosión, como ser depredados, que la temperatura de incubación no sea la óptima o desecarse. Todos los procesos que disminuyan la tasa de eclosión afectan la dinámica poblacional de las lagartijas ovíparas (Vitt y Pianka, 1994; Qualls y Andrews, 1999). Por el contrario, los embriones de las lagartijas vivíparas no sufren este tipo de problemas, pues los hijos nacen vivos y totalmente independientes (Atkins *et al.*, 2007; Andrews y Karsten, 2010). A cambio, las hembras vivíparas pasan mucho más tiempo gestando que las hembras ovíparas.

La viviparidad, puede ser una adaptación que aumenta la supervivencia de embriones o neonatos. El desarrollo interno los protege de temperaturas ambientales bajas (Qualls y Andrews, 1999). Además por medio de la conducta termorreguladora de las hembras pueden alcanzar temperaturas de incubación adecuadas para su desarrollo. Sin embargo, una hembra preñada puede incurrir en diferentes costos asociados a la viviparidad, aunque la naturaleza de ellos es muy variable (i.e., pueden haber distintos tipos de costos y variar espacial y temporalmente; Qualls y Shine, 1998; Shine, 2006). Quizá el mayor costo de la viviparidad (en comparación de la oviparidad) es que se reduce el tiempo disponible para producir más de una camada (Heulin *et al.*, 1997). Aunque aparentemente otros costos no son significativamente diferentes entre hembras ovíparas o vivíparas, como tamaño y número de los vástagos (Qualls y Shine, 1998;

Andrews y Karsten, 2010), el trueque entre reproducción y supervivencia parece ser importante en términos evolutivos porque determina los niveles óptimos de esfuerzo reproductor (Shine, 2006). Las hembras vivíparas son más vulnerables a la depredación durante este periodo por la disminución en su capacidad de escape o por la necesidad de ocupar mayor tiempo de actividad para alimentarse o termorregular (Qualls y Shine, 1998; Anguilletta y Sears, 2000; Webb, 2004).

Las hembras de organismos vivíparos constituyen un excelente modelo para estudiar costos relacionados con la reproducción ya que están sujetas por más tiempo a las exigencias del desarrollo embrionario. Esto puede representar para ellas mayor estrés fisiológico y mayores desventajas en su desempeño comparadas con hembras ovíparas.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

Conocer cómo afectan la localidad de origen, la estación y el sexo a la tasa de supervivencia (ϕ) de *Sceloporus grammicus*.

3.2. Objetivos particulares

1. Conocer la variación en la tasa de supervivencia de *S. grammicus* entre poblaciones y entre estaciones.
2. Determinar si las hembras sufren costos de la reproducción sobre la supervivencia.

4. Hipótesis

1. Los periodos largos de actividad se asocian con tasas menores de supervivencia, mientras que los periodos de actividad más restringidos se asocian con tasas mayores de supervivencia.

Predicciones:

- a) En sitios relativamente más fríos, donde se favorecen periodos de actividad cortos, la tasa de supervivencia será mayor en comparación con sitios relativamente más cálidos, donde se favorecen periodos de actividad largos.

$$\phi_{\text{periodo corto}} > \phi_{\text{periodo largo}}$$

- b) Durante la estación que favorece un periodo de actividad corto (fría), la tasa de supervivencia será mayor en comparación con la estación en la que se favorece un periodo de actividad más largos (cálida).

$$\phi_{\text{época fría}} > \phi_{\text{época cálida}}$$

2. Las hembras experimentan costos de reproducción sobre la supervivencia.

Predicción:

- a) En la temporada de reproducción las hembras tendrán tasas de supervivencia menores que las de los machos.

$$\phi_{\text{♀}} > \phi_{\text{♂}}$$

5. Métodos

5.1. Especie de estudio

Sceloporus grammicus (Wiegmann, 1828) es una lagartija vivípara, diurna, y heliotérmica. Se distribuye prácticamente en todo el altiplano mexicano (excepto las zonas más calientes) y se extiende al norte hasta el valle del Río Grande en Texas, aunque es más abundante en las regiones elevadas del centro de México (Sites *et al.*, 1992; Cuéllar *et al.*, 1996; Ortega-Rubio *et al.*, 1999). Es una especie pequeña que alcanza la madurez entre los 39 y 42 mm de longitud del hocico a la cloaca (LHC). Al igual que todos los reptiles, estos organismos son de crecimiento indeterminado y llegan a medir hasta 80 mm (LHC). No se conoce la edad máxima que pueden alcanzar pero se han registrado individuos de hasta 5 años (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Ortega-Rubio *et al.*, 1999). Las hembras ovulan en otoño y los apareamientos y la fertilización ocurren también en esta época. El periodo de gestación dura entre cinco y seis meses. El desarrollo de los embriones ocurre durante el invierno y la primera parte de la primavera. Tienen entre tres y nueve hijos en función del tamaño de la hembra, los cuales nacen vivos a finales de la primavera, principalmente entre abril y mayo, aunque en algunas poblaciones incluso hasta junio (Cuéllar *et al.*, 1996; Ortega-Rubio *et al.*, 1999; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005).

5.2. Sitios de estudio

Se seleccionaron ocho poblaciones (figura 1) de esta lagartija en las que la abundancia fuera suficiente para implementar experimentos de marcaje y recaptura. También se seleccionaron sitios con diferencias en los microhábitat que ocupan los individuos. De este modo, en las localidades estudiadas estas lagartijas encuentran percha y refugio en nopales (especies del género *Opuntia*), magueyes (especies del género *Agave*), yucas (*Yucca* sp.), árboles, rocas y/o casas habitación. Además las condiciones climáticas son también diferentes entre sitios. Las coordenadas geográficas de las localidades seleccionadas y su altitud se reportan en el cuadro 1.

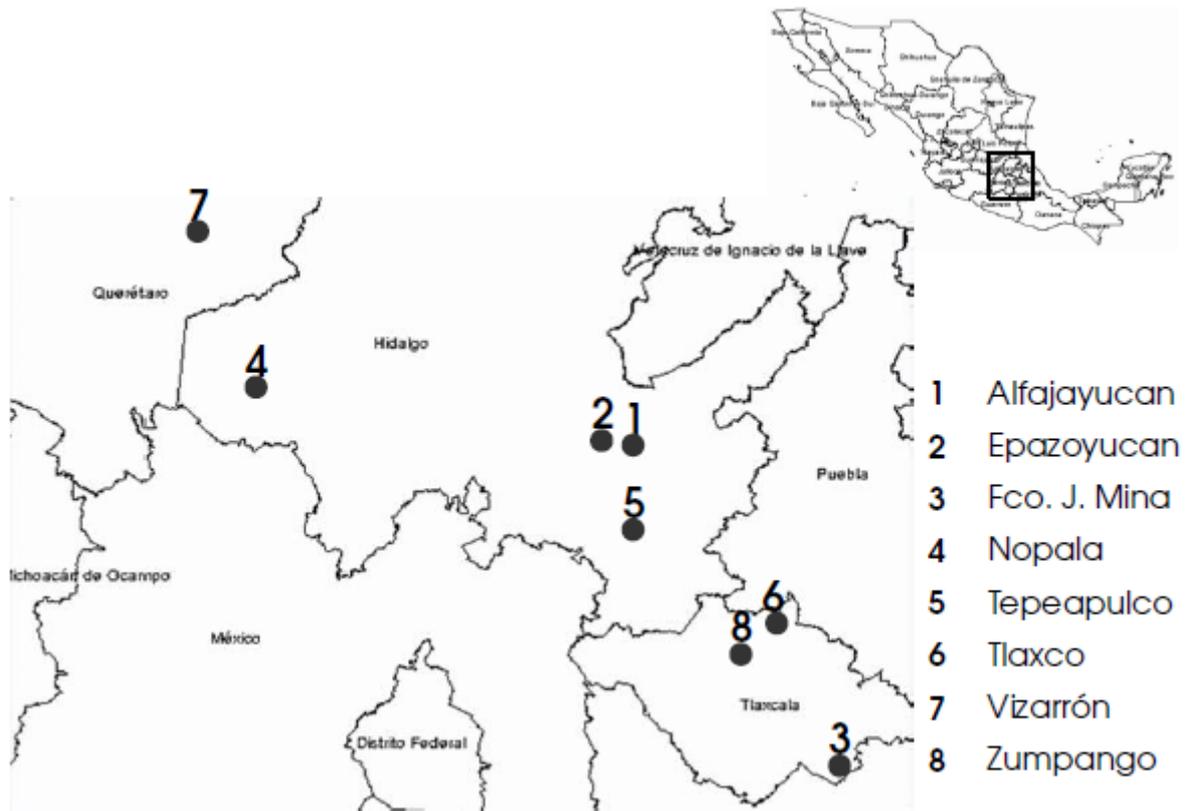


Figura 1: Mapa de localización de las ocho poblaciones estudiadas de *Sceloporus grammicus*.

Cuadro 1: Coordenadas geográficas y altitud de los sitios de estudio. Los sitios fueron ordenados de Norte a Sur.

Localidad	Coordenadas		Altitud (msnm)
	Norte	Oeste	
Vizarrón, Qro.	20° 47' 31.7"	99° 43' 22.7"	2209
Nopala, Hgo.	20° 16' 07.6"	99° 38' 27.4"	2489
Epazoyucan, Hgo.	20° 02' 36.3"	98° 37' 10.4"	2521
Alfajayucan, Hgo.	20° 01' 47.6"	98° 31' 34.6"	2600
Tepeapulco, Hgo.	19° 47' 56.1"	98° 32' 57"	2468
Tlaxco, Tlax.	19° 38' 19.7"	98° 06' 51.1"	2707
Zumpango, Tlax.	19° 33' 29.3"	98° 13' 18.8"	2580
Francisco Javier Mina, Tlax.	19° 11' 20.2"	97° 55' 23.2"	2625

Descripción de los sitios

Las siguientes descripciones se basan en la información contenida en la Enciclopedia de los municipios de México (en línea) y en Rzendowsky (1978).

- * Vizarrón. Se encuentra ubicado en el municipio de Cadereyta de Montés. Este municipio presenta climas semicálidos y semisecos con una temperatura media anual de 16.7°C y una máxima de 38°C. En la temporada de lluvias la precipitación pluvial es de 480 mm, mientras que el invierno es relativamente seco. La mayor parte del municipio es semidesértico con matorral espinoso (vegetación típica de Vizarrón), sobresalen las cactáceas y matorrales. En esta localidad las lagartijas habitan sobre yucas (*Yucca* sp.).
- * Nopala. El Municipio de Nopala de Villagrán en toda su extensión cuenta con un clima templado semi-frío, con una temperatura media anual de 15°C y una precipitación pluvial anual de 590 a 720 milímetros. La flora está conformada por plantas espinosas, principalmente cactáceas. En esta localidad las lagartijas habitan principalmente en yucas (*Yucca* sp.) y nopales (*Opuntia* sp.), aunque también habitan los pocos árboles de la localidad.
- * Alfajayucan. En este municipio se encuentran dos poblaciones (Alfajayucan y Epazoyucan). El 70 % del municipio tiene un clima semiseco templado. El otro 30 % es templado subhúmedo con lluvia en verano. La temperatura media anual es de 17°C con una precipitación pluvial media anual de 510 milímetros. La vegetación es de tipo pradera y matorral espinoso, con pirul (*Schinus molle*) en la mayor parte del territorio. Las lagartijas habitan en magueyes.
- * Tepeapulco. El municipio presenta una diversidad de climas. Los principales son: clima templado subhúmedo que representa el 80.6 % de la superficie del municipio, el semiseco templado 16.94 % y el semifrío subhúmedo 2.46 %. La temperatura promedio, en los meses más fríos es de 10.9°C y para los meses más cálidos 16°C. La temperatura media anual es de 13.9°C. La precipitación anual es de 540.3 mm que se presenta principalmente

en los meses de mayo y junio. La flora está compuesta principalmente por nopal (*Opuntia* sp.), palma (familia *Arecaceae*), maguey (*Agave* sp.), pino (*Pinus* sp.), encino (*Quercus* sp.), pirul (*Schinus molle*) y huizache (*Acacia* sp.). Las lagartijas habitan principalmente nopales, aunque también se les puede ver sobre el suelo en algunos árboles.

- * Tlaxco. El municipio se considera templado subhúmedo. La temperatura máxima anual registrada es de 22.9°C y la mínima de 5.3°C. La precipitación promedio es de 120 mm con un régimen de lluvias en los meses de junio a septiembre. La vegetación principal son bosques de pino (*Pinus* sp.) y oyamel (*Abies religiosa*). Las lagartijas habitan magueyes (*Agave* sp.) y árboles.
- * Zumpango. Su clima predominante es templado subhúmedo, con una temperatura promedio anual de 17°C, con una mínima de -2.3°C y una máxima de 31°C. La precipitación media anual es de 436 mm y varía entre los 600 y 800 mm, la mayor parte se presenta en junio. Las plantas típicas son el nopal (*Opuntia* sp.), el maguey (*Agave* sp.), el órgano (*Pachycereus marginatus*) y el oyamel (*Abies religiosa*), aunque hay una gran variedad de otras especies. En esta localidad las lagartijas habitan prácticamente todos los microhábitat disponibles, aunque son más comunes en árboles, nopales (*Opuntia* sp.) y por fuera de las casas.
- * Francisco Javier Mina. La localidad de estudio es una hacienda que se encuentra en la parte poniente del municipio Zitlaltepec de Trinidad Sánchez Santos. El clima es templado subhúmedo con una temperatura promedio anual mínima de 5.5°C y una máxima de 21.9°C. Las lluvias se concentran en los meses de mayo a septiembre, con precipitación promedio anual de 1000 mm. El municipio está ubicado sobre el volcán La Malinche por lo que la vegetación muestra estratificación altitudinal. Todo el municipio presenta huellas de incendios y pastoreo, sin embargo en sus partes arboladas, el 61.5% de los árboles son coníferas. Las lagartijas habitan las paredes de la hacienda.

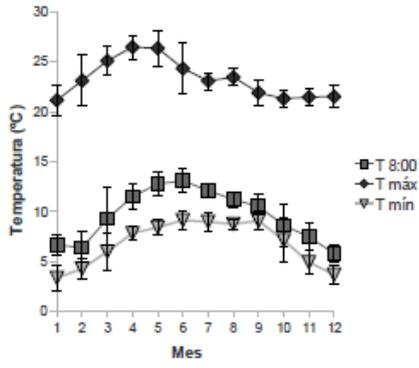
Las condiciones térmicas detalladas de cada localidad fueron obtenidas de las estaciones climáticas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) más cercanas a los sitios de estudio. Las características ambientales principales de estos sitios se resumen en la figura 2. Las épocas se

definieron de la siguiente manera: época fría, de octubre a febrero, y época cálida, de marzo a septiembre, tomando en cuenta los datos obtenidos del SMN.

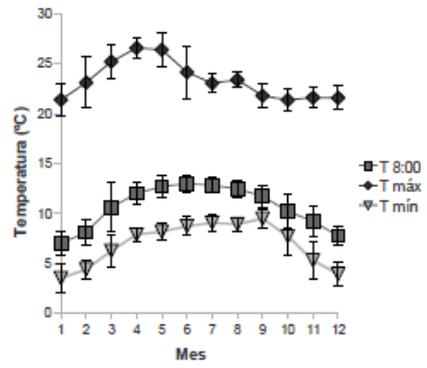
5.3. Experimento de marcaje y recaptura

En cada una de las ocho poblaciones estudiadas de *Sceloporus grammicus* se implementaron experimentos de marcaje y recaptura desde julio de 2009 hasta junio de 2011. A lo largo de este periodo se visitaron todas las localidades en promedio trece ocasiones. Estas visitas se llevaron a cabo aproximadamente cada 40 días. Una ocasión de captura consistió en un día de trabajo de campo en el que un promedio de cuatro personas buscábamos organismos durante las horas de luz (aproximadamente de 9:00 a 18:00 horas, dependiendo del sitio y la estación). Las ocho localidades se visitaron durante la misma semana

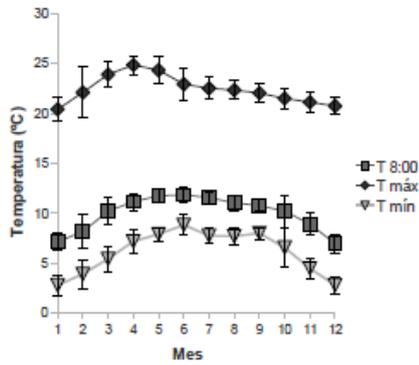
Las lagartijas se capturaron con ayuda de un nudo corredizo en la punta de una caña. En su primera captura, se les asignó un número de identificación individual (marca) por medio de corte de falanges. El código de marcaje se ejemplifica en la figura 3. En capturas subsiguientes esta marca sirvió como medio de identificación de cada organismo. De cada individuo, y en cada ocasión de captura, se tomaron los siguientes datos: longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), peso y sexo. El sexo se determinó por la presencia de dos escamas post-anales agrandadas en el caso de los machos (Sites, 1982). Además, en las hembras se determinaba la condición reproductora a través de palpación (Hare y Cree, 2010; Wilson y Cree, 2003) únicamente para determinar si estaban gestando o no, no para determinar el número de embriones. Una vez tomados los datos, las lagartijas fueron regresadas al lugar en donde fueron capturadas.



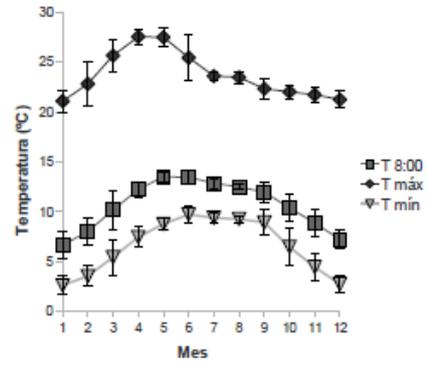
(a) Alfajayucan



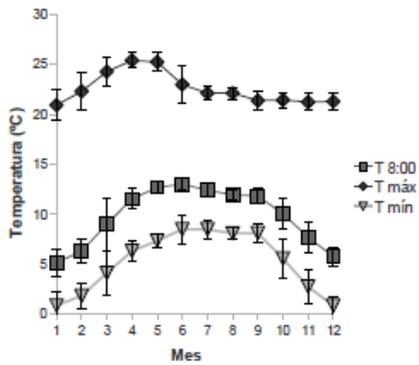
(b) Epazoyucan



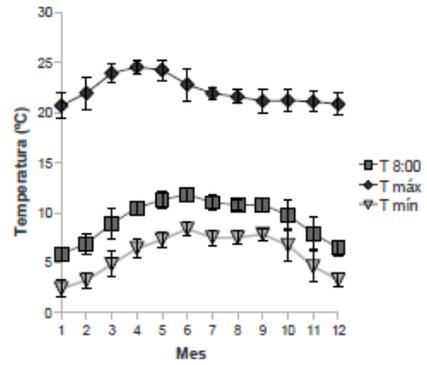
(c) Francisco Javier Mina



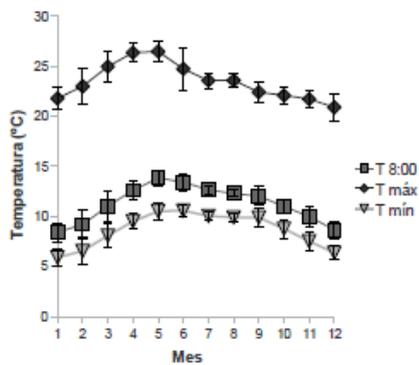
(d) Nopala



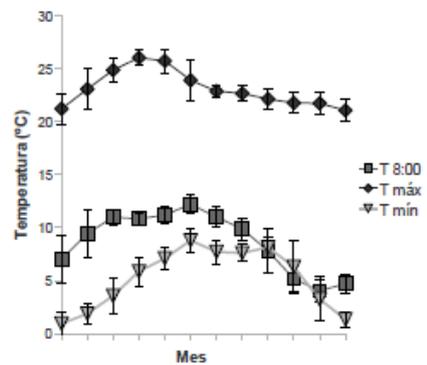
(e) Tepeapulco



(f) Tlaxco



(g) Vizarrón



(h) Zumpango

Figura 2: Temperaturas de los sitios de estudio

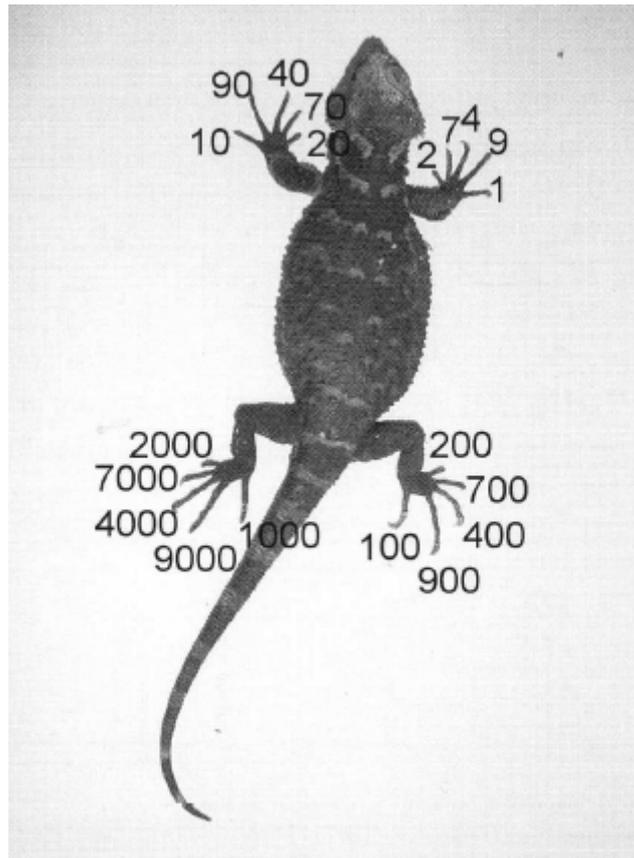


Figura 3: Código utilizado para marcar a las lagartijas. Cada dedo tiene asignado un número y la combinación de diferentes dedos, en diferentes extremidades, resulta en números consecutivos del 1 al 9999.

5.4. Análisis de datos

Los datos de marca y recaptura se resumen en historias de captura, que son bases de datos binarias, donde 0 significa que el individuo no fue capturado, y 1 que fue capturado. Estas historias de captura se analizaron con el programa MARK (White y Burnham, 1999) para estimar la probabilidad de sobrevivir (ϕ) y la probabilidad de captura (p) por medio de la máxima verosimilitud, en un esquema general de modelos tipo Cormack-Jolly-Seber (CJS), para poblaciones abiertas, donde los animales son capturados y liberados vivos (Lebreton *et al.*, 1992). El supuesto de poblaciones abiertas implica que entre cada ocasión de captura pueden ocurrir nacimientos y muertes, lo cual es correcto para *S. grammicus*.

Tanto ϕ como p pueden variar en función del sexo (S), la estación (E) y la localidad (L) o ser constantes (.). Para representar las distintas combinaciones de ϕ y p , se construyeron

diferentes modelos lineales. Estos modelos son representaciones matemáticas de diferentes hipótesis biológicas. La idea básica de estos modelos es expresar una variable de respuesta (en este caso ϕ o p) como una regresión lineal de al menos un factor explicativo (S, E o L). Al modelo se le pueden agregar varios factores explicativos, de tal manera que las predicciones que dirigen esta investigación pueden representarse como diferentes funciones lineales, de la siguiente forma:

$$\text{Parámetro de interés } (\phi \text{ ó } p) = \beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i + e$$

Donde:

β_0 = ordenada al origen

β_i = coeficientes de regresión de las variables independientes, $i = \overline{1, k}$

x_i = variables independientes, $i = \overline{1, k}$. En este caso, las variables independientes son: sexo (S), estación (E) y localidad (L).

Los modelos pueden ser simples (ecuación 1), aditivos (ecuación 2) o interactivos (ecuación 3) dependiendo del comportamiento de las variables explicativas.

$$\phi = \beta_0 + \beta_1(L) + e \quad (1)$$

$$\phi = \beta_0 + \beta_1(S) + \beta_2(E) + e \quad (2)$$

$$\phi = \beta_0 + \beta_1(S) + \beta_2(E) + \beta_3(L) + \beta_4(S \times E \times L) + e \quad (3)$$

En los modelos simples (ecuación 1) el parámetro es constante o tiene una variable explicativa. Por ejemplo, el modelo $\phi(.)p(.)$ indica que la tasa de supervivencia y la probabilidad de captura son constantes (figura 4), y representa el modelo nulo. Un modelo $\phi(E)p(S)$ sugiere que la tasa de supervivencia es distinta entre estaciones y la probabilidad de captura es diferente entre sexos, sin importar la localidad (figura 5). Otro modelo podría ser $\phi(S)p(L)$, donde la tasa de supervivencia es distinta para cada sexo y la probabilidad de captura es diferente en cada localidad, sin embargo, la estación no tiene ningún efecto (figura 6).

En los modelos aditivos (ecuación 2) existe el efecto de más de un factor (E, S o L) pero no hay interacción entre ellos (i.e., el efecto de un factor sobre el parámetro no depende

de los niveles del otro). Por ejemplo, el modelo $\phi(E+S)p(S+L)$ indica que la probabilidad de supervivencia es diferente entre estaciones y entre sexos, sin importar la localidad y la probabilidad de recaptura es diferente entre sexos y localidades, sin importar el efecto de la estación. En ambos casos, un factor afecta ϕ o p de igual manera para todos los niveles del otro factor (figura 7).

El último tipo de modelos, los interactivos (ecuación 3), presentan el efecto de más de un factor, donde además los factores presentan interacción (i. e., el efecto de un factor sobre el parámetro depende de los niveles del otro) Por ejemplo, el modelo $\phi(S \times E) p(E \times L)$ sugiere que la probabilidad de supervivencia difiere entre estaciones para alguno de los dos sexos o alternativamente que la tasa de supervivencia difiere entre sexos dependiendo de la estación, sin importar la localidad. La probabilidad de captura difiere entre estaciones dependiendo de la localidad o al menos en una localidad es distinta dependiendo de la estación, sin importar el sexo (figura 8).

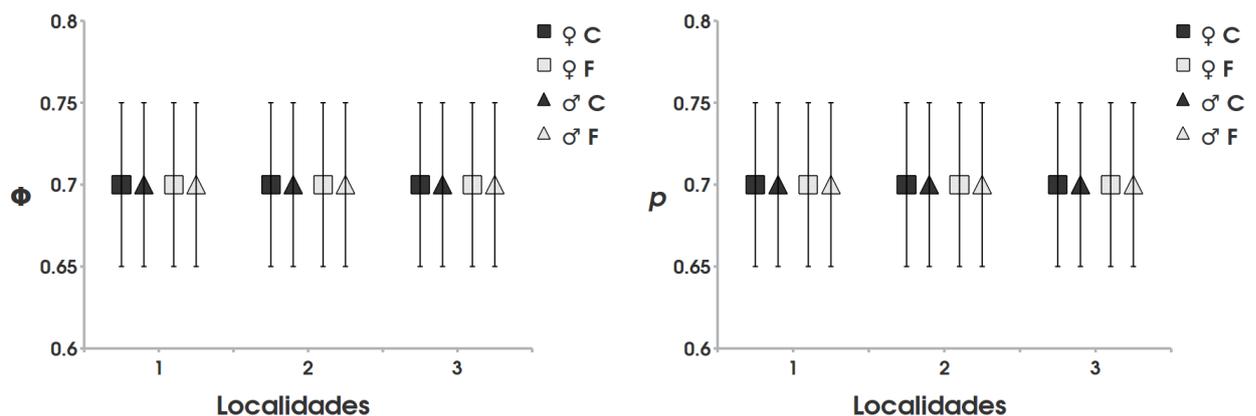


Figura 4: $\phi(\cdot)p(\cdot)$ La tasa de supervivencia y la probabilidad de recaptura son constantes. ϕC = hembras durante la estación caliente, ϕF = hembras durante la estación fría, $p C$ = machos durante la estación caliente, $p F$ = machos durante la estación fría.

En total se ajustaron 144 modelos que representan diferentes hipótesis biológicas de cómo pueden variar ϕ y p , resultantes de todas las combinaciones posibles cuando fueran constantes (.) o variaran entre sexos (S), localidades (L) y estaciones (E) y de sus posibles efectos aditivos e interactivos. De acuerdo con las predicciones de este trabajo, se espera que haya diferencias significativas entre sitios, entre estaciones y entre sexos en las tasas de supervivencia. Por lo tanto, se espera que los modelos en los que se sugiera un efecto de estos factores (solos, o en

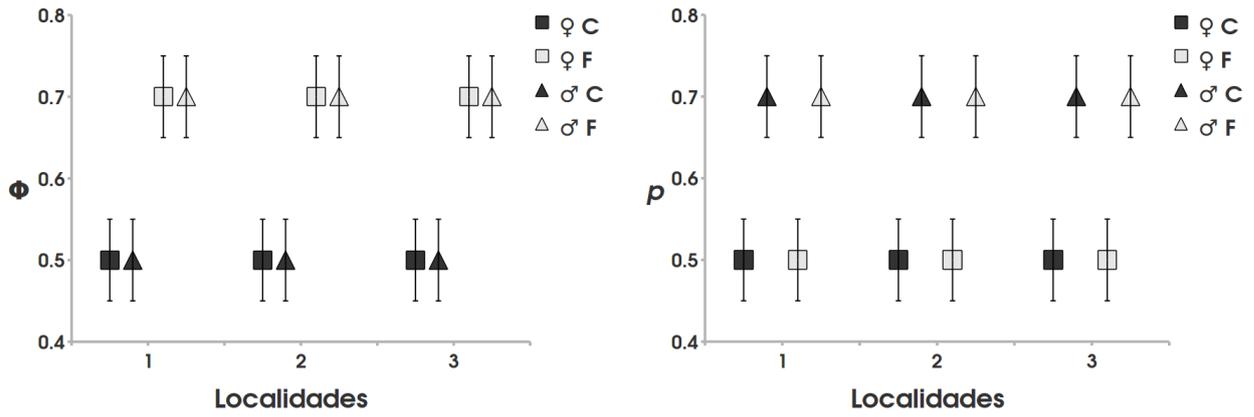


Figura 5: $\phi(E)p(S)$ La tasa de supervivencia depende de la estación y la probabilidad de recaptura depende del sexo. Clave en figura 4.

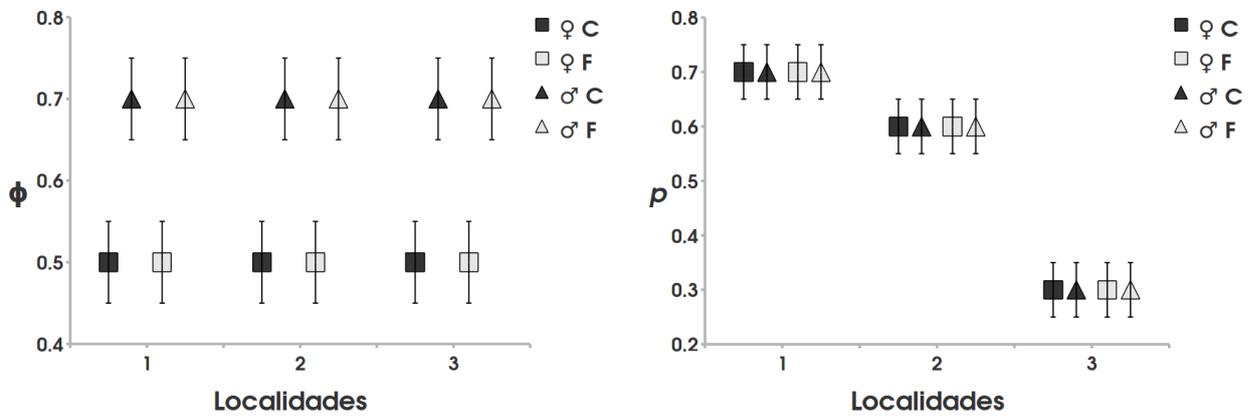


Figura 6: $\phi(S)p(L)$ La tasa de supervivencia depende del sexo y la probabilidad de recaptura depende de la localidad. Clave en figura 4.

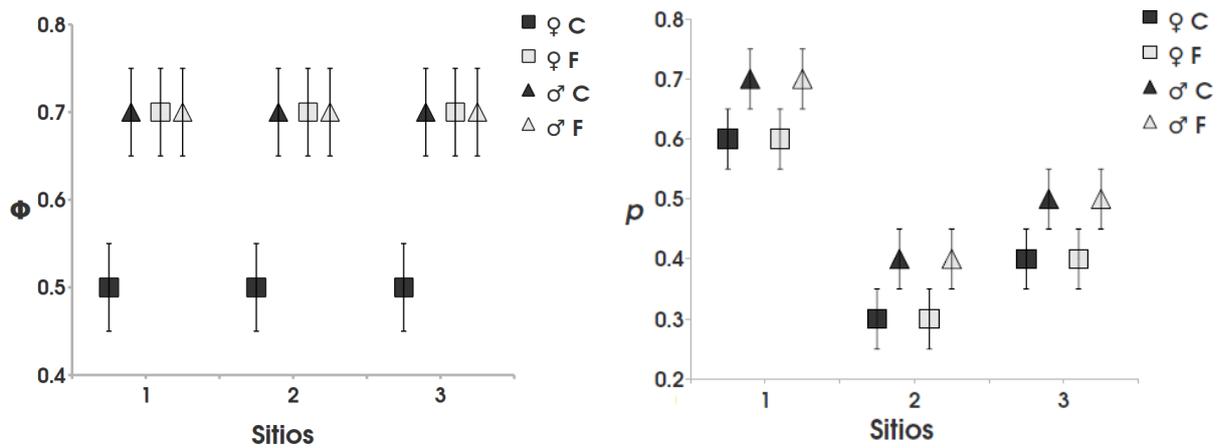


Figura 7: $\phi(S+E)p(S+L)$ La tasa de supervivencia depende del sexo y de la estación y la probabilidad de recaptura depende del sexo y de la localidad. Clave en figura 4.

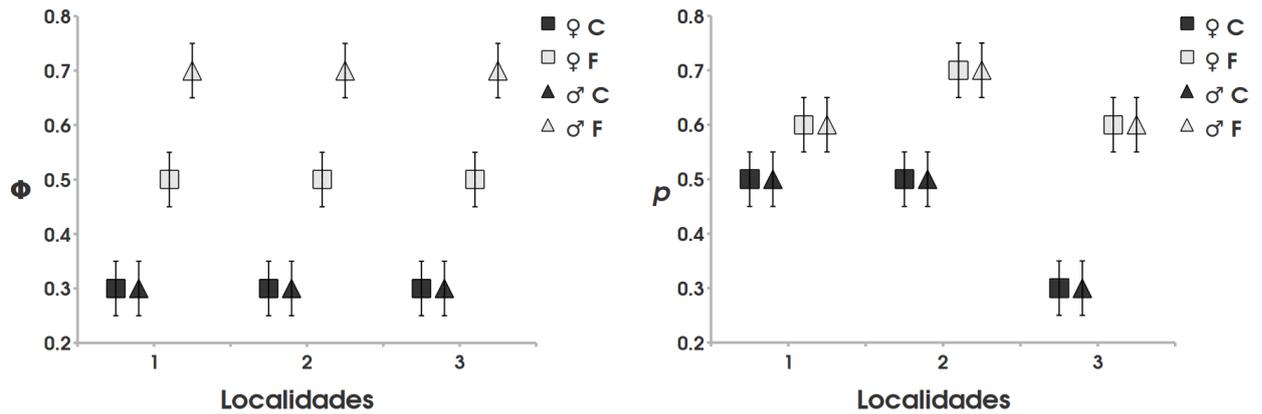


Figura 8: $\phi(S \times E)p(E \times L)$ La tasa de supervivencia depende del sexo y de la estación, con interacción y la probabilidad de recaptura depende del sexo y de la localidad, con interacción. Clave en figura 4.

conjunto) sean más verosímiles en comparación con modelos en los que ϕ sea constante (.).

Para seleccionar el modelo más verosímil de acuerdo con los datos, en otras palabras para determinar el escenario biológico más plausible, se utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc, 1973). Este AICc es una medida de verosimilitud y simpleza de cada modelo dados los datos de marcaje y recaptura. Está dado por:

$$AICc = -2 \log \left(\mathcal{L}(\hat{\theta}) \right) + 2K \left(\frac{n}{n - K - 1} \right)$$

Donde:

$\mathcal{L}(\hat{\theta})$ = verosimilitud del parámetro estimado, en este caso ϕ o p .

K = número de parámetros.

n = tamaño de muestra.

Según Burnham y Anderson (2002) el modelo con el valor menor de AICc es aquel que tiene la mayor verosimilitud (i.e., el mayor apoyo en los datos) con el menor número de parámetros (i.e., el modelo más simple). Al ajustar y comparar varios modelos, es posible escoger entre ellos el mejor por medio de sus diferencias en sus valores de $\Delta AICc$. $\Delta AICc < 2$ significa que los modelos no difieren entre ellos en el apoyo que tienen en los datos. $\Delta AICc > 2$ significa que hay una diferencia considerable en el apoyo que tienen los dos modelos en los datos. También se calculó una medida del apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos. Esta medida se denota por w_i y está dada por:

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

Donde:

w_i = peso del modelo i

Con base en estos w_i se calcularon promedios ponderados para ϕ y para p , estos toman en cuenta la incertidumbre inherente al proceso de elegir entre muchos modelos hipotéticos, por lo tanto son más robustos y confiables en comparación con los estimados derivados de un solo modelo (Johnson y Omland, 2004). Los promedios ponderados se calcularon de la siguiente manera:

$$pp(\hat{\theta}) = \hat{\theta} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{\theta}_i$$

Donde:

$\hat{\theta}_i$ = parámetro estimado i (i. e. ϕ o p), $i = \overline{1, R}$

w_i = peso del modelo i , $i = \overline{1, R}$

6. Resultados

6.1. Resultados generales del trabajo de campo

En total se capturaron 1373 individuos, de los cuales 584 fueron recapturados al menos una vez. En el cuadro 2 se desglosan las capturas y recapturas para cada población, cada sexo y para cada ocasión de captura.

6.2. Selección del mejor modelo

Los primeros tres modelos son los que se ajustan mejor a los datos porque tienen una diferencia de AICc menor a dos. Según éste dato, no se puede distinguir entre ellos cuál es el escenario que más se acerca a la realidad (cuadro 3).

Estos tres primeros modelos juntos tienen un apoyo relativo en los datos del 60 %. Sin

Cuadro 2: Individuos capturados en cada ocasión de captura, para cada localidad. Separados en hembras y machos. O.c. = ocasión de captura. ALF = Alfajayucan, EPA = Epazoyucan, FJM = Francisco Javier Mina, NOP = Nopala, TEP = Tepeapulco, TLA = Tlaxco, VIZ = Vizarrón, ZUM = Zumpango. Primer número son los individuos capturados por primera vez en dicha ocasión. Número en paréntesis son las recapturas de cada ocasión. El punto “.” significa que no hubo esfuerzo de captura en dicha ocasión.

O.c.	ALF	EPA	FJM	NOP	TEP	TLA	VIZ	ZUM
1	21	.	3	.	18	.	.	.
2	.	16	0	.
3	29 (4)	16 (4)	12 (1)	8	11 (2)	10	8 (0)	19
4	.	.	9 (3)	7 (1)	5 (1)	5 (3)	.	11 (2)
5	10 (5)	14 (6)	.	17 (1)	.	.	0 (0)	.
6	13 (4)	3 (2)	18 (4)	9 (3)	4 (1)	9 (2)	.	12 (2)
7	54 (3)	13 (6)	14 (1)	32 (3)	19 (2)	12 (3)	8 (0)	20 (2)
8	41 (16)	13 (9)	14 (5)	18 (5)	14 (3)	6 (4)	8 (0)	17 (4)
9	23 (14)	6 (2)	1 (1)	7 (2)	8 (2)	3 (2)	7 (3)	9 (6)
10	38 (26)	6 (4)	8 (2)	15 (7)	6 (4)	0 (0)	6 (4)	19 (9)
11	42 (32)	21 (6)	16 (7)	25 (14)	17 (8)	0 (0)	6 (2)	30 (17)
12	17 (9)	6 (4)	5 (3)	12 (7)	16 (9)	0 (0)	4 (2)	21 (14)
13	27 (10)	12 (2)	13 (4)	16 (3)	19 (6)	0 (0)	5 (1)	10 (5)

(a) hembras

O.c.	ALF	EPA	FJM	NOP	TEP	TLA	VIZ	ZUM
1	28	.	6	.	11	.	.	.
2	.	15	3	.
3	26 (5)	6 (3)	7 (0)	18	19 (0)	12	12 (0)	23
4	.	.	6 (5)	1 (0)	8 (2)	3 (2)	.	3 (2)
5	7 (3)	7 (2)	.	12 (3)	.	.	2 (1)	.
6	8 (3)	4 (4)	7 (2)	6 (1)	5 (2)	3 (0)	.	10 (2)
7	3 (3)	25 (3)	9 (1)	24 (3)	37 (4)	13 (2)	13 (1)	10 (1)
8	13 (2)	9 (8)	10 (4)	26 (6)	23 (8)	7 (4)	17 (7)	25 (2)
9	6 (1)	2 (1)	2 (0)	6 (1)	6 (4)	2 (0)	3 (1)	8 (6)
10	4 (2)	3 (2)	4 (1)	1 (0)	9 (6)	0 (0)	1 (1)	8 (2)
11	10 (2)	13 (2)	12 (2)	27 (5)	18 (10)	0 (0)	5 (4)	19 (6)
12	12 (1)	3 (0)	3 (3)	3 (3)	8 (7)	0 (0)	1 (0)	5 (2)
13	27 (9)	8 (6)	7 (3)	12 (3)	24 (11)	0 (0)	3 (2)	8 (4)

(b) machos

embargo existe un 40 % de información que no es explicada por estos modelos, por lo que se calcularon promedios ponderados para la tasa de supervivencia y la tasa de recaptura (por sexo, localidad, estación y ocasión de captura), que toman en cuenta el apoyo relativo de todos los modelos ajustados (figuras 9 y 10). Los promedios ponderados resultan útiles e informativos, ya que incorporan la incertidumbre inherente al proceso de selección de los modelos y recuperan la información que es explicada por modelos con menor verosimilitud y con menor peso.

Cuadro 3: Resultados del proceso de ajuste y selección de modelos. Se muestran solamente los modelos con mejor ajuste a los datos. AIC = Criterio de Información de Akaike, ΔAIC = diferencia entre el valor de AIC del modelo correspondiente y en relación con el mejor modelo, Peso = medida del apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos, ϕ = supervivencia, p = probabilidad de captura, “.” = constante, S = sexo, E = estación, L = localidad, T = ocasión de captura. Sólo se muestran los modelos con peso mayor que 0.01.

Modelo	AIC	ΔAIC	Peso
$\phi_{E \times L} p_{S+L+T}$	8249.53	0	0.2403
$\phi_{E+L} p_{S+L+T}$	8249.77	0.2388	0.2132
$\phi_{S+E+T} p_{S+L+T}$	8250.44	0.9085	0.1525
$\phi_{E+L} p_{L+T}$	8251.90	2.3714	0.0734
$\phi_{E \times L} p_{L+T}$	8252.23	2.6926	0.0625
$\phi_E p_{S+L+T}$	8252.24	2.7058	0.0621
$\phi_E p_{L+T}$	8253.41	3.8729	0.0346
$\phi_{S+E} p_{S+L+T}$	8253.49	3.9551	0.0332
$\phi_{S+E+L} p_{L+T}$	8253.65	4.1175	0.0306
$\phi_{S \times E \times L} p_{S+L+T}$	8253.68	4.1501	0.0301
$\phi_{S \times E \times L} p_{L+T}$	8254.04	4.5109	0.0251
$\phi_{S \times E} p_{S+L+T}$	8255.18	5.6434	0.0143
$\phi_{S+E} p_{L+T}$	8255.29	5.7603	0.0134

6.3. Tasas de supervivencia

El mejor modelo señala que la supervivencia está determinada por una interacción entre la estación y la localidad (i. e., la magnitud de la diferencia en la tasa de supervivencia entre estaciones depende de la localidad). Este modelo tiene un apoyo relativo del 24 %. El segundo modelo señala cambios en la supervivencia dependientes de la estación y la localidad, pero sin interacción (i. e., la magnitud de la diferencia entre estaciones es la misma para todas las localidades, pero la supervivencia promedio difiere entre localidades). Este modelo tiene un apoyo relativo del 21 %. El tercer modelo señala que la supervivencia es diferente entre

sexos, entre estaciones y entre localidades, pero sin interacción (i. e., en todas las localidades se presenta la misma diferencia en la supervivencia entre machos y hembras y entre las estaciones cálida y fría, pero la supervivencia promedio es diferente entre localidades). Este modelo tiene un apoyo relativo del 15 % (cuadro 3).

Los promedios ponderados calculados para la supervivencia demuestran diferencias entre la estación cálida y fría (figura 9). En todas las localidades las lagartijas sobreviven más durante la estación cálida que durante la fría. En la estación cálida la supervivencia fue asombrosamente alta (del 99 %) para todas las localidades excepto para las hembras en Vizarrón, cuya supervivencia es del 93 % (figura 9), aunque el intervalo de confianza para este último parámetro (notoriamente amplio) indica que el parámetro no fue correctamente estimado. La supervivencia varió entre las localidades durante la estación fría entre el 67 y el 84 %, excepto para Tlaxco que fue menor. En esta localidad la tasa de supervivencia estimada durante la estación fría es del 54 % para los machos y 56 % para las hembras (cuadro 4). Es importante mencionar que en esta localidad, a partir de la décima ocasión de captura fue imposible recapturar individuos y sólo se logró capturar individuos nuevos (que era la primera vez que eran capturados). Debido a que el método depende de las recapturas para poder estimar los parámetros de interés, es posible que los valores estimados para esta población estén subestimados por el problema antes mencionado sobre la imposibilidad de recapturar individuos.

Cuadro 4: Promedios ponderados de la tasa de supervivencia. El número fuera de paréntesis es el estimado, el número dentro del paréntesis es el error estándar.

	Estación cálida		Estación fría	
	♀	♂	♀	♂
ALF	0.991 (0.003)	0.989 (0.004)	0.762 (0.042)	0.753 (0.049)
EPA	0.994 (0.003)	0.994 (0.003)	0.843 (0.045)	0.843 (0.043)
FJM	0.99 (0.004)	0.989 (0.004)	0.812 (0.053)	0.811 (0.059)
NOP	0.992 (0.003)	0.992 (0.003)	0.748 (0.076)	0.755 (0.061)
TEP	0.99 (0.003)	0.989 (0.003)	0.68 (0.057)	0.675 (0.05)
TLA	0.987 (0.005)	0.986 (0.005)	0.56 (0.109)	0.538 (0.116)
VIZ	0.902 (0.229)	0.984 (0.008)	0.82 (0.101)	0.806 (0.101)
ZUM	0.99 (0.003)	0.99 (0.003)	0.811 (0.062)	0.801 (0.064)

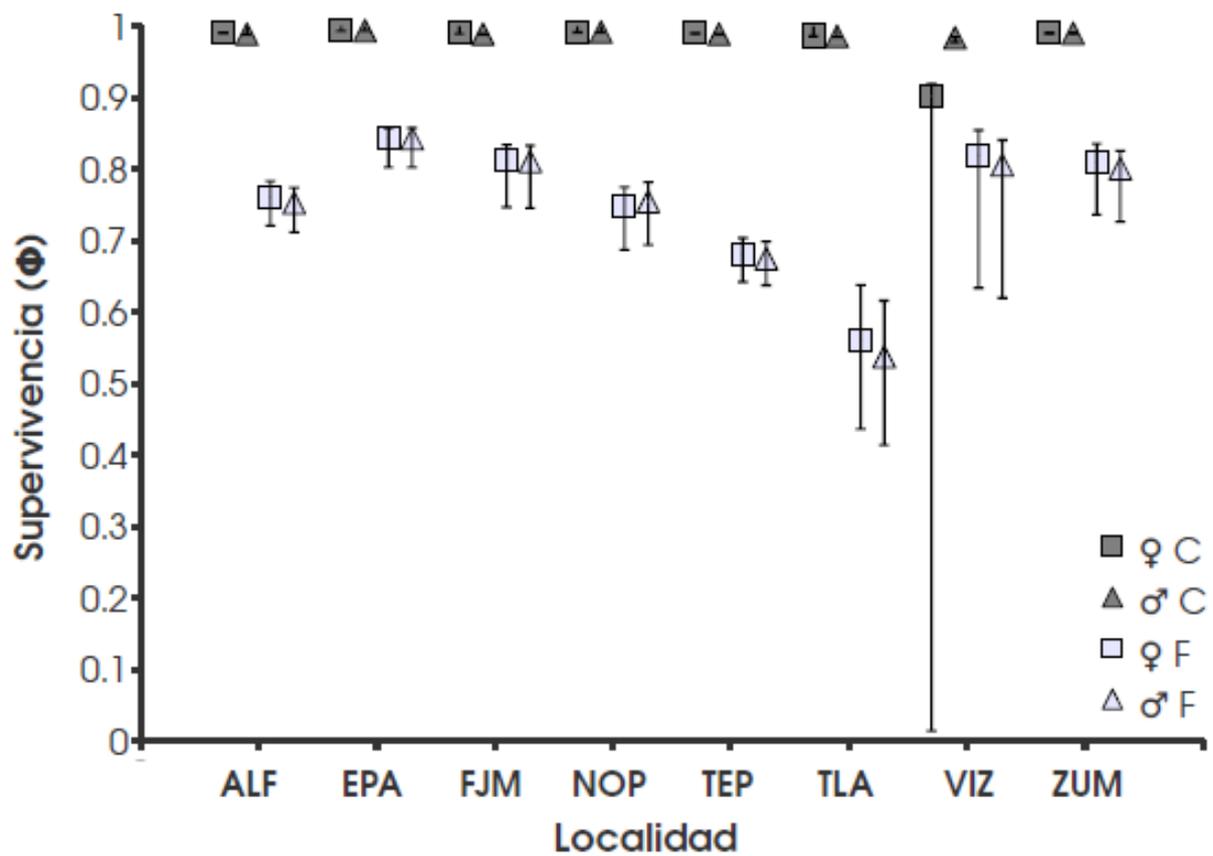


Figura 9: Tasas de supervivencia. ♀C = hembras durante la estación caliente, ♂C = machos durante la estación caliente, ♀F = hembras durante la estación fría, ♂F = machos durante la estación fría. Las barras de error son intervalos de confianza al 95 %.

6.4. Tasas de recaptura

Los primeros tres modelos señalan que la probabilidad de recaptura es diferente para cada sexo y cambia en cada localidad y entre ocasiones de captura (sin interacción entre estos factores). El apoyo relativo de estos tres modelos es del 60 % (cuadro 3).

Al calcular promedios ponderados para las probabilidades de recaptura, se observa que en general las diferencias más importantes son entre ocasiones de captura, sin que estén relacionadas con la estación. También hay diferencias entre los sitios, aunque estas diferencias aparentes en realidad no alcanzan a ser estadísticamente significativas. A pesar de que los primeros tres modelos apuntan a que hay diferencias entre sexos, al observar los promedios ponderados vemos que éstas no son significativas (cuadros 5 y 6). En general, la probabilidad de captura fue baja en todos los sitios y osciló entre 0.1 y 0.4 (figura 10).

En las primeras dos ocasiones de captura hubo algunas localidades en las que no se realizó esfuerzo de captura (no se realizó el muestreo). Esto implica que no se pudo estimar la tasa de recaptura, o ésta se estimó incorrectamente, para estas dos ocasiones y para todas las localidades, por esta razón se reportan las tasas de recaptura a partir de la tercera ocasión de captura.

Cuadro 5: Promedios ponderados para la probabilidad de recaptura de hembras. El número fuera de paréntesis es el valor estimado, el número dentro del paréntesis es el error estándar. O.c. = ocasión de captura. Est = estación, 0 = fría, 1 = cálida. Se reporta a partir de la tercera ocasión de captura debido a que no se pudo calcular adecuadamente el estimado para la segunda para ninguna de las localidades.

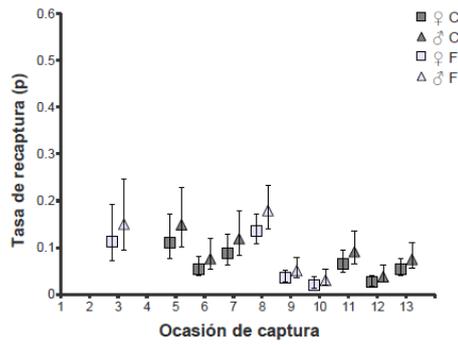
O.c.	Est	ALF	EPA	FJM	NOP
3	0	0.112 (0.079)	0.115 (0.079)	0.148 (0.09)	0.043 (0.136)
4	0	0.067 (0.234)	0.069 (0.22)	0.091 (0.061)	0.024 (0.034)
5	1	0.111 (0.067)	0.114 (0.072)	0.146 (0.268)	0.042 (0.047)
6	1	0.055 (0.038)	0.057 (0.046)	0.075 (0.05)	0.019 (0.025)
7	1	0.087 (0.052)	0.091 (0.064)	0.117 (0.068)	0.032 (0.036)
8	0	0.135 (0.051)	0.139 (0.065)	0.176 (0.067)	0.053 (0.043)
9	0	0.036 (0.027)	0.037 (0.035)	0.05 (0.037)	0.012 (0.019)
10	0	0.021 (0.024)	0.022 (0.029)	0.029 (0.032)	0.007 (0.015)
11	1	0.065 (0.042)	0.068 (0.052)	0.089 (0.053)	0.023 (0.03)
12	1	0.026 (0.025)	0.027 (0.031)	0.037 (0.033)	0.009 (0.016)
13	1	0.053 (0.034)	0.055 (0.044)	0.073 (0.045)	0.019 (0.024)

O.c.	Est	TEP	TLA	VIZ	ZUM
3	0	0.202 (0.109)	0.305 (0.19)	0.09 (0.092)	0.077 (0.077)
4	0	0.128 (0.072)	0.207 (0.148)	0.053 (0.149)	0.045 (0.042)
5	1	0.2 (0.314)	0.301 (0.178)	0.089 (0.082)	0.076 (0.064)
6	1	0.107 (0.059)	0.178 (0.138)	0.043 (0.142)	0.036 (0.033)
7	1	0.163 (0.075)	0.253 (0.154)	0.069 (0.068)	0.059 (0.046)
8	0	0.236 (0.071)	0.343 (0.162)	0.109 (0.076)	0.094 (0.049)
9	0	0.073 (0.044)	0.128 (0.124)	0.028 (0.037)	0.023 (0.023)
10	0	0.044 (0.04)	0.081 (0.106)	0.016 (0.03)	0.013 (0.02)
11	1	0.126 (0.063)	0.205 (0.155)	0.052 (0.057)	0.044 (0.036)
12	1	0.055 (0.04)	0.099 (0.113)	0.02 (0.033)	0.017 (0.021)
13	1	0.105 (0.052)	0.175 (0.143)	0.042 (0.048)	0.035 (0.029)

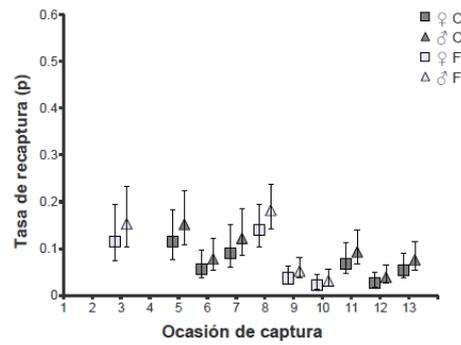
Cuadro 6: Promedios ponderados para la probabilidad de recaptura de machos. El número fuera de paréntesis es el valor estimado, el número dentro del paréntesis es el error estándar. O.c. = ocasión de captura. Est = estación, 0 = fría, 1 = cálida. Se reporta a partir de la tercera ocasión de captura debido a que no se pudo calcular adecuadamente el estimado para la segunda para ninguna de las localidades.

O.c.	Est	ALF	EPA	FJM	NOP
3	0	0.15 (0.093)	0.153 (0.083)	0.194 (0.098)	0.059 (0.139)
4	0	0.092 (0.237)	0.094 (0.222)	0.122 (0.069)	0.033 (0.037)
5	1	0.149 (0.082)	0.152 (0.078)	0.192 (0.271)	0.058 (0.053)
6	1	0.076 (0.051)	0.078 (0.052)	0.102 (0.06)	0.027 (0.028)
7	1	0.119 (0.067)	0.122 (0.07)	0.156 (0.078)	0.045 (0.041)
8	0	0.179 (0.067)	0.182 (0.068)	0.228 (0.073)	0.073 (0.046)
9	0	0.051 (0.038)	0.052 (0.039)	0.069 (0.044)	0.017 (0.021)
10	0	0.03 (0.033)	0.031 (0.033)	0.041 (0.039)	0.01 (0.017)
11	1	0.091 (0.054)	0.093 (0.055)	0.121 (0.06)	0.033 (0.033)
12	1	0.038 (0.034)	0.039 (0.035)	0.052 (0.04)	0.013 (0.018)
13	1	0.075 (0.046)	0.076 (0.048)	0.1 (0.053)	0.026 (0.027)

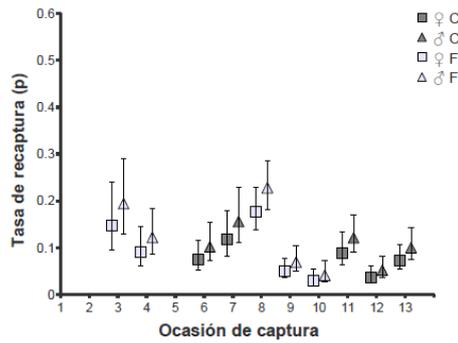
O.c.	Est	TEP	TLA	VIZ	ZUM
3	0	0.257 (0.111)	0.369 (0.198)	0.121 (0.101)	0.105 (0.087)
4	0	0.169 (0.075)	0.263 (0.165)	0.072 (0.152)	0.062 (0.049)
5	1	0.255 (0.314)	0.366 (0.188)	0.12 (0.09)	0.104 (0.074)
6	1	0.143 (0.063)	0.23 (0.158)	0.059 (0.144)	0.051 (0.04)
7	1	0.211 (0.078)	0.315 (0.169)	0.094 (0.076)	0.082 (0.055)
8	0	0.296 (0.068)	0.411 (0.17)	0.145 (0.081)	0.127 (0.057)
9	0	0.099 (0.048)	0.169 (0.146)	0.039 (0.042)	0.033 (0.028)
10	0	0.061 (0.045)	0.11 (0.129)	0.023 (0.035)	0.019 (0.025)
11	1	0.167 (0.063)	0.261 (0.172)	0.071 (0.062)	0.061 (0.042)
12	1	0.076 (0.043)	0.134 (0.136)	0.029 (0.037)	0.024 (0.025)
13	1	0.141 (0.054)	0.227 (0.163)	0.058 (0.053)	0.05 (0.036)



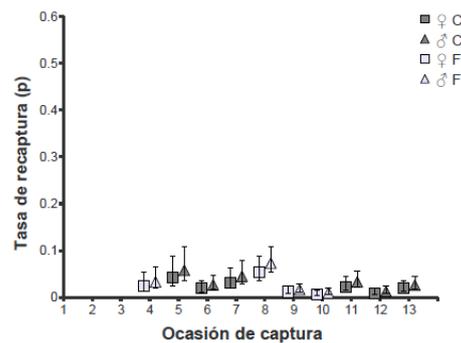
(a) Alfajayucan



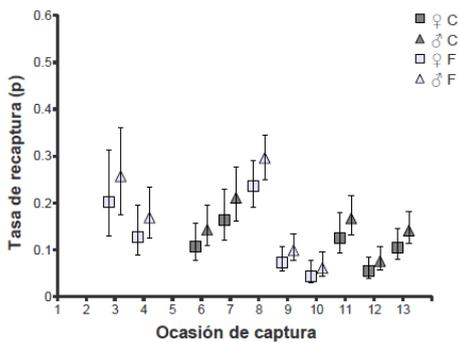
(b) Epazoyucan



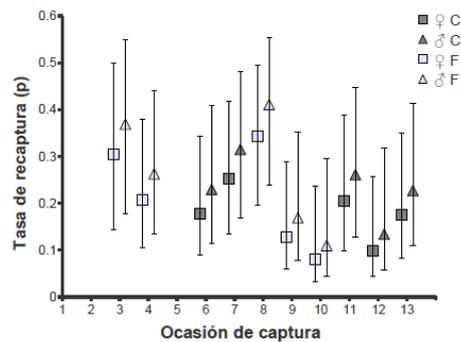
(c) Francisco Javier Mina



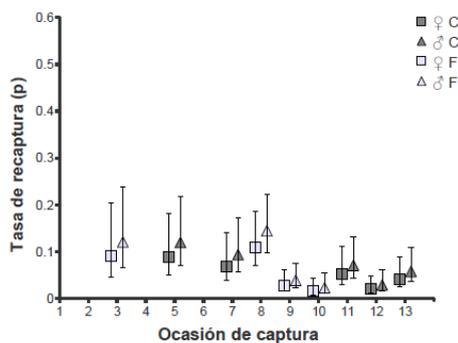
(d) Nopala



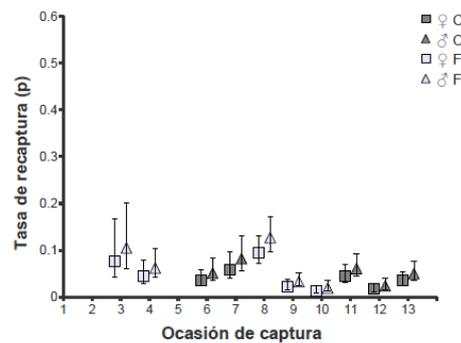
(e) Tepeapulco



(f) Tlaxco



(g) Vizarrón



(h) Zumango

Figura 10: Tasas de recaptura. ♀C = hembras durante la estación caliente, ♂C = machos durante la estación caliente, ♀F = hembras durante la estación fría, ♂F = machos durante la estación fría. Las barras de error son intervalos de confianza al 95 %.

7. Discusión

Este trabajo está basado en dos hipótesis, una sobre el periodo de actividad y otra sobre los costos de la reproducción. Los resultados no apoyan las hipótesis, sin embargo demuestran un interesante patrón de variación en la supervivencia de *Sceloporus grammicus*.

7.1. Periodos de actividad

La hipótesis es que cuando se favorecen periodos de actividad largos se generan menores tasas de supervivencia en comparación con periodos de actividad más restringidos. Si los animales están más tiempo activos, también tienen una mayor probabilidad de ser depredados, mientras que la probabilidad de morir es menor cuando no están activos. Esta hipótesis arroja dos predicciones.

7.1.1. Diferencias entre sitios

En sitios donde se favorecen periodos de actividad cortos (localidades relativamente más frías), la tasa de supervivencia será mayor en comparación con sitios donde se favorecen periodos de actividad largos (localidades relativamente más cálidas). Nopala y Vizarrón son los sitios más cálidos, lo que promueve más tiempo de actividad, por lo que se esperaba observar menor supervivencia en comparación con el resto de los sitios. En contraste, Francisco Javier Mina y Tlaxco son los más fríos, lo que promueve menos tiempo de actividad, por lo tanto, se esperaba que las lagartijas sobrevivieran más en estos últimos (figura 2).

Esta predicción no se cumple en este estudio. Recordemos que durante la estación cálida, la supervivencia fue prácticamente igual para todas las localidades y además fue muy alta ($\phi > 0.90$) en todos los sitios (figura 9, cuadro 4). Durante la estación fría sí hubo ligeras diferencias entre los sitios (entre 66 y 89%; excepto Tlaxco), aunque en general en todos los sitios las lagartijas sobrevivieron menos que durante la estación caliente. Esta diferencia entre estaciones fue estadísticamente significativa para todos los sitios excepto para Vizarrón. Contrario a lo predicho, Tlaxco fue el sitio con menor supervivencia durante la estación fría, aunque como se mencionó antes, es posible que estos valores estén subestimados por la falta de recapturas en las últimas ocasiones de captura.

La probabilidad de recaptura fue diferente entre ocasiones de captura y entre localidades.

Las diferencias entre ocasiones fueron similares en todas las localidades (i. e., hubo recapturas relativamente bajas o altas en todas las localidades durante la misma ocasión de captura; figura 10, cuadros 5 y 6). Estas diferencias y su consistencia entre las localidades sugieren que se deben principalmente al esfuerzo de captura ya que durante una misma ocasión se mantenía el mismo grupo de trabajo, pero éste no fue el mismo para todas las ocasiones.

En contraste con los resultados de esta investigación, otros estudios con lagartijas sí han podido demostrar que la mortalidad aumenta conforme aumenta el tiempo de actividad, tal como lo sugieren Adolph y Porter (1993). Por ejemplo, Wilson y Cooke (2004) buscaron probar que en un gradiente latitudinal de poblaciones de la lagartija *Uta stansburiana*, las poblaciones que habiten latitudes mayores tendrán mayores tasas de mortalidad. Esta predicción representa precisamente lo opuesto a lo que se espera bajo la hipótesis de que una temperatura mayor equivale a más mortalidad, dado el mayor tiempo de actividad (Adolph y Porter, 1993). El razonamiento de Wilson y Cooke (2004) se basó en otra hipótesis, que sugiere que entre mayor sea la latitud las poblaciones estarán más limitadas y tendrán mayor mortalidad, porque la estación de crecimiento es mucho más corta y con menores temperaturas y los inviernos son más severos. Ellos encontraron que la mortalidad es menor entre mayor sea la latitud, es decir, en las poblaciones más al norte que son más frías, las lagartijas presentaron menor mortalidad que en las poblaciones menos frías (más al sur). Este resultado apoya la hipótesis de la mortalidad debida a la proporción de tiempo que los individuos están activos y que es presumiblemente mediada por depredadores.

Otro ejemplo en el que hay evidencia de que los ambientes más fríos favorecen una mayor supervivencia porque los individuos están menos tiempo expuestos lo representa el estudio de Rojas-González *et al.* (2008) con la lagartija *Xenosaurus platyceps*. En una población localizada en un ambiente templado, en el que las temperaturas son relativamente más bajas, las tasas de supervivencia fueron notablemente menores en comparación con las de otra población localizada en un ambiente tropical. En este último sitio, las temperaturas todo el año son relativamente más altas. Este resultado una vez más apoya la hipótesis de Adolph y Porter (1993).

La falta de diferencias marcadas entre localidades en la tasa de supervivencia de *S. grammicus* sugiere algunas causas alternativas de esta falta de variación espacial que necesitan

investigarse en trabajos futuros. Primero, posiblemente la diferencia en la temperatura entre sitios no es lo suficiente como para generar diferencias en la supervivencia de estas lagartijas. En este sentido es necesario conocer los límites térmicos (máximo y mínimo) entre los cuales un individuo puede permanecer activo y si estos límites difieren entre poblaciones. Segundo, puede ser que en todos los sitios haya refugios de buena calidad. Además, las lagartijas nunca se alejan demasiado de sus refugios, lo que seguramente disminuye su probabilidad de ser depredadas. Tercero, la actividad diaria puede no implicar riesgos para las lagartijas, ya sea por que hay pocos depredadores, o porque pueden escapar fácilmente para ponerse a salvo en todos los sitios.

En otras especies de vertebrados ectotermos se han encontrado también refugios de buena calidad que permiten altas tasas de supervivencia. Por ejemplo, Rose *et al.* (2011) estudió dos poblaciones cercanas de la tortuga *Gopherus berlandieri* y encontró que había diferencias en la supervivencia entre las localidades, pero no se podían deber a diferencias climáticas ya que ambos sitios están muy cercanos entre ellos y no son diferentes en cuanto al clima. Las diferencias entre ellos se debían principalmente al uso de suelo. Encontró que la principal diferencia es la presencia de la planta *Opuntia engelmannii* la cual provee de mayor disponibilidad de humedad disponible y más refugios de mejor calidad a las tortugas del sitio con mayor supervivencia, lo que reduce considerablemente la probabilidad de ser depredadas.

La falta de consistencia entre los resultados de distintas especies de ectotermos con respecto a las diferencias esperadas entre localidades en la tasa de supervivencia (e.g., en *U. stansburiana* sí parece haber más supervivencia en sitios más fríos, mientras que en *S. grammicus* no hay variación entre sitios independientemente de la temperatura), tiene una implicación relevante. El modelo de Adolph y Porter (1993) puede no ser lo suficientemente robusto como para ser considerado una generalidad para lagartijas. Evidentemente, muchos otros factores, además de la temperatura, pueden interactuar y determinar la probabilidad de supervivencia de forma diferente en cada especie.

7.1.2. Diferencias entre estaciones

Durante la estación que favorece un periodo de actividad corto (estación fría, que corresponde a la estación seca), se esperaba que la tasa de supervivencia fuera mayor en comparación

con la estación en la que se favorece un periodo de actividad más largo (estación cálida, que corresponde a la estación lluviosa). Esta predicción tampoco está apoyada en este estudio. Durante la estación cálida las lagartijas presentaron una tasa de supervivencia notablemente alta y mayor que la que presentaron durante la fría (figura 9). Este resultado es lo contrario a lo predicho por la hipótesis. La probabilidad de recaptura fue diferente entre ocasiones de captura. Sin embargo, estos cambios no son estacionales. Como se dijo antes, esto puede deberse principalmente al equipo de trabajo, que no era el mismo en cada ocasión de captura (figura 10).

Hay algunos trabajos que proveen de evidencia a favor de la hipótesis de que en la estación favorable (cálida) los individuos tienen mayor riesgo de morir porque están más tiempo activos (Adolph y Porter, 1993). Justamente el trabajo de Adolph y Porter (1993) puso a prueba el modelo con la lagartija *Sceloporus undulatus*, y observaron precisamente que en la estación de actividad las lagartijas morían más que en la estación sin actividad. Otro trabajo con los mismo resultados es el de Riedle *et al.* (2010), que estimaron la variación estacional en la supervivencia de la tortuga *Gopherus agassizii* en dos sitios distintos. Ellos encontraron diferencias estacionales comparando las curvas de supervivencia entre los sitios y entre los sexos. En uno de los sitios las tortugas morían principalmente durante la temporada de actividad (primavera y verano), debido principalmente a que se exponen a mayor depredación (por pumas). En el otro sitio las hembras murieron más temprano en el año que los machos, lo que puede deberse a patrones distintos de actividad entre sexos.

Por el contrario, en *S. grammicus* se encontró el patrón opuesto: más mortalidad en la época fría. Otras especies de anfibios y reptiles también sufren de mayor mortalidad en los meses fríos. Anholt *et al.* (2003) estudiaron la supervivencia de dos especies simpátricas de rana (*Rana lessonae* y *Rana esculenta*) que habitan Europa Central en dos sitios distintos durante cinco años. La supervivencia promedio anual para *R. esculenta* fue de 0.621, mientras que para *R. lessonae* fue de 0.379. Por medio de un análisis de componentes principales encontraron que la temperatura mínima, y temperaturas muy variables durante los cinco meses del invierno explicaban la mayor parte de la variación (59.2%) para ambas especies. Es decir, la supervivencia de estas especies es menor durante el invierno que en otra época del año, y si el invierno es severo, la supervivencia es aún menor. Bajo una situación similar se encuentra

Rana luteiventris que habitan zonas de considerable altitud en las montañas Bitterroot de Montana (McCaffery y Maxell, 2010). Estas ranas tienen mayor probabilidad de sobrevivir cuando la severidad del invierno decrece. Sin embargo, es posible que para los ectotermos de zonas alpinas o boreales, el costo de estar activos sea mínimo comparado con los beneficios que conllevan temperaturas menos severas durante el invierno. Esto se ha encontrado también en reptiles, por ejemplo Sperry *et al.* (2010) estudiaron tres poblaciones (en E.E.U.U. y Canadá) de la serpiente *Elaphe obsoleta* distanciadas por más de 1500 km, para poner a prueba las mismas predicciones respecto al tiempo de actividad que se pusieron a prueba en este trabajo. La supervivencia de *E. obsoleta* durante la temporada de mayor actividad fue parecida en todos los sitios, mientras que la supervivencia durante la temporada de baja (o nula) actividad disminuyó con la latitud, es decir, el sitio más al norte (relativamente más frío) presentó menor supervivencia que el sitio más al sur (relativamente menos frío). Todos estos resultados son parecidos a los que se observaron en este trabajo con la lagartija *S. grammicus*, donde no se encontró que en la estación fría sobrevivieran más.

Tal como se ha venido enfatizando, el modelo del que se derivó la hipótesis que se puso a prueba fue propuesto por Adolph y Porter (1993). Aunque el modelo sólo habla del tiempo de actividad, sin establecer un tipo de ambiente térmico, la gran mayoría de los trabajos lo han puesto a prueba en ambientes templados, donde las diferencias estacionales son muy notorias. *S. grammicus* habita principalmente regiones subtropicales y tropicales (Sites *et al.*, 1992; Cuéllar *et al.*, 1996; Ortega-Rubio *et al.*, 1999). En este tipo de ambientes las variaciones estacionales en la temperatura no son tan marcadas como en sitios templados, por lo tanto, las diferencias térmicas que experimentan no son tan drásticas como las que experimentan las lagartijas que habitan más al norte, tales como *Uta stansburiana* (Wilson y Cooke, 2004) o *Sceloporus undulatus* (Angilletta *et al.*, 2001; 2006; Adolph y Porter, 1993). Por lo tanto es probable que este modelo no sea adecuado para describir la supervivencia de especies que habitan los trópicos o las zonas de transición entre regiones tropicales y templadas.

Debido a la latitud en la que puede encontrarse a *S. grammicus*, en la que las diferencias estacionales en la temperatura no son drásticamente marcadas, el tiempo de actividad de estas lagartijas puede no variar notablemente entre estaciones. Sin embargo, si se comparara solamente el mes más cálido contra el mes más frío del año, podrían detectarse diferencias

tanto en el tiempo de actividad como en la supervivencia, en la dirección esperada (más mortalidad en el mes más caliente).

Si no es el tiempo de actividad lo que genera la mortalidad en esta especie, ahora la pregunta es cuáles son los factores que generan mayor mortalidad en la estación fría. Entre las posibles explicaciones, podemos mencionar las siguientes. Una posibilidad es que durante esta estación, las temperaturas extremadamente frías causen una tasa de mortalidad alta (Wilson y Cooke, 2004; Storey, 2006; McCaffery y Maxell, 2010). De hecho durante enero se llegan a registrar temperaturas promedio diarias de -0.2°C en Tepeapulco y Zumpango (figura 2) y extremas -2°C . Además esta época es seca y la falta de humedad causa menor disponibilidad de alimento (menos presas potenciales). La limitación en la cantidad de comida disponible también puede promover mayor mortalidad. En contraste, durante la época cálida se registran abundantes lluvias en todas las localidades de estudio. Una mayor precipitación está asociada a una mayor abundancia de invertebrados (Smith y Ballinger, 1994; Branson, 2008; Poniatowski y Fartmann, 2010). Estas condiciones en los meses calientes podrían ser los responsables de que la probabilidad de supervivencia observada haya sido mayor.

Adicionalmente, la reproducción de esta especie es durante la época fría. Tanto machos como hembras llevan a cabo actividades y procesos asociados a la reproducción en esta época. Algún tipo de costo de la reproducción podría explicar la menor supervivencia durante estos meses. En la siguiente sección desarrollo con mayor profundidad los posibles costos asociados con actividades reproductoras que experimentan estas lagartijas durante el periodo comprendido entre octubre y mayo, que son los meses durante los cuales las hembras están gestando.

7.1.3. ¿Las lagartijas podrían estar más tiempo activas durante el invierno?

Las localidades que fueron seleccionadas para realizar este trabajo tienen temperaturas muy calientes durante la primera parte de la época cálida (de marzo a junio; figura 2). Estas temperaturas ambientales pueden superar la temperatura de actividad preferida por las lagartijas (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Sinervo *et al.*, 2010); entonces éstas no están activas durante las horas del día en que esta condición extrema prevalezca. En la segunda parte de esta época (julio a septiembre; figura 2), la lluvia es predominante y la nubosidad puede ser muy densa e incluso durar varios días (datos del SMN), por lo que la temperatura se abate

rápidamente y las lagartijas tienen sólo unos pocos momentos en los que pueden estar activas. Dadas estas condiciones durante la época cálida, es posible que las lagartijas tengan un tiempo de actividad neto mayor durante la época fría que durante la cálida, pues las condiciones térmicas de la época fría podrían ser de mejor calidad que las de la época cálida. De ser cierto esto, implicaría que efectivamente el tiempo de actividad moldea la supervivencia de estas lagartijas. En este escenario, las condiciones ambientales de la estación fría permitirían mayor actividad en estos sitios.

Con los datos obtenidos del SMN no es posible distinguirlo debido a que los datos de temperatura están incompletos o son inconstantes. Solamente existe información de las temperaturas máxima, mínima y a las 8:00 hrs, por día. Para poder evaluar adecuadamente esta posibilidad sería necesario tomar la temperatura del aire, la temperatura de los microhábitat y la temperatura corporal de los organismos varias veces al día durante todo el año y compararlas para poder determinar efectivamente en qué época del año el ambiente térmico presenta más restricciones para estos organismos. Además sería necesario hacer un seguimiento detallado del patrón de actividad de las lagartijas a lo largo del día durante las dos estaciones.

La posibilidad de que la actividad sea mayor durante la época fría es otra causa potencial de que el modelo de Adolph y Porter (1993) no se cumpla en *S. grammicus*. Debo enfatizar, una vez más, que esta hipótesis ha sido validada con especies de lagartijas que habitan latitudes mayores con climas templados en los que durante la época cálida se presenta muy poca precipitación. Por lo tanto, en estos ambientes los individuos pueden permanecer activos de manera constante. Además, durante la época fría las temperaturas son tan bajas que los organismos prácticamente no están activos (Adolph y Porter, 1993; Angilletta *et al.*, 2001; 2006; Wilson y Cooke, 2004). En contraste, en gran parte de México, incluido el Altiplano Central, la época cálida está acompañada de precipitación abundante, y la época fría no es tan drástica como para restringir totalmente la actividad de los organismos. Los estudios enfocados en la conducta termorreguladora de las lagartijas mexicanas sugieren que pueden permanecer activas durante prácticamente todo el año, y que la calidad térmica de la estación fría puede ser mayor (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Jiménez-Arcos, 2008; Valencia-Limón, 2008; Arias-Balderas, 2011).

7.2. Costos de la reproducción sobre la supervivencia

Otra de las hipótesis que le dieron dirección a esta investigación sugiere que las hembras experimentan costos de la reproducción sobre la supervivencia (Stearns, 1992; Roff, 2002). Las hembras que están gestando, sobre todo al final del periodo, cuando los embriones son más grandes, pierden motricidad debido al volumen extra que deben manejar, por lo tanto son presas fáciles (Webb, 2004). Adicionalmente, el gasto de energía que acarrea la viviparidad también puede provocar más mortalidad por sí mismo (Shine, 2006; Schultz *et al.*, 2008). Por lo tanto, se esperaba que durante la temporada de reproducción las hembras tuvieran tasas de supervivencia menores que las de los machos.

Esta predicción no se cumple en este trabajo. Recordemos que en todos los sitios la supervivencia es la misma para machos y hembras, sin importar la estación (en la fría ambos sexos tuvieron menor supervivencia; figura 9), lo que puede sugerir que no exista un costo de la reproducción sobre la supervivencia exclusivo para las hembras. Este resultado también fue observado para esta misma especie por Cuellar *et al.* (1996), autores que incluso sugieren que las lagartijas preñadas podrían sobrevivir más que las no preñadas, ya que las hembras que están gestando modifican su conducta, son más cautelosas al alimentarse, y cambian sus tácticas de escape de los depredadores, o incluso están activas por menor tiempo, lo que podría disminuir muchísimo su probabilidad de morir. Adicionalmente la probabilidad de captura para los machos y para las hembras es la misma (figura 10), lo que indica que la gestación no afecta la tasa de actividad de las hembras.

La falta de evidencia de un costo de la reproducción sobre la supervivencia de las hembras es interesante dado que durante la gestación las hembras de experimentan muchos cambios fisiológicos. Andrews *et al.* (1997) encontraron que las hembras preñadas de *S. grammicus* tienen consistentemente menor temperatura corporal que los machos y que las hembras que no están gestando, lo que sugiere que las hembras gestando pueden pasar más dificultades que los otros dos grupos, sobre todo cuando las oportunidades térmicas son limitadas. Esto se ha observado en muchas otras lagartijas, por ejemplo en *Mabuya multifasciata* (Chi-Xian *et al.*, 2008), *Eremias multiocellata* (Xue-Feng *et al.*, 2011) e incluso en lagartijas ovíparas que presentan retención del huevo como *Zootoca vivipara* (Rodríguez-Díaz y Braña, 2011).

Es evidente que la reproducción puede conllevar fuertes repercusiones, de diversos tipos,

en los progenitores (ya sea en la madre, el padre o ambos). Por ejemplo las hembras de *Thamnophis elegans*, comen poco o nada cuando están preñadas, sobre todo en las etapas más avanzadas, y pasan más tiempo calentándose. Este comportamiento puede deberse a que las hembras pierden habilidad para atrapar presas, o a que el desarrollo embrionario lo requiere. De cualquier forma, las hembras intercambian el tiempo que usarían para cazar en actividades de termorregulación (Gregory *et al.*, 1999). Kitaysky *et al.* (1999) observaron que en dos poblaciones de la gaviota *Rissa tridactyla*, la condición corporal de los progenitores disminuyó constantemente entre la puesta de los huevos y las últimas etapas de crianza de los pollos, lo que podría afectar su supervivencia.

A pesar de que la teoría de historias de vida indica la existencia de los costos, lo que implica correlaciones negativas entre características de historia de vida (Stearns, 1992; Roff, 2002), estos no necesariamente se presentan, o no son linealmente simples. Inclusive, algunas de estas características podrían estar relacionadas positivamente, como encontró Abell (2000), en machos de la lagartija *Sceloporus virgatus*. Los machos que presentaron menor éxito en el apareamiento también presentaron menor probabilidad de sobrevivir hasta la siguiente temporada de reproducción. Los niveles de parasitismo al final de la temporada de reproducción no estaban asociados con ninguna medida de condición corporal (i. e., los individuos con más éxito de apareamiento no presentaron mayores niveles de mortalidad o pérdida de peso).

Notablemente, y en contraste con los resultados para *S. grammicus*, hay una gran cantidad de evidencia empírica que señala que las hembras gestantes sufren de baja mortalidad. Schultz *et al.* (2008) estudiaron los costos fisiológicos del embarazo en una serpiente vivípara (*Acanthophis praelongus*). Ellos encontraron que la tasa metabólica de las serpientes preñadas fue significativamente mayor durante las tres últimas semanas de gestación. Concluyeron que el costo del embarazo fue del 26.4 % tomando en cuenta como base la tasa metabólica al final del embarazo. Desde luego, este costo podría acarrear menor probabilidad de sobrevivir. Loehr (2010) estudió la estructura y la dinámica de una población de la tortuga *Homopus signatus signatus*. El autor encontró que las tortugas con caparzones más grandes presentaron mayor supervivencia. Sin embargo, la de las hembras fue ligeramente más baja que la de los machos, posiblemente por la alta actividad para almacenar nutrientes y producir muchos huevos.

En otras lagartijas se han demostrado marcados costos de las actividades asociadas con la

reproducción sobre la probabilidad de sobrevivir. Cox *et al.* (2010) evaluaron experimentalmente los costos de la reproducción en la lagartija *Anolis sagrei*. Estos autores compararon algunos parámetros fisiológicos de hembras control (reproductoras), contra hembras a las que les eliminaron quirúrgicamente los ovarios. Las hembras no reproductoras aumentaron su supervivencia y crecimiento, además, en general presentaban mejor condición física (aunque mayor parasitemia). Estos resultados probaron experimentalmente que la reproducción afecta severamente tanto rasgos fisiológicos como rasgos poblacionales (e.g., supervivencia). En *Xenosaurus grandis* el costo de la reproducción es mucho más evidente en las hembras. Estas últimas sufren de una mayor mortalidad en los meses previos a los partos e inmediatamente después de éstos (Zúñiga-Vega, 2011).

No obstante, recordemos que la temporada de reproducción de *S. grammicus* coincide con la estación fría, en la cual se registró una menor supervivencia para ambos sexos (figura 9, cuadro 4). Durante octubre y noviembre, los machos se encuentran involucrados en actividades de cortejo y de defensa de territorios. De hecho, la actividad testicular máxima para *S. grammicus* ocurre en estos meses (Jiménez-Cruz *et al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2005). Por estas razones, los machos también podrían sufrir costos en la época de apareamiento, ya que son mucho más visibles mientras hacen desplantes y se pelean entre ellos (Abell, 2000). Además podrían provocarse heridas letales. En resumen, la supervivencia de los machos podría disminuir en la fase temprana de la temporada fría. Por su parte, las hembras experimentan toda la gestación durante la época fría (la gestación dura alrededor de seis meses que van aproximadamente entre octubre y abril, dependiendo la localidad; Jimenez-Cruz *et al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2005). Al final de la gestación (febrero-marzo), las hembras incrementan notablemente su peso debido a las fases finales del desarrollo embrionario lo que puede aumentar su riesgo de morir. Además, los partos (marzo-abril) también generan alta mortalidad (Pérez-Mendoza, obs. pers.). Por lo tanto, las hembras podrían sufrir un costo en la supervivencia en la fase tardía de la temporada fría.

Como se mencionó antes, los machos también pueden sufrir costos por la reproducción. Como ejemplo, los machos de las aves fragatas que cuidan por más tiempo a sus pollos disminuyen su probabilidad de aparearse en la siguiente temporada de reproducción (Osorno, 1999). Incluso cuidar a una pareja puede representar costos para los machos, como en el

roedor *Macroscelides proboscideus*, que pierde alrededor del 5 % de la masa corporal durante la temporada de reproducción, precisamente por esta causa (Schubert *et al.*, 2009). Incluso el dimorfismo sexual puede causar costos en los machos, cuando son más visibles que las hembras, como en los cangrejos *Uca beebei*. Los machos generalmente son más depredados que las hembras porque son más visibles para los depredadores debido a que sus tenazas son más grandes y coloridas (Koga *et al.*, 2001).

Por la forma en que los datos fueron analizados no es posible distinguir si hay diferencias entre machos y hembras dentro de la temporada fría. Lo que sabemos hasta ahora es que ambos sexos sobreviven menos en esta última temporada. Las causas pueden ser externas, tales como poco alimento y bajas temperaturas, o internas, como costos reproductivos para ambos sexos. Además, es necesario reconocer que el presentar costos de la reproducción sobre la supervivencia no invalida que puedan presentar otros costos que no fueron evaluados en este trabajo, como reproducción actual contra reproducción futura o reproducción contra crecimiento.

S. grammicus presentó menor supervivencia en la temporada fría, en la cual las condiciones ambientales no son del todo favorables, y el alimento puede ser escaso, lo que puede afectar la supervivencia de estas lagartijas durante este periodo, sin importar el sexo. Adicionalmente, las localidades pueden tener pocos depredadores y su densidad puede no ser suficiente para generar diferencias en la mortalidad de machos y hembras, mientras estas últimas están gestando. Este escenario podría incluso sugerir que no existe un costo por la reproducción y es sólo la severidad de la estación la que provoca mayor mortalidad en estos organismos.

Se esperaba que las hembras tuvieran menor supervivencia que los machos porque están gestando durante esta época del año, pero también es posible que los depredadores disminuyan su actividad, entonces las hembras preñadas no estarían en mayor riesgo al estar más activas que los machos. Otra posibilidad es que las hembras preñadas pueden tomar estrategias de comportamiento más precavidas en comparación con las no preñadas y con los machos, por lo que, a pesar del volumen extra, no resultan ser presas tan fáciles y la supervivencia de este grupo no sea distinta a la de los machos. En este sentido la falta de diferencias en la supervivencia de machos y hembras se debería a que las hembras son capaces de modificar su conducta para evitar ser depredadas. Todas las hipótesis que sugiero para explicar la falta

de diferencias entre machos y hembras en su probabilidad de sobrevivir merecen investigación futura.

8. Conclusiones

Ambos sexos de las ocho poblaciones de *S. grammicus* que fueron estudiadas presentaron la misma tasa de supervivencia, la cual fue en general muy alta. Sin embargo, hubo diferencias entre las estaciones. La supervivencia durante la época cálida fue mayor que la supervivencia durante la época fría. Este resultado sugiere tres hipótesis que son un campo fértil de investigación:

1. Las temperaturas extremadamente frías durante el invierno son las que causan más mortalidad, y no el tiempo de actividad, como plantea la hipótesis que se utilizó para realizar este trabajo.
2. Es posible que la calidad térmica de la estación fría sea mejor que la de la estación cálida, por lo que las lagartijas estarían más tiempo activas durante la primera. Este postulado sí apoya la hipótesis de que a mayor actividad, mayor mortalidad.
3. Es posible que ambos sexos incurran en costos de la reproducción sobre la supervivencia durante la época fría. Los costos de los machos debido al cortejo, y los de las hembras debido a la gestación.

9. Referencias

- Abell**, A. J. 2000. Costs of reproduction in male lizards, *Sceloporus virgatus*. *Oikos* 88: 630-640.
- Adams**, S. M., J. Biazik, R. L. Stewart, C. R. Murphy y M. B. Thompson. Fundamentals of viviparity: comparison of seasonal changes in the uterine epithelium of oviparous and viviparous *Lerista bougainvillii* (Squamata: Scincidae). *Journal of Morphology* 268: 624-635.
- Adler**, G. H. y R. Levins. 1994. The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology* 69: 473-490.
- Adolph**, S. C., y W. P. Porter. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- Adolph**, S. C., y W. P. Porter. 1996. Growth, seasonality and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Akaike**, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Páginas: 267-281. En: Petran, B.N. & Csàaki, F., eds. *International Symposium on Information Theory*, 2a ed. Acadèmiai Kiadi. Budapest.
- Andrews**, R. M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *The Zoological Society of London* 250: 243-253.
- Andrews**, R. M. y K. B. Karsten. 2010. Evolutionary innovations of squamate reproductive and developmental biology in the family Chamaeleonidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 656-668.
- Angilletta**, M. J. 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82: 3044-3056.
- Angilletta**, M. J. 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford, E.E.U.U.
- Angilletta**, M. J., P. H. Niewiarowsky, A. E. Dunham, A. D. Leaché y W. P. Porter. 2004. Bergmann's cline in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards. *The American Naturalist* 164: E168-E183.
- Angilletta**, M. J. y M. W. Sears. 2000. The metabolic cost of reproduction in an oviparous lizard. *Functional Ecology* 14: 39-45.
- Angilletta**, M. J., C. E. Oufiero y A. D. Leaché. 2006. Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *The American Naturalist* 168: E123-E135.

- Anholt**, B. R., H. Hotz, G.-D. Guey y R. D. Semlitsch. 2003. Overwinter survival of *Rana lessonae* and its hemiclinal associate *Rana esculenta*. *Ecology* 84: 391-397.
- Arias-Balderas**, S. F. 2011. Termorregulación y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en El Arenal, Nicolás Romero, Edo. de México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.
- Atkins**, N., R. Swain, E. Wapstra y S. M. Jones. 2007. Late stage deferral of parturition in the viviparous lizard *Niveoscincus ocellatus* (Gray 1845): implications for offspring quality and survival. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 735-746.
- Beuchat**, C. A. y S. Ellner. 1987. A quantitative test of life history theory: thermoregulation by a viviparous lizard. *Ecological Monographs* 57: 45-60.
- Branson**, D. H. 2008. Influence of a large late summer precipitation event on food limitation and grasshopper population dynamics in a northern great plains grassland. *Environmental Entomology* 37: 686-695.
- Burnham**, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer.
- Calderón-Espinosa**, M. L., R. M. Andrews y F. R. Méndez de la Cruz. 2006. Evolution of egg retention in the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological, environmental, and phylogenetic factors. *Herpetological Monographs* 20: 147-158.
- Candolin**, U. 1998. Reproduction under predation risk and the trade-off between current and future reproduction in the threespine stickleback. *Proceedings: Biological Sciences* 265: 1171-1175.
- Chi-Xian**, L., L. Zhang y Xiang J. 2008. Influence of pregnancy on locomotor and feeding performances of the skink, *Mabuya multifasciata*: Why do females shift thermal preferences when pregnant? *Zoology* 111: 188-195.
- Cox**, R. M., E. U. Parker, D. M. Cheney, A. L. Liebl, L. B. Martin y R. Calsbeek. 2010. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Functional Ecology* 24: 262-269.
- Crespin**, L., M. P. Harris, J.-D. Lebreton y S. Wanless. 2006. Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology* 37: 273-282.
- Cuéllar**, O., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagran-Santa Cruz y R. Sánchez-Trejo. 1996. Pregnancy does not increase the risk of mortality in wild viviparous lizards (*Sceloporus grammicus*). *Amphibia-Reptilia* 17: 77-80.

Dawson, A. 2008. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transaction of the Royal Society: Biological Sciences* 363: 1621-1633.

Dawson, W. R. 1960. Physiological responses to temperature in the lizard *Eumeces obsoletus* (Great Plains skink). *Physiological Zoology*. 33: 87–103.

Dawson, W. R. 1967. Interspecific variation in physiological responses of lizards to temperature. Páginas: 230-257. En: Milstead, W. W. ed. *Lizard ecology: a symposium*. University of Missouri Press, Columbia.

Dinsmore, S. J., G. C. White y F. L. Knopf. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83: 3476-3488.

Doughty, P. y R. Shine. 1998. Reproductive energy allocation and long-term energy stores in a viviparous lizard (*Eulamprus tympanum*). *Ecology* 79: 1073-1083.

Downes, S. 2001. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82: 2870-2881.

Enciclopedia de los municipios de México, en línea:

http://www.inafed.gob.mx/wb2/ELOCAL/ELOC_Enciclopedia Última consulta: diciembre de 2010.

Ghalambor, C. K. y T. E. Martin. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292: 494-497.

Ghalambor, C. K., D. N. Reznick y J. A. Walker. 2004. Constraints on adaptive evolution: the functional trade-off between reproduction and fast-start swimming performance in the trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *The American Naturalist* 164: 38-50.

Grant, B. W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 2323-2333.

Gregory, P. T., L. H. Crampton y K. M. Skebo. 1999. Conflicts and interactions among reproduction, thermoregulation and feeding in viviparous reptiles: are gravid snakes anorexic? *Journal of Zoology: Proceedings of the Zoological Society of London* 248: 231-241.

Griffith, S. C. 2000. A trade-off between reproduction and a condition-dependent sexually selected ornament in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proceedings: Biological Sciences* 267: 1115-1119.

Gustafsson, L., D. Nordling, M. S. Andersson, B. C. Sheldon y A. Qvarnström. 1994. Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transaction of the Royal Society: Biological Sciences* 346: 323-331.

- Hare**, K. M. y A. Cree. 2010. Incidence, causes and consequences of pregnancy failure in viviparous lizards: implications for research and conservation settings. *Reproduction, Fertility and Development*, 2010: 761–770.
- Hautekèete**, N. C., Y. Piquot y H. van Dijk. 2001. Investment in survival and reproduction along a semelparity-iteroparity gradient in the *Beta* species complex. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 795-804.
- Heatwole**, H. 1970. Thermal ecology of the desert dragon *Amphibolurus inermis*. *Ecological Monographs* 40: 425-457.
- Hellgren**, E. C., A. L. Burrow, R. T. Kazmaier y D. C. Ruthven III. 2010. The effects of winter burning and grazing on resources and survival of Texas horned lizards in a thornscrub ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 74: 300-309.
- Heulin**, B., K. Osenege-Leconte y D. Michel. 1997. Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): Survival and density characteristics of oviparous populations. *Herpetologica* 53: 432-444.
- Jiménez-Arcos**, V. H. 2008. Biología térmica de la lagartija vivípara *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae) del Pedregal de San Ángel, D. F. México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.
- Jiménez-Cruz**, E., A. Ramírez-Bautista, J. C. Marshall, M. Lizana-Avia y A. Nieto-Montes de Oca. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, México. *The Southwestern Naturalist* 50: 178–187.
- Johnson**, J. B. y K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101–108.
- Karlsson**, B. y C. Wiklund. 2005. Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology* 74: 99–104.
- Kirk**, K. L. 1997. Life-history responses to variable environments: starvation and reproduction in planktonic rotifers. *Ecology* 78: 434-441.
- Kitaysky**, A. S., J. C. Wingfield y J. F. Piatt. 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology* 13: 577–584.
- Koenig** W. D. y J. M. H. Knops. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *The American Naturalist* 155: 59-69.
- Koga**, T., P. R. Y. Backwell, J. H. Christy, M. Murai y E. Kasuya. 2001. Male-biased predation of a fiddler crab. *Animal Behaviour* 62: 201–207.

- Lara-Resendiz**, 2008. Eficiencia de la termorregulación y modelación del nicho ecológico de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Lebreton**, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- Lemos-Espinal**, J. A. y R. E. Ballinger. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 73: 2184-2191.
- Lemos-Espinal**, J. A., R. E. Ballinger y G. R. Smith. 1998. Comparative demography of the high-altitude lizard, *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist* 58: 375-379.
- Lemos-Espinal**, J. A., R. I. Rojas-González y J. J. Zúñiga-Vega. 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. Distrito Federal, México.
- Loehr**, V. J. T. 2010. Structure and dynamics of a namaqualand speckled tortoise (*Homopus signatus signatus*) population over 5 years of rainfall variation. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 223-230.
- McCaffery**, R. M. y B. A. Maxell. 2010. Decreased winter severity increases viability of a montane frog population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 8644-8649.
- McMahon**, C. R. y H. R. Burton. 2005. Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proceedings: Biological Sciences* 272: 923-928.
- Merrick**, M. J. y R. J. Smith. 2004. Temperature regulation in burying beetles (*Nicrophorus* spp: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature. *The Journal of Experimental Biology* 207: 723-733.
- Murphy**, B. F. y M. B. Thompson. 2011. A review of the evolution of viviparity in squamate reptiles: the past, present and future role of molecular biology and genomics. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 181: 575-594.
- Murrish** D. E. y V. J. Vance. 1968. Physiological responses to temperature acclimation in the lizard *Uta mearnsi*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 27: 329-337.

- Oliver, J. E., J. J. Hidore, M. Snow y R. Snow.** 2009. Climatology: an atmospheric science. Prentice Hall. New Jersey, E.E.U.U.
- Ortega-Rubio, A., R. Barbault y G. Halffter.** 1999. Population dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Durango, México. The Southwestern Naturalist 44: 64-72.
- Osorno, J. L.** 1999. Offspring desertion in the magnificent frigatebird: are males facing a trade-off between current and future reproduction? Journal of Avian Biology 30: 335-341.
- Ots, I. y P. Horak.** 1996. Great tits *Parus major* trade health for reproduction. Proceedings: Biological Sciences 263: 1443-1447.
- Partridge, L., B. Barrie, N. H. Barton, K. Fowler y V. French.** 1995. Rapid laboratory evolution of adult life-history traits in *Drosophila melanogaster* in response to temperature. Evolution 49: 538-544.
- Paul-Victor, C. y L. A. Turnbull.** 2009. The effect of growth conditions on the seed size/number trade-off. Public Library of Science ONE 4: e6917.
- Pérez-Mendoza, H. A.** 2009. Demografía comparada de especies de lagartijas del género *Sceloporus*: integrando la densidad en la dinámica poblacional mediante un enfoque matricial. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Pianka, E. R. y L. J. Vitt.** 2003. Getting around in a complex world. En: Pianka, E. R. y L. J. Vitt. 2003. Lizards: window to the evolution diversity. University of California Press. California, E.E.U.U. 19-14pp.
- Poniatowski, D. y T. Fartmann.** 2010. What determines the distribution of a flightless bush-cricket (*Metrioptera brachyptera*) in a fragmented landscape? Journal of Insect Conservation 14: 637-645.
- Qualls, C. P. y R. M. Andrews.** 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. Biological Journal of the Linnean Society 67: 353-376.
- Qualls, C. P. y R. Shine.** 1998. Costs of reproduction in conspecific oviparous and viviparous lizards, *Lerista bougainvillii*. Oikos 82: 539-551.
- Ragland, G. J. y J. G. Kingsolver.** 2008. Evolution of thermotolerance in seasonal environments: the effects of annual temperature variation and life-history timing in *Wyeomyia smithii*. Evolution 62: 1345-1357.
- Ramírez-Bautista, A., C. A. Maciel-Mata y M. A. Martínez-Morales.** 2005. Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. Acta Zoologica Sinica 51: 998-1005.

- Riedle, J. D., R. C. Averill-Murray y D. D. Grandmaison.** 2010. Seasonal variation in survivorship and mortality of desert tortoises in the sonoran desert, Arizona. *Journal of Herpetology* 44: 164-167.
- Rivalan, P., A. C. Prévot-Julliard, R. Choquet, R. Pradel, B. Jacquemin y M. Girondot.** 2005. Trade-off between current reproductive effort and delay to next reproduction in the leatherback sea turtle. *Oecologia* 145: 564–574.
- Robb, G. N., R. A. McDonald, D. E. Chamberlain y S. Bearhop.** 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 476–484.
- Rodríguez-Díaz, T. y F. Braña.** 2011. Shift in thermal preferences of female oviparous common lizards during egg retention: insights into the evolution of reptilian viviparity. *Evolutionary Biology* 38: 352–359.
- Roff, D. A.** 2002. Life history evolution. Sinauer Associates. Sunderland Massachusetts, E.E.U.U.
- Rojas-González, R. I., J. J. Zúñiga-Vega, y J. A. Lemos-Espinal.** 2008. Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *Journal of Herpetology* 42: 332–336.
- Rose, B.** 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- Rose, F. L., F. W. Judd y M. F. Small.** 2011. Survivorship in two coastal populations of *Gopherus berlandieri*. *Journal of Herpetology* 45: 75-78.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Distrito Federal, México: Limusa.
- Schubert, M., C. Schradin, H. G. Rödel, N. Pillay y D. O. Ribble.** 2009. Male mate guarding in a socially monogamous mammal, the round-eared sengi: on costs and trade-offs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 257–264.
- Schultz, T. J., J. K. Webb y K. A. Christian.** 2008. The physiological cost of pregnancy in a tropical viviparous snake. *Copeia*, 2008: 637-642.
- Sears, M. W.** 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of the thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25-36.
- Sepúlveda, M., M. A. Vidal, J. M. Fariña y P. Sabat.** 2008. Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae). *Journal of Thermal Biology* 33: 141-148.
- Shine, R.** 2006. “Cost” of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46: 92-100.

- Sites**, J. W. 1982. Morphological variation within and among three chromosomal races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia* 1982: 920-941.
- Sites**, J. W., J. W. Archie, C. J. Cole y O. Flores-Villela. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213: 1-110.
- Smith**, G. R. y R. E. Ballinger. 1994. Temporal and spatial variation in individual growth in the spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1994: 1007-1013.
- Sperry**, J. H., G. Blouin-Demers, G. L. F. Carfagno, y P. J. Weatherhead. 2010. Latitudinal variation in seasonal activity and mortality in ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Ecology* 91: 1860-1866.
- Stearns**, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Nueva York.
- Stillwell**, R. C. y C. W. Fox. 2005. Complex patterns of phenotypic plasticity: Interactive effects of temperature during rearing and oviposition. *Ecology* 86: 924-934.
- Storey**, K. B. 2006. Reptile freeze tolerance: metabolism and gene expression. *Cryobiology* 52: 1-16.
- Tinkle**, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Underwood**, H. 1992. Endogenous rhythms. Páginas: 229-297. En: Gans, C. y D. Crews, eds. *Biology of the Reptilia Vol. 18. Physiology E: hormones, brain, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Valencia-Limón**, E. R. 2008. Agregaciones de verano e invierno en *Sceloporus mucronatus*: ¿termorregulación o sociabilidad?. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- van Devender**, R. W. 1978. Growth Ecology of a Tropical Lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59: 1031-1038.
- Velarde**, E., E. Ezcurra, M. A. Cisneros-Mata y M. F. Lavín. 2004. Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecological Applications* 14: 607-615.
- Vitt**, L. J. y J. P. Caldwell. 2008. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press. China.

- Vitt**, L. J. y E. R. Pianka. 1994. Lizard ecology: historical and experimental perspective. Princeton University Press. Nueva Jersey, E.E.U.U.
- Walker**, R. S., M. Gurven, O. Burger y M. J. Hamilton. 2008. The trade-off between number and size of offspring in humans and other primates. *Proceedings: Biological Sciences* 275: 827-834.
- Webb**, J. K. 2004. Pregnancy decreases swimming performance of female northern death adders. *Copeia* 2004: 357-363.
- White**, G. y K. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement: 120–138.
- Williams**, T. D. 2000. Experimental manipulation of female reproduction reveals an intraspecific egg size-clutch size trade-off. *Proceedings: Biological Sciences* 268: 423-428.
- Willott**, S. J. y M. Hassall. 1998. Life-history responses of british grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology* 12: 232-241.
- Wilson**, B. S., y D. E. Cooke. 2004. Latitudinal variation in rates of overwinter mortality in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 85: 3406-3417.
- Wilson**, J. L. y A. Cree. 2003. Extended gestation with late-autumn births in a cool-climate viviparous gecko from southern New Zealand (Reptilia: *Naultinus gemmeus*). *Austral Ecology* 28: 339–348.
- Xue-Feng**, Y., T. Xiao-Long, Y. Feng, Z. De-Jiu, X. Ying, W. Cui y C. Qiang. 2011. Influence of ambient temperature on maternal thermoregulation and neonate phenotypes in a viviparous lizard, *Eremias multiocellata*, during the gestation period. *Journal of Thermal Biology* 36: 187–192.
- Zamora-Abrego**, J. G., J. J. Zúñiga-Vega y A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41: 630–637.
- Zúñiga-Vega**, J. J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Zúñiga-Vega**, J. J. 2011. Estimating potential reproductive costs in the survival of a xenosaurid lizard. *Herpetological Journal* 21: 117–129.