



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DINÁMICA DE LOS ECTOPARÁSITOS EN
LAGARTIJAS DEL GÉNERO *Sceloporus*: CAMBIOS
TEMPORALES EN FUNCIÓN DE LAS
CARACTERÍSTICAS DEL HOSPEDERO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Marco Andrés Aguilar Hernández



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. José Jaime Zúñiga Vega

Ciudad Universitaria, Cd.Mx., 2019



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.

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por todo el conocimiento recibido.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) que a través del proyecto número: IN203516 con el título: "Ectoparásitos y sus consecuencias sobre la adecuación de especies de lagartijas del género *Sceloporus*" financió el presente trabajo de tesis.

A los profesores del taller "Investigación ecológica en poblaciones y comunidades": Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Edgar Javier González Liceaga, Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dra. María Teresa Valverde Valdés, Dr. Carlos Martorell Delgado, Dr. Eduardo Alberto Pérez García y Dra. Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders.

A mi asesor de tesis, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega.

A los miembros asignados a mi jurado: Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa, M. en C. Israel Solano Zavaleta, Dra. Rosario Mata López y Dr. Rogelio Aguilar Aguilar.

Agradecimientos personales

A mi mamá, María Isabel por ser el pilar más grande de mi vida, todo logro mío es de cierta manera gracias a ella y a su infinito esfuerzo y amor. Todo comenzó gracias a ti.

A mis abuelos Enrique y Guadalupe y a mis tíos Elena, José y Miguel por enseñarme, cuidarme y apoyarme incondicionalmente en todo desde mis primeros días hasta la actualidad. Siempre les estaré infinitamente agradecido.

A Maximiliano por ser el amigo más fiel que pude haber tenido.

A Sandra Berenice, por tener la fortuna de contar con su maravillosa compañía, cariño, paciencia y enseñanzas y uno que otro regaño. Por ser un hermoso brillo en mi vida.

A mis compañeros/amigos de campo que sin duda una parte muy importante de este trabajo es gracias a ellos: Víctor Emmanuel Arguez Márquez, Israel Solano Zavaleta, Selene Vargas García.

A mis amigos que se han quedado hasta el final y a los que se han ido con el paso del tiempo. Algo de ustedes siempre formará parte de mí y .si leen esto espero seguir contando con ustedes y claro que cuentan conmigo. Hay mucha gente que agradecer, compartir: “reuniones”, fotos, sesiones, comidas, prácticas de campo, noches, días, vacaciones, clases, todo cuenta y este trabajo me secó las ideas.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por aceptarme como su Padawan, a pesar de no ser el mejor alumno no me fui al lado oscuro y este trabajo se pudo concluir gracias a sus enseñanzas, a todo su apoyo e infinita paciencia.

Índice

Resumen.....	1
Abstract	2
1. Introducción	7
1.1. Parasitismo: definición	7
1.2. Tipos de parásitos	8
1.3. El estudio de los parásitos desde el punto de vista ecológico	9
1.4. Variación temporal en la carga parasitaria	10
1.5. Variación entre individuos en la carga parasitaria	11
1.6. Los ácaros como ectoparásitos de reptiles	13
2. Objetivos	15
2.1. Objetivo general.....	15
2.2. Objetivos particulares	15
3. Hipótesis y predicciones	16
4. Método	18
4.1. Especies de estudio	18
4.2. Áreas de estudio	22
4.3. Procedimiento de campo	26
4.4. Análisis de datos	29
5. Resultados	32
5.1. Abundancia de ectoparásitos	32
5.2. Prevalencia de ectoparásitos	35
5.3. Intensidad promedio de ectoparásitos	37
5.4. Probabilidad de infección por ectoparásitos	42
6. Discusión	45
6.1. Cambios temporales en la carga de ectoparásitos	45
6.2. El parasitismo como un costo de la reproducción	48
6.3. Condición corporal	52
7. Referencias.....	55

Resumen

En reptiles, en comparación con trabajos sobre taxonomía o patología, los trabajos enfocados en aspectos ecológicos del parasitismo son relativamente escasos. En otros grupos de vertebrados se ha demostrado que la carga de ectoparásitos puede variar dependiendo del sexo del hospedero, de su condición corporal o entre estaciones del año. Por lo tanto, en este trabajo describo la dinámica temporal, las diferencias entre sexos y el efecto de la condición corporal sobre la carga de ectoparásitos de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus*. En particular, puse a prueba las siguientes hipótesis: a) El parasitismo es más intenso en ciertas temporadas del año. b) La reproducción tiene como costo un aumento en la carga parasitaria. Para comprobar la variación de ectoparásitos a lo largo de tiempo y entre sexos utilicé intervalos de confianza *bootstrap* y modelos lineales generales (LM) c) Los individuos con baja condición corporal tienen mayor probabilidad de infectarse de ectoparásitos debido a que su sistema inmune presumiblemente se encuentra comprometido. El aumento en la probabilidad de infección lo evalué con una regresión logística. Los principales resultados indican que en la temporada de lluvias las tres especies de hospederos presentaron un aumento en su carga de ectoparásitos. Además, este aumento fue mayor en machos en comparación con las hembras en dos de las tres especies de hospederos. Solamente en una de las especies de hospederos encontré que la probabilidad de infección por ectoparásitos aumenta en individuos con baja condición corporal. Por lo tanto, los principales factores descritos en la literatura que podrían explicar la variación en la carga de ectoparásitos en estas lagartijas son: el aumento en la cobertura vegetal durante la temporada de lluvias, el aumento en la testosterona en machos durante la temporada de apareamientos y la disminución en los recursos destinados al funcionamiento del sistema inmune que resulta de una baja condición corporal, Esta investigación es una contribución importante al conocimiento de la variación temporal y entre sexos en la relación parásito-hospedero de lagartijas del género *Sceloporus*.

Abstract

In reptiles, compared to works on taxonomy or pathology, studies focused on ecological aspects of parasitism are relatively scarce. In other groups of vertebrates, it has been demonstrated that ectoparasite load may vary depending on the sex of the host, on their body condition and between seasons. Therefore, in this study I describe the temporal dynamics, differences between sexes and the effect of body condition on the ectoparasite load of three species of lizards of the genus *Sceloporus*. In particular, I tested the following hypotheses. a) Parasitism is more intense in certain seasons of the year. b) Reproduction has as a cost an increase in ectoparasite load. To check the variation of ectoparasites over time and between sexes I used bootstrap confidence intervals and general linear models (LM). c) Individuals with poor body condition are more likely to be infected by ectoparasites because their immune system is presumably compromised. The increase in the probability of infection was evaluated with a logistic regression. The main results indicate that during the rainy season the three host species experienced an increase in ectoparasite load. In addition, this increase in the number of ectoparasites was higher in males compared to females in two of the three host species. Only in one of the host species I found that the probability of infection by ectoparasites increases in individuals with poor body condition. Therefore, the increase in plant cover during the rainy season, the increase in testosterone in males during the mating season and the decrease in resources allocated to the functioning of the immune system resulting from a poor body condition are the main factors that explain the observed variation in the ectoparasite loads of these lizards. This research is an important contribution to the knowledge of the temporal and intersexual variation in the parasite-host relationship of lizards of the genus *Sceloporus*.

1. Introducción

1.1. Parasitismo: definición y consecuencias

El parasitismo es un tipo de relación simbiótica en la cual hay una transferencia parcial de energía de un organismo hospedero a otro organismo conocido como parásito. Esta transferencia afecta negativamente al huésped (Bush *et al.*, 2001). Se considera al parasitismo como una forma de vida muy abundante (Lafferty *et al.*, 2008). Aunque aún no se establece un número aproximado de especies de parásitos, se sabe que cerca del 10% de los metazoarios viven parasitando a otros organismos de vida libre (Morand, 2015).

Los parásitos pueden reducir la supervivencia y la reproducción del huésped al aprovechar los recursos obtenidos (Granroth-Wilding *et al.*, 2015; Sagonas *et al.*, 2016), además pueden alterar el comportamiento, la morfología y la fisiología de los huéspedes (e.g. Schwanz, 2006). Otros efectos perjudiciales asociados al parasitismo son la reducción de la eficacia del hospedero para conseguir sus propios recursos, e incluso una mayor probabilidad de que sea depredado (Garrido y Pérez-Mellado, 2014) y la disminución de su éxito reproductivo (Lin *et al.*, 2014; Garrido *et al.*, 2016). Además, pueden causar y/o transmitir enfermedades ocasionadas por virus, bacterias y protozoarios, tales como la anaplasmosis que provoca una anemia al disminuir la cantidad de glóbulos rojos (Sajid *et al.*, 2009) y la enfermedad de Lyme infección que provoca síntomas similares a la gripe (Feria-Arroyo *et al.*, 2014). Estas últimas son ejemplos de enfermedades transmitidas por picaduras de garrapatas (Mansfield *et al.*, 2017).

Los huéspedes, por su parte, pueden generar dos mecanismos de defensa en contra de la infestación por parásitos: un aumento en la respuesta inmune para disminuir la carga de ectoparásitos y el amortiguamiento de los efectos negativos provocados por el parásito (Svensson y Raberg, 2010). Diversos estudios han demostrado que algunos componentes del sistema inmune de vertebrados (e.g. la actividad de los neutrófilos, el número de células T y la respuesta inflamatoria) se

activan inmediatamente después de la infección por parásitos (Lee *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2017; Pereira *et al.*, 2017; Watanabe *et al.*, 2018). La tolerancia o el amortiguamiento de los efectos negativos del parasitismo, se refieren a distintos procesos, mecanismos o conductas de los hospederos para minimizar el daño producido por la infección por parásitos. Por ejemplo, la dieta o la fabricación de nidos a partir de plantas con propiedades antimicrobianas o antimicóticas (Baucom y de Roode, 2011), cambios morfológicos como invaginaciones en la piel (Arnold, 1986) o una disminución de glóbulos rojos para evitar que el parásito tenga disponible hierro para su proliferación (Råberg *et al.*, 2007). El estudio de los mecanismos de tolerancia a infecciones se ha enfocado principalmente en especies de plantas (Baucom y de Roode, 2011). Por el contrario, muchos procesos de amortiguamiento aún son desconocidos para animales (Ayres y Schneider, 2008).

1.2. Tipos de parásitos

En ecología, una de las distinciones más útiles para clasificar a los parásitos es de acuerdo con su tamaño. Los microparásitos se encuentran asociados a las células del hospedero, por ejemplo: virus, bacterias y protozoarios. Se caracterizan por ser muy numerosos, por reproducirse dentro de su hospedero y generalmente necesitan un vector u hospedero intermediario para completar su ciclo de vida (Levin, 1996). Los macroparásitos generalmente son visibles a simple vista, por ejemplo los platelmintos, acantocéfalos, nematodos y artrópodos (Morand *et al.*, 2006). A diferencia de los microparásitos son menos numerosos y, por lo general, solo durante algunos estadios de su ciclo de vida son parásitos (Begon *et al.*, 2006).

Otra clasificación para los parásitos es según su localización en el cuerpo del hospedero (Bush *et al.*, 2001; Begon *et al.*, 2006). Los endoparásitos se encuentran confinados al interior del cuerpo del hospedero, como por ejemplo los cestodos (Muñoz-Carrillo *et al.*, 2017). Los ectoparásitos se encuentran asociados al exterior del

cuerpo del hospedero, por ejemplo algunos artrópodos como sifonápteros, fitirápteros y ácaros (Sponchiado *et al.*, 2015).

1.3. El estudio de los parásitos desde el punto de vista ecológico

En la literatura hay gran abundancia de trabajos sobre aspectos taxonómicos o registros nuevos de diversos parásitos, de localidades y de huéspedes (e.g. Gomides *et al.*, 2015; Paredes-León y Guzmán-Cornejo, 2015; Sobhi *et al.*, 2017). Otra gran parte de los trabajos existentes sobre parásitos está enfocada en los efectos perjudiciales que los parásitos provocan a sus hospederos. Por ejemplo, la pérdida de peso provocada por amibas del género *Entamoeba* (Shimokawa *et al.*, 2018) o la reducción del éxito reproductivo que pueden provocar algunos ectoparásitos como pulgas y ácaros (Gooderham y Schulte-Hostedde, 2011). Adicionalmente, los trabajos que describen a las enfermedades zoonóticas (aquellas que los animales transmiten al hombre) también han recibido una gran atención en la literatura científica. Existen muchos ejemplos interesantes, como el estudio de Dias *et al.*, (2002) sobre el impacto de la enfermedad de Chagas, provocada por *Trypanosoma cruzi*, en Latinoamérica o bien, las diversas investigaciones sobre la cisticercosis, provocada por *Taenia solium*, en los humanos (García *et al.*, 2003). Además otra gran cantidad de trabajos describen los beneficios de estudiar a los parásitos como indicadores de la calidad ambiental (Sures, 2004; Marcogliese, 2005; Palm 2011).

No obstante, los estudios enfocados en aspectos ecológicos de las relaciones entre parásitos y hospederos son menos abundantes. Algunos temas ecológicos han sido relativamente poco abordados como los cambios que ocurren en la carga parasitaria en los hospederos a lo largo del año (Hamstra y Badyaev, 2009), los factores bióticos y abióticos que influyen en la abundancia o prevalencia de los parásitos (Chilton & Bull 1993; Pollock *et al.*, 2012) o qué diferencias existen entre distintas poblaciones de un mismo huésped en la carga de parásitos (Härkönen *et al.*, 2015). Además, el conocimiento ecológico del parasitismo en vertebrados se deriva

principalmente de aves (e.g. Hamstra y Badyaev, 2009) y mamíferos (e.g. Gooderham y Schulte-Hostedde, 2011). Por lo que hay una brecha en el conocimiento de los factores ecológicos que moldean el parasitismo en anfibios y reptiles (Foufopoulos *et al.*, 2017).

1.4. Variación temporal en la carga parasitaria

En varios estudios se ha demostrado que la riqueza y abundancia de ectoparásitos cambian a lo largo del tiempo. Algunos trabajos han encontrado una mayor presencia de ectoparásitos asociados a su hospedero durante el verano y el otoño (e.g. Garvin *et al.*, 2015), temporadas que corresponden a las lluvias en diversas partes del hemisferio norte. Durante esta temporada también se ha reportado una mayor incidencia de picaduras de garrapatas en personas (Beyhan *et al.*, 2016). Este comportamiento parece estar asociado a una sincronización del ciclo de vida de los ectoparásitos con las estaciones del año, de tal manera que la ovoposición ocurre en la temporada de lluvias para evitar la desecación de los huevos. Sin embargo, también hay estudios que demuestran el patrón opuesto: mayores cargas parasitarias en la época seca (Maturano *et al.*, 2015; Sponchiado *et al.*, 2015). Por ejemplo, en el estudio de Vidya y Sukumar (2002) se observó un aumento de endoparásitos en elefantes durante la temporada seca. Los elefantes suelen defecar cerca de cuerpos de agua, los cuales en la temporada seca son escasos y esto puede aumentar la infectividad de los nematodos de la familia Strongylidae.

La temperatura y la humedad se encuentran estrechamente relacionadas con la ubicación geográfica y son factores determinantes de la supervivencia de ectoparásitos (Chilton y Bull, 1993; Sponchiado *et al.*, 2015). Los ectoparásitos son ectotermos, por lo que su supervivencia puede disminuir debido a cambios en la temperatura ambiental. Al estudiar el desarrollo y la supervivencia de pupas del díptero *Lipoptena cervi*, que parasitan a cérvidos, Härkönen *et al.* (2010) detectaron un retraso

en su desarrollo y por lo tanto, una menor supervivencia de estas pupas en altitudes más elevadas (i.e. en condiciones más frías).

Un aumento en la humedad como resultado de la temporada de lluvias es benéfico para algunos estadios del ciclo de vida de ectoparásitos que no se encuentran asociados a su hospedero (Chilton y Bull, 1993). Se ha observado que los ácaros prefieren zonas de alta humedad y poca incidencia de luz (Clopton y Gold, 1993; García-De la Peña *et al.*, 2004), además de abundante vegetación (Biaggini *et al.*, 2009). Por ejemplo, en condiciones de baja temperatura y alta humedad, los murciélagos *Myotis myotis* pueden albergar mayor carga de ácaros (Postawa *et al.*, 2014).

Las tendencias estacionales de la carga parasitaria también se pueden asociar con las actividades y los procesos que experimenta el hospedero a lo largo del año, los cuales pueden variar dependiendo del sexo del hospedero. Generalmente los hospederos en época reproductiva presentan una mayor carga de ectoparásitos (Hamstra y Badyaev, 2009). Este aumento de parásitos parece ser el resultado de la gran cantidad de energía que deben destinar a la reproducción y que genera un costo a otros aspectos fisiológicos como el sistema inmune (Folstad y Karter, 1992; Roberts *et al.*, 2004).

1.5. Variación entre individuos en la carga parasitaria

En diversos estudios se ha demostrado que la carga parasitaria está relacionada con algunos aspectos intrínsecos de sus hospederos. En vertebrados, los machos generalmente tienen mayor carga parasitaria que las hembras (Lumbad *et al.*, 2011; Pollock *et al.*, 2012; Juárez-Heredia *et al.*, 2014; Dudek *et al.*, 2016). Aparentemente, la testosterona, que tiene un efecto dual en los machos, es parcialmente responsable de esta mayor carga de parásitos. Esta hormona está relacionada con el desarrollo de caracteres sexuales secundarios (Saino y Møller, 1995), pero se ha observado que puede causar inmunosupresión (Folstad y Karter, 1992; Zúñiga-Vega *et al.*, 2017). Por

ejemplo, en algunos reptiles se ha reportado un aumento en la abundancia de parásitos y una pérdida de masa corporal en individuos a los cuales se les implantó testosterona de manera artificial (Olsson *et al.*, 2000; Klukowski y Nelson, 2001; Pollock *et al.*, 2012). El efecto potencialmente inmunosupresor de la testosterona puede promover un claro aumento de la carga de parásitos en la época de apareamientos, cuando esta hormona se encuentra en concentraciones más elevadas en los machos de muchos vertebrados.

Por el contrario, son pocos los estudios en donde han encontrado que las hembras tienen mayor carga parasitaria. Por ejemplo, Christie *et al.* (2007) encontraron mayor prevalencia e intensidad de ectoparásitos en hembras de algunas especies de murciélagos. Generalmente en hembras, el aumento en la carga parasitaria está relacionado con costos reproductivos ligados con el cuidado parental o con la gestación. Por ejemplo, se han documentado importantes aumentos en la carga de parásitos en las hembras de aves que incuban a sus huevos y cuidan a sus polluelos en nidos (Hamstra y Badyaev, 2009) o en ovejas durante el periodo que alimentan a sus crías (Beasley *et al.*, 2009). Estos procesos son energéticamente costosos y pueden impactar negativamente al sistema inmune de las hembras. En hembras de la lagartija *Urosaurus ornatus*, French *et al.* (2007) observaron que al restringir experimentalmente el alimento durante la vitelogénesis se suprime sustancialmente la actividad inmune, lo que indica que hay una disyuntiva entre asignar recursos a la reproducción o a la defensa en contra de agentes patógenos.

La condición corporal de los hospederos también puede causar variación entre individuos en la carga de ectoparásitos (Soliman *et al.*, 2001; Harrison *et al.*, 2010; Juárez-Heredia *et al.*, 2014). Algunos autores han demostrado que individuos en mejor condición corporal (i.e. más pesados de lo que se espera para una determinada longitud corporal) aparentemente están mejor nutridos y son más sanos, por lo tanto, son más eficientes para combatir las infecciones por endoparásitos (Christie *et al.*, 1998; Athanasiadou *et al.*, 2009). Por otro lado, los individuos con una pobre condición

corporal (i. e. bajo peso con respecto a una longitud en particular) pueden ser más propensos a ser parasitados (Heitman *et al.*, 2003). En general la desnutrición, que deriva en una baja condición corporal, puede aumentar el riesgo de sufrir infecciones puesto que el cuerpo no cuenta con los recursos necesarios para llevar a cabo diversos procesos fisiológicos como la regulación del sistema inmune (French *et al.*, 2007; Athanasiadou *et al.*, 2009). Por ejemplo, en el trabajo de Ordóñez y Angulo (2002) se encontró una asociación entre la malnutrición de niños en una región de Colombia y la infección por nematodos. En las aves de la especie *Delichon urbica*, se observó que los organismos con una pobre condición corporal son más susceptibles a infecciones por ectoparásitos al tener una respuesta inmune más débil (Christe *et al.*, 1998). En ratones con una deficiente ingesta de proteínas se ha comprobado que se suprime uno de los precursores de la producción de citoquinas, lo que genera un aumento en la supervivencia de los endoparásitos (Ing *et al.*, 2000).

1.6. Los ácaros como ectoparásitos de reptiles

La subclase Acari (Clase Arachnida) es un grupo de artrópodos que incluye organismos que en su mayoría son parásitos (Krantz y Walter, 2009). Los ácaros son el grupo más diverso de los arácnidos y forman diversas relaciones de comensalismo y parasitismo con otros individuos. Esta última es la relación más frecuente y puede llegar a causar graves daños al hospedero (Pérez *et al.*, 2014). Entre los problemas más importantes ocasionados por la infección por ácaros están: 1) la pérdida de sangre y nutrientes (Perez-Orella y Schulte-Hostedde, 2005; Juliana *et al.*, 2014; Jones *et al.*, 2015; Granroth-Wilding *et al.* 2016) 2) la transmisión de otras enfermedades (Dudek *et al.*, 2016; Peng *et al.*, 2016). Dichos efectos negativos pueden desencadenar alteraciones en la dinámica poblacional de los hospederos (Sponchiado *et al.*, 2015) a través de la disminución de su supervivencia y fecundidad (Mori *et al.*, 2015).

Los ácaros tienen una gran diversidad de huéspedes, desde algunos invertebrados como hexápodos (Sobhi *et al.*, 2017; Zawal *et al.*, 2017) hasta vertebrados como mamíferos (Koc *et al.*, 2015), aves (Maturano *et al.*, 2015), anfibios (Fuente *et al.*, 2016) y reptiles (Dudek *et al.*, 2016). Los órdenes de Acari más relacionados con reptiles son Mesostigmata, Metastigmata y Prostigmata. Dentro de este último orden, los ácaros de las familias Pterygosomatidae (Goldberg y Holshuh, 1993; Klukowski, 2004; Guzmán-Cornejo *et al.*, 2018; Paredes-León, 2019), y Trombiculidae (Klukowski, 2004; García-de la Peña *et al.*, 2004; Watkins y Blouin-Demers, 2018) son los principales ectoparásitos de lagartijas del género *Sceloporus* (Paredes-León, 2006). En uno de los primeros trabajos sobre datos cuantitativos de ácaros en *Sceloporus torquatus*, se encontró que estaban parasitadas por cuatro especies de ectoparásitos: *Ornithodoros talaje* (familia Argasidae), *Geckobiella pelaezi*, *Geckobiella texana* (familia Pterygosomatidae) y *Eutrombicula alfreddugesi* (familia Trombiculidae); Guzmán-Cornejo *et al.*, 2018). Los ácaros de estas familias pueden ocasionar pérdida de sangre, lesiones e inflamaciones en la piel de estos hospederos (Bulté *et al.*, 2009; Juárez-Heredia *et al.*, 2014).

En general muchos trabajos acerca de ectoparásitos en animales silvestres están enfocados en aves o mamíferos (Maturano *et al.*, 2015; Keskin *et al.*, 2013; Fagir *et al.*, 2015; Sponchiado *et al.*, 2015), mientras que en reptiles los estudios de sus ectoparásitos son mucho más escasos (Amo *et al.*, 2005; Juárez-Heredia *et al.*, 2014).

Los estudios que existen sobre la relación entre reptiles y ácaros se enfocan principalmente en destacar registros nuevos y descripciones taxonómicas (Paredes-León y Guzmán-Cornejo, 2015; Stekolnikov y González-Acuña *et al.*, 2015; Sobhi *et al.*, 2017; Jacinavicius *et al.*, 2018), además de profundizar sobre algunos daños provocados al hospedero por dichos ectoparásitos (Goldberg y Holshuh, 1992; Garrido *et al.*, 2016). Sin embargo, son pocos los estudios que analizan los cambios de la carga parasitaria a lo largo del tiempo (Kerr y Bull *et al.*, 2006; Lumbad *et al.*, 2011) o la diferencia entre los sexos de los hospederos en el número de ectoparásitos

(Lumbad *et al.*, 2011; Halliday *et al.* 2014). Por lo tanto, este trabajo de tesis es una contribución importante al conocimiento de la variación temporal y entre sexos de la carga parasitaria en tres lagartijas del género *Sceloporus*.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Describir la dinámica temporal, las diferencias entre sexos y el efecto de la condición corporal en la carga de ectoparásitos de tres especies de lagartijas: *Sceloporus torquatus*, *S. grammicus*, *S. megalepidurus*.

2.2. Objetivos particulares

1. Examinar los cambios a lo largo del año en la abundancia, prevalencia e intensidad promedio de ectoparásitos en las tres especies de hospederos.
2. Evaluar si en la temporada de apareamiento aumenta la carga de ectoparásitos en machos.
3. Evaluar si al final de la temporada de gestación y al final de la temporada de alumbramientos aumenta la carga de ectoparásitos en hembras.
4. Comprobar si la condición corporal influye en la probabilidad de estar parasitado.
5. Comparar los resultados obtenidos entre las tres especies de hospederos.

3. Hipótesis y predicciones

1. La intensidad del parasitismo cambia dependiendo temporada lo largo del año.

1.1. El parasitismo es más intenso en la época de lluvias ya que en la temporada húmeda es benéfica para el parásito.

Predicción: En temporada de lluvias encontraremos mayor abundancia, intensidad promedio y prevalencia de ectoparásitos en lagartijas.

1.2. El parasitismo es más intenso en la época de secas debido a que la disminución en la humedad y la restricción de alimento a la que se ve sometido el huésped afecta negativamente su condición corporal.

Predicción: En temporada seca encontraremos mayor abundancia, intensidad promedio y prevalencia de ectoparásitos en lagartijas.

2. Los costos reproductivos tienen como consecuencia un aumento en la carga de ectoparásitos.

2.1. Costo reproductivo en machos: Durante la temporada de apareamiento los machos se encuentran más parasitados debido al gasto energético que conlleva la reproducción y al aumento de testosterona.

Predicción: En la época de apareamiento (entre septiembre-noviembre) encontraremos mayor abundancia, intensidad promedio y prevalencia de ectoparásitos en machos.

2.2. Costo reproductivo en hembras: Durante la gestación y los alumbramientos se gastan muchos recursos, por lo que el sistema inmune de las hembras se encuentra comprometido y por lo tanto son más parasitadas.

Predicción: Al final de la temporada de gestación y después de la temporada de alumbramiento (feb-abr) encontraremos mayor abundancia, intensidad promedio y prevalencia de ectoparásitos en hembras.

3. Los individuos con una baja condición corporal tienen una mayor probabilidad de estar parasitados debido a que su sistema inmune se encuentra comprometido.

Predicción: Los individuos con un bajo peso con respecto a su talla tendrán una mayor probabilidad de estar parasitados.

4. Método

4.1. Especies de estudio

4.1.1. *Sceloporus torquatus* son lagartijas vivíparas cuya distribución está restringida al centro de México. Se puede encontrar en los estados de Guanajuato, Michoacán, Hidalgo, Veracruz, Estado de México, Puebla, Morelos y en la Ciudad de México (Smith, 1936; Sites *et al.*, 1992; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b). Esta especie es exclusivamente saxícola (i.e. utilizan las rocas y las grietas como microhábitat) (Smith, 1936; Duellman, 1961). Habitan principalmente en bosques de pino-encino, en ambientes semidesérticos (e.g. matorral xerófilo) e incluso en zonas perturbadas (Méndez de la Cruz *et al.*, 2006; Martínez-Méndez y Méndez-de la Cruz, 2007). Se alimentan principalmente de artrópodos (Feria-Ortiz *et al.*, 2001). La longitud hocico-cloaca (LCH) promedio es de 83.4 ± 10.5 mm (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b). La coloración dorsal es de tonos grises claros con manchas verde olivo y en la zona gular presenta un parche de color azul oscuro, los cuales son más predominantes y notorios en machos (Méndez de la Cruz *et al.*, 2006). Otra característica morfológica notable es que tienen un collar en la parte dorsal del cuello rodeado de escamas de color claro (fig. 1).

Esta especie tiene un ciclo reproductivo estacional (Feria-Ortiz, 1986). En las hembras, la vitelogénesis sucede durante los meses de agosto y septiembre, seguida por la ovulación que ocurre durante los meses de noviembre y diciembre. Finalmente los partos ocurren entre los meses de abril y mayo (Feria-Ortiz *et al.*, 2001; Ramírez-Bautista y González-Romero, 2002). En machos los testículos comienzan a crecer desde el mes de junio y alcanzan su volumen máximo en la temporada de apareamiento, durante los meses de octubre y noviembre (Guillette y Méndez-De la Cruz, 1993; Feria-Ortiz *et al.*, 2001).

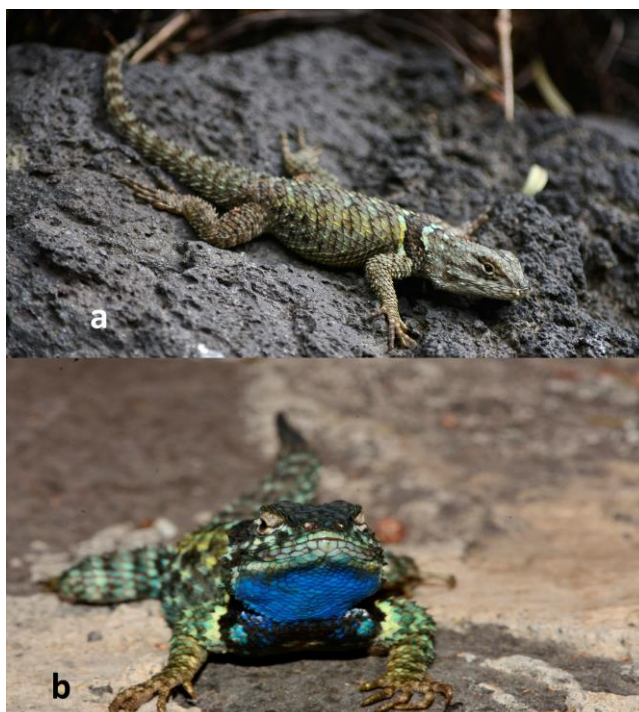


Figura 1. Macho de *Sceloporus torquatus*. **a)** Vista dorsal-lateral derecha. **b)** Vista frontal donde se aprecia el parche azul en la zona gular. Fotografía: Marco Andrés Aguilar Hernández.

4.1.2. *Sceloporus grammicus* son lagartijas vivíparas con una amplia distribución en el territorio nacional. Habitan desde el sur de Texas hasta la zona norte de Oaxaca (Sites *et al.*, 1992; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b). Esta especie presenta hábitos principalmente arborícolas, aunque también puede ser de hábitos saxícolas y habitar en distintas cactáceas y agaváceas (Méndez de la Cruz *et al.*, 2007). Se distribuyen desde zonas áridas y semiáridas (Méndez-De la Cruz *et al.*, 2007) hasta zonas de alta montaña (e.g. en el Pico de Orizaba, Veracruz) (Swan, 1952). Además también pueden habitar en ambientes templados de montaña, bosque de pino-encino, matorral xerófilo y en zonas perturbadas, siendo común encontrarlas en casas de zonas rurales o urbanas (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b). Su dieta es a base de artrópodos, aunque se le considera oportunista porque puede también alimentarse de moluscos e incluso puede ser caníbal (Leyte-Manrique *et al.*, 2005). La longitud hocico-cloaca promedio (LHC) es de 48.9 ± 3.5 mm (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b). Presenta parches de

color azul fuerte y negro en la región ventral (Leyte *et al.*, 2005). En la zona gular puede presentar tres tipos principales de coloración: anaranjado, azul o amarillo (Pérez-Mendoza, 2013) (fig. 2). Las escamas dorsales del cuerpo son quilladas y débilmente mucronadas (Uribe-Peña *et al.*, 1999; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009b).

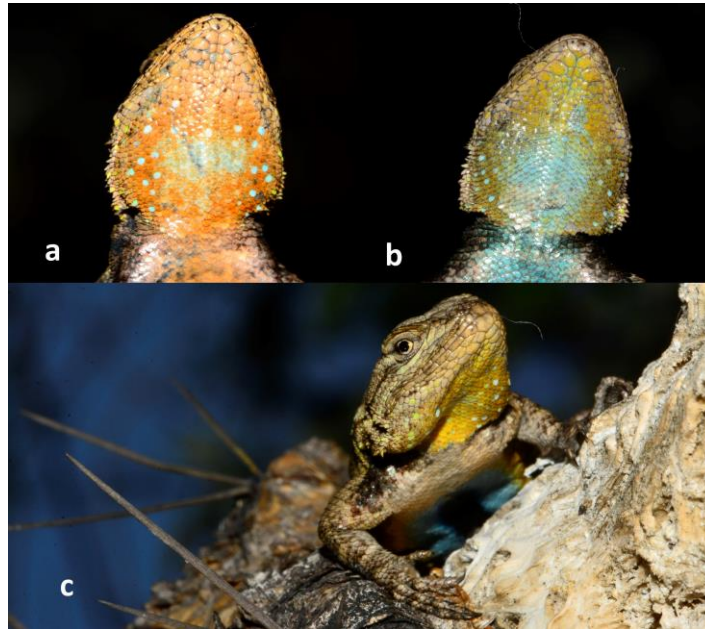


Figura 2. Machos de *Sceloporus grammicus*. Se muestran las coloraciones más comunes de la zona gular: **a)** anaranjado, **b)** azul y **c)** amarillo. Fotografía: Marco Andrés Aguilar Hernández.

En las hembras la vitelogénesis se lleva a cabo entre los meses de julio a octubre, seguida de la ovulación que sucede durante los meses de noviembre y diciembre. Los nacimientos ocurren durante los meses de abril y mayo (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009a). En machos, el aumento de masa testicular comienza desde julio y tiene su máximo en octubre. Los apareamientos suceden entre octubre y noviembre (Ortega y Barbault, 1984; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005).

4.1.3. *Sceloporus megalepidurus* es una lagartija vivípara que tiene una distribución restringida. Habita en los estados de Tlaxcala, Puebla y Veracruz (Smith, 1939). Es considerada una especie de talla pequeña ya que su longitud hocico-cloaca mide en promedio 55 mm. Su coloración dorsal es café o gris con líneas laterales de color claro (fig. 3). Los machos no poseen parches ventrales (Smith, 2006). Esta especie puede utilizar distintas plantas (yucas, nopales, agaves) como microhábitats y refugios (Sánchez-Herrera, 1980). Su dieta se basa principalmente en insectos y otros artrópodos hasta moluscos e incluso materia vegetal (González-Ruiz, 1991). Se encuentra dentro de la NOM-059-SEMARNAT, 2010 bajo la categoría de protección especial (Pr), debido a que es una especie endémica de México y con distribución restringida.

En las hembras la vitelogénesis ocurre en los meses de agosto y septiembre. La ovulación y los apareamientos suceden entre octubre y noviembre. La gestación ocurre durante el invierno y los nacimientos suceden en marzo (Sánchez-Herrera 1980; González-Ruiz, 1991).

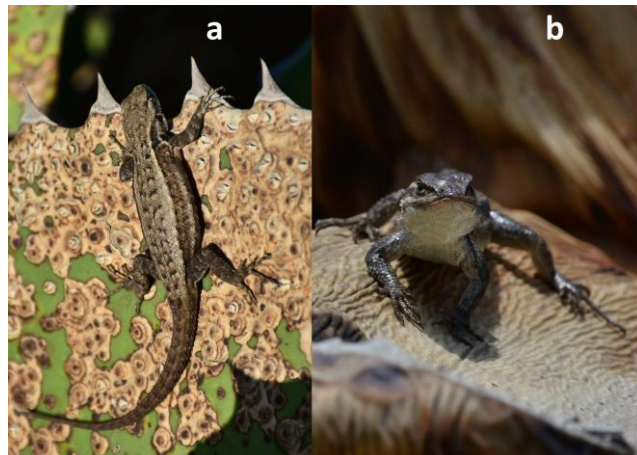


Figura 3. Hembra de *Sceloporus megalepidurus*. **a)** Vista dorsal derecha. **b)** Vista frontal. Fotografía: Marco Andrés Aguilar Hernández.

4.2. Áreas de estudio

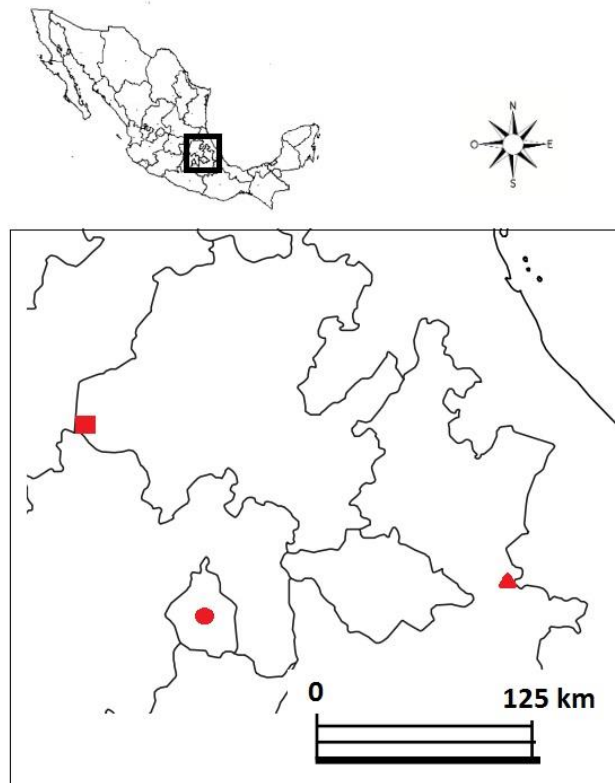


Figura 4. Localización de las zonas de estudio en el centro de México. Círculo: sitio de estudio de *Sceloporus torquatus* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México. Cuadrado: sitio de estudio de *S. grammicus* en Nopala de Villagrán, Hidalgo. Triángulo: sitio de estudio de *S. megalepidurus* en la Laguna de Alchichica, Puebla.

4.2.1. Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México



Figura 5. Zona de estudio de *Sceloporus torquatus*: Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Fotografía: Marco Andrés Aguilar Hernández.

El área de estudio de *S. torquatus* se ubica dentro del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM. Dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) (19.31826 N, 99.19431 W) con una elevación de 2300 msnm, ubicada en la alcaldía Coyoacán, en la parte sur de la Ciudad de México. Durante este estudio la época de lluvias sucedió entre los meses de junio a septiembre y la época seca de octubre a mayo, con una precipitación promedio anual de 833 mm (fig. 8). Esta área fue cubierta con lava proveniente del volcán Xitle hace aproximadamente 2000 años (Rojo y Rodríguez, 2002; Lot y Camarena, 2009). Las rocas volcánicas provenientes de la lava solidificada funcionan como excelentes refugios para las lagartijas de esta especie. El tipo de vegetación predominante es matorral xerófilo micrófilo, dominado por *Pittocaulon praecox* y *Schinus molle*, con una variedad de plantas pertenecientes a otros géneros como *Bomarea*, *Stevia*, *Opuntia*, *Tixis*, *Bursera*, *Cissus*, *Mammillaria*, etc. (Rzedowski, 1954; Rojo y Rodríguez, 2002).

4.2.2. Nopala de Villagrán, Hidalgo



Figura 6. Zona de estudio de *Sceloporus grammicus*: Nopala de Villagrán, Hidalgo.

Fotografía: Marco Andrés Aguilar Hernández.

La zona de estudio de *S. grammicus* se encuentra en el municipio de Nopala de Villagrán en el suroeste del estado de Hidalgo (20.26834 N, 99.64171 W), con una altitud promedio de 2400 msnm. Su clima es templado subhúmedo. Durante este estudio la temporada de lluvias sucedió de junio a agosto y la temporada de secas de septiembre a mayo (fig. 8). Cabe destacar que la temporada de lluvias fue más corta a lo reportado en la literatura (INEGI 2002; Flores-Villela y Canseco-Márquez 2007). Tiene una precipitación promedio anual de 615 mm (Roth-Monzón, 2009; Roth-Monzón *et al.*, 2018). La vegetación que predomina en el municipio es matorral xerófilo con una composición florística variada, en la que predominan *Agave*, *Yucca*, y *Opuntia*. A pesar de esto el municipio ha perdido gran porcentaje de su vegetación original la cual ha sido reemplazada por campos de cultivo y pastoreo (Roth-Monzón, 2009).

4.2.3. Laguna de Alchichica, Puebla



Figura 7. Zona de estudio de *Sceloporus megalepidurus*: Laguna de Alchichica, Puebla.

La zona de estudio para *S. megalepidurus* se encuentra en los alrededores de la Laguna de Alchichica (19.4058995 N, 97.4022026 W) dentro del municipio de Tepeyahualco en el estado de Puebla, a una altitud de 2436 msnm. La temperatura promedio es de 12.9°C con una de precipitación anual de alrededor de 500 mm. En este estudio la temporada de lluvias sucedió entre los meses de abril a agosto y la temporada de secas de septiembre a marzo (fig.8). Los tipos de vegetación predominante son matorral xerófilo, en el que predominan plantas de los géneros *Yucca*, *Agave* y *Opuntia* con una gran extensión de pastizales (Rzedowski 2006). En los alrededores cerca del 65% de la flora nativa ha sido reemplazada por pastos introducidos y cultivos agrícolas (Alcocer *et al.*, 1998).

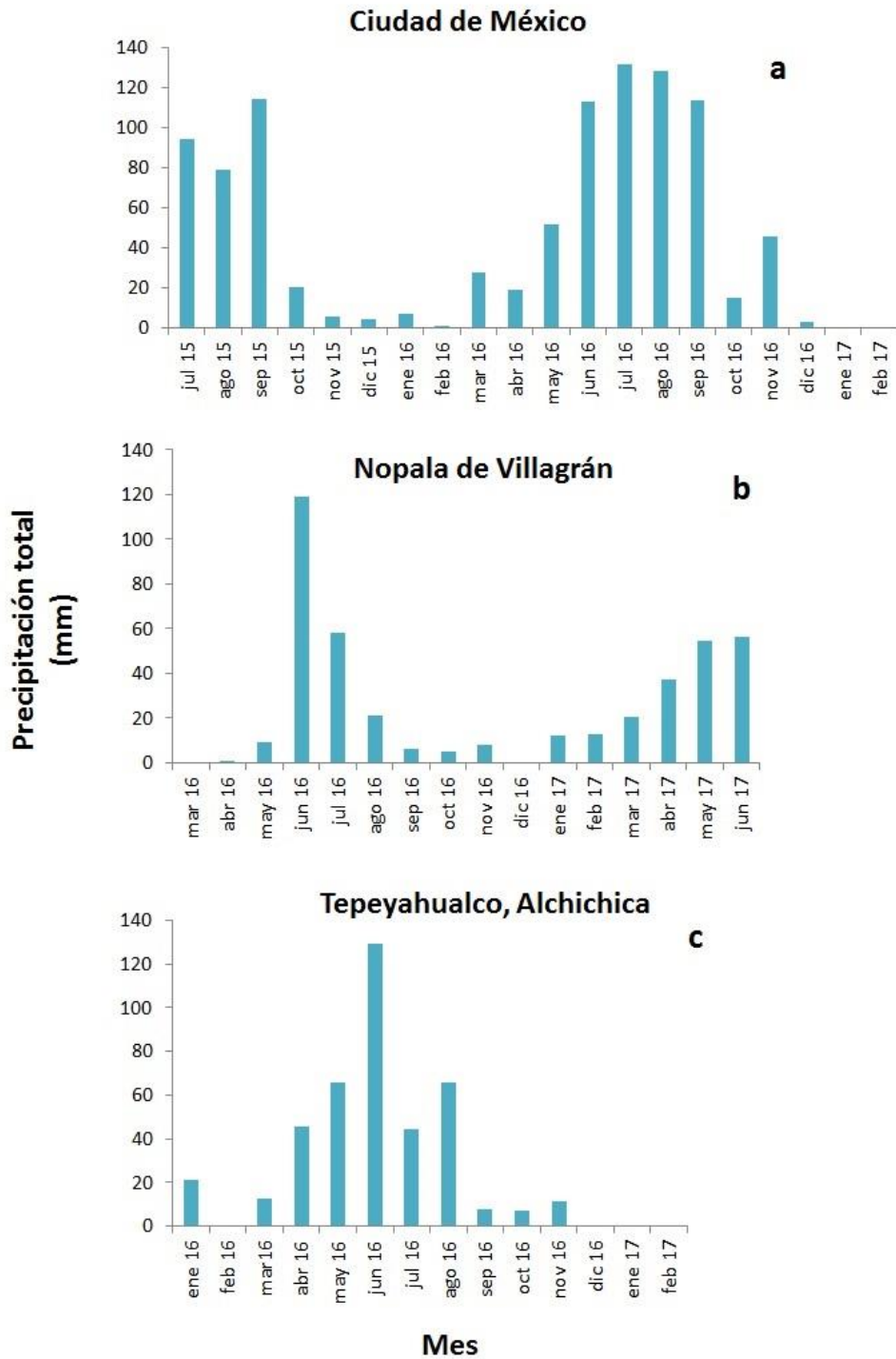


Figura 8. Precipitación total mensual de los sitios de muestreo: a) Precipitación promedio de la Ciudad de México, b) precipitación promedio obtenida de la estación meteorológica: Maravillas, Nopala de Villagrán, c) precipitación promedio obtenida de la estación meteorológica: Alchichica, Tepeyahualco. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2018a; 2018b).

4.3. Procedimiento de campo

4.3.1. Salidas a campo.

En el periodo comprendido entre 2015 y 2017 se capturaron adultos de ambos sexos de las tres especies. Para *S. torquatus* se realizaron ocho muestreos entre agosto de 2015 y enero de 2017. Para *S. grammicus* se realizaron seis muestreos entre abril de 2016 y junio de 2017. Por último, para *S. megalepidurus* se realizaron siete muestreos entre febrero de 2016 y junio de 2017. Cada uno de estos muestreos consistió de 6 a 8 días consecutivos de trabajo de campo.

4.3.2. Captura de organismos y toma de datos

La captura de las lagartijas se realizó de forma manual y con la ayuda de un lazo con nudo corredizo. La búsqueda, la toma de medidas y la liberación de los ejemplares se realizó de 8:00 a 14:00 horas. Un equipo de entre tres y cinco personas buscamos a las lagartijas en los diferentes microhábitats en los que habitan, dependiendo de la especie (e.g. grietas en las rocas, yucas, nopales, agaves). De cada individuo capturado registré la longitud hocico-cloaca (LHC) utilizando un vernier (± 0.01 mm) y el peso utilizando una pesola (± 0.1 g). Determiné el sexo de cada lagartija por la presencia (machos) o ausencia (hembras) de escamas post-anales agrandadas (Doughty *et al.* 1994).

Además, realicé cuidadosamente el conteo de ectoparásitos de manera directa con ayuda de una lupa o a simple vista, revisando todo el cuerpo de cada animal, debajo de las escamas e incluyendo los pliegues de las extremidades y del cuello (fig. 8). Sin embargo, las especies no se pudieron diferenciar en campo, debido a que los ácaros deben ser revisados bajo microscopio compuesto para su correcta identificación. Por lo tanto, en este trabajo cuantifiqué a todos los ácaros presentes sin tomar en cuenta la especie.

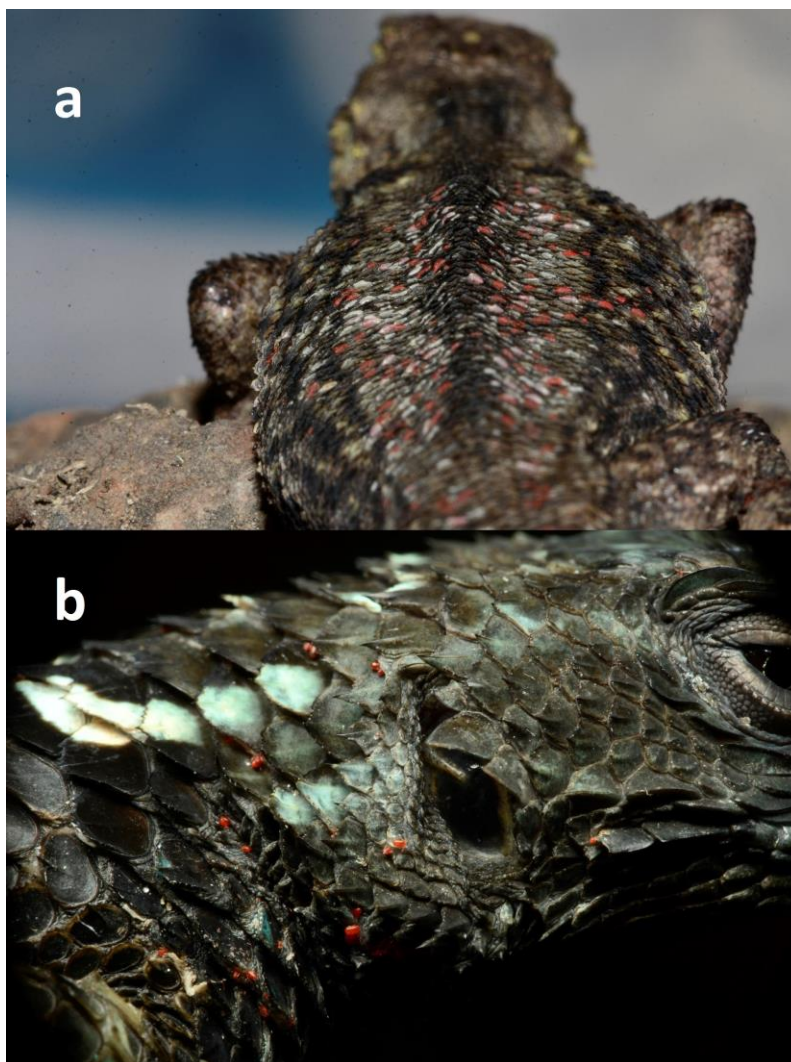


Figura 9. Acercamientos al cuerpo de dos lagartijas que muestran los ectoparásitos entre las escamas de sus hospederos. a) Vista dorsal de *Sceloporus grammicus*. b) región derecha del cuello de *Sceloporus torquatus*.

4.3.3. Marcaje de organismos

Para la identificación individual de cada una de las lagartijas les realicé una serie de marcas en la parte ventral de las cuatro extremidades (fig. 10), utilizando un pequeño cauterizador médico (marca Bovie). Este procedimiento permite generar pequeñas cicatrices (del tamaño de dos o tres escamas) en diferentes partes de las extremidades, cuyas combinaciones generan una gran cantidad de números que no se

repiten entre animales. Este procedimiento de marcaje fue propuesto por Ekner *et al.*, 2011 y aparentemente no genera daños severos en estos organismos. El objetivo principal de marcar a los individuos fue el de evitar medidas repetidas para que hubiera independencia estadística al momento de analizar los datos (i.e. no consideramos dos veces a un mismo individuo).



Figura 10. Cicatriz de marcaje por cauterización del individuo número uno de *Sceloporus grammicus* después de un poco más de un año de haber sido capturado y marcado.

4.4. Análisis de datos

Utilicé tres índices que describen cuantitativamente a las infecciones por parásitos propuestos por Bush *et al.* (1997) y Sereno-Urbe (2012). Abundancia (Ab): número total de parásitos de un conjunto de hospederos durante un periodo de tiempo determinado. Prevalencia (Pr): porcentaje de hospederos infectados por al menos un parásito con respecto al total de hospederos examinados. Intensidad promedio (IP):

número promedio de parásitos que tiene cada hospedero. Calculé cada uno de estos índices para cada mes de muestreo y para cada especie de huésped.

Para comparar la abundancia y la prevalencia de ectoparásitos a lo largo del tiempo y entre sexos utilicé un remuestreo de tipo *bootstrap* (con reemplazamiento) de la muestra original, debido a que para ambos índices solo se obtiene un dato por cada temporada de muestreo y por cada sexo (i.e. un número total de ectoparásitos o un porcentaje de hospederos parasitados por muestreo y por sexo, respectivamente). Este procedimiento propuesto por Efron (1979) y formalizado por Manly (2007) consistió de los siguientes pasos. Para el caso de la abundancia, primero seleccioné de cada mes de muestreo una submuestra aleatoria de tamaño igual al número mínimo de individuos que colecté por sexo y por temporada (8, 18 y 19 individuos para *S. torquatus*, *S. grammicus* y *S. megalepidurus*, respectivamente). De este modo, siempre calculé la abundancia de parásitos para el mismo número de hospederos por cada sexo y temporada (porque la abundancia total de ácaros depende del número de hospederos). Realicé 1000 remuestreos con reemplazo de este número mínimo de hospederos y, para cada nueva muestra, obtuve la abundancia de ectoparásitos. Después, construí para cada temporada y para cada sexo los intervalos de confianza (95%) de este índice al ordenar la distribución resultante de las 1000 abundancias en orden ascendente, usando el dato ordenado número 25 como límite inferior y el dato ordenado número 975 como límite superior. Consideré que hay diferencias estadísticamente significativas en la abundancia entre sexos y/o temporadas en los casos en los que estos intervalos de confianza no se superpusieron, lo cual imita de manera sólida a una prueba estadística con un nivel de significancia del 0.05 (MacGregor-Fors y Payton, 2013).

Dado que la prevalencia se calcula como un porcentaje, su estimación no se ve afectada por distintos tamaños de muestra entre sexos o temporadas (en el caso de la abundancia, la suma total de ácaros sí depende del número de hospederos). Por ello, para comparar la prevalencia entre sexos y temporadas utilicé el mismo procedimiento

de remuestreo y de construcción de intervalos de confianza (95%). Sin embargo, la única diferencia fue que para calcular 1000 prevalencias usé el total de individuos capturados de cada sexo y de cada temporada en cada evento de remuestreo. Estos remuestreos se realizaron en el programa Microsoft Excel 2010 con ayuda del complemento PopTools ver. 3.2 (<http://www.poptools.org/>).

Para comparar si existen diferencias en la intensidad promedio de ectoparásitos a lo largo del año y entre sexos, utilicé modelos lineales generales (LM). En estos análisis las variables independientes fueron la longitud (LHC), el peso, el sexo de los hospederos, el mes de muestreo, y además incluí la interacción entre el sexo y el mes. La variable dependiente fue el número de ácaros por individuo transformada a escala logarítmica (logaritmo natural). Sin embargo, reporto los valores de intensidad promedio para cada sexo y cada mes en la escala normal (número promedio de ácaros por individuo) para facilitar la interpretación biológica. Estos análisis se llevaron a cabo en el programa Statistica ver. 10.

Por último, para evaluar la probabilidad de que un individuo pueda ser infectado por ectoparásitos en función del sexo y de la condición corporal (i.e. de la combinación del peso y la longitud de los hospederos) realicé una regresión logística por separado para *S. grammicus* y *S. megalepidurus*. No pude hacer este análisis con *S. torquatus*, debido a que todos los individuos capturados a lo largo de mi estudio tuvieron al menos un ectoparásito (i.e. la probabilidad de estar infectado siempre fue igual a uno en esta especie). En esta regresión logística utilicé como variables independientes a la longitud (LHC), el peso, el sexo de los hospederos y sus interacciones. La variable dependiente fue dicotómica: presencia (infectado) o ausencia (no infectado) de ectoparásitos por cada lagartija. En particular, lo que esperaba en este análisis es que los individuos que tienen bajo peso con respecto a su longitud (Schall *et al.*, 2000) tuvieran mayor probabilidad de estar parasitados. Este análisis también se llevó a cabo en el programa Statistica ver. 10.

5. Resultados

En este estudio se colectaron datos de un total de 1817 lagartijas adultas de las tres especies. De *Sceloporus torquatus* capturamos 274 hembras y 188 machos desde agosto del 2015 hasta enero del 2017. El intervalo de valores de la longitud hocico-cloaca (LHC) de estos organismos fue de 44.8 mm a los 119.6 mm y el intervalo de su peso fue de los 3 g a los 55 g. De *Sceloporus grammicus* capturamos 389 hembras y 277 machos desde abril del 2016 hasta junio del 2017. El intervalo de valores de LHC fue de 37.9 mm a los 76.5 mm y el intervalo de su peso fue de 2 g a los 11.5 g. De *Sceloporus megalepidurus* capturamos 365 hembras y 324 machos desde febrero del 2016 a junio del 2017. El intervalo de valores de LHC fue de 30.7 mm a los 66.5 mm y el intervalo de su peso fue de 0.9 g a los 6.4 g.

5.1. Abundancia de ectoparásitos

Para calcular las abundancias las muestras mínimas que utilicé para cada especie fueron: 8 individuos para *S. torquatus*, 18 individuos para *S. grammicus* y 19 individuos para *S. megalepidurus*. En *S. torquatus* no encontré diferencias significativas en la abundancia de ectoparásitos entre los meses de muestreo ni entre los sexos de los hospederos, ya que todos los intervalos de confianza se superponen (fig. 11a). A pesar de la falta de diferencias estadísticamente significativas, el valor mínimo observado de abundancia (en un total de 8 hospederos) fue de 327 ácaros en los machos de abril de 2016 y el valor máximo observado fue de 1376 ácaros en los machos de octubre de 2015 (fig. 11a).

En *S. grammicus* encontré diferencias estadísticamente significativas tanto entre los distintos meses de muestreo como entre machos y hembras (en algunos meses). Para ambos sexos, durante junio y septiembre de 2016 y junio de 2017 (meses lluviosos) la abundancia de ectoparásitos fue mayor que en los otros meses (fig. 11b). Además, este incremento en la abundancia de ácaros fue significativamente mayor para machos que para hembras durante dos de estos tres meses (septiembre de 2016

y junio de 2017). El valor mínimo observado de abundancia (en un total de 18 hospederos) fue de 60 ácaros en las hembras de marzo de 2017 y el valor máximo observado fue de 601 ácaros en los machos de septiembre de 2016 (fig. 11b).

Para *S. megalepidurus* pude observar un patrón similar al de *S. grammicus*. En junio y septiembre de 2016 así como en junio de 2017 (también meses lluviosos) hubo un incremento estadísticamente significativo en la abundancia de ectoparásitos (fig. 11c). Además, este incremento fue significativamente mayor para los machos que para las hembras (fig. 11c). En junio de 2017 la diferencia entre machos y hembras fue marginalmente significativa (los intervalos de confianza se superpusieron ligeramente; fig. 11c) con más ectoparásitos también en machos. El valor mínimo observado de abundancia (en un total de 19 hospederos) fue de 1 ácaro en machos de febrero de 2016, mientras que el valor máximo observado fue drásticamente mayor: 1292 ácaros en los machos de septiembre de 2016 (fig. 11c).

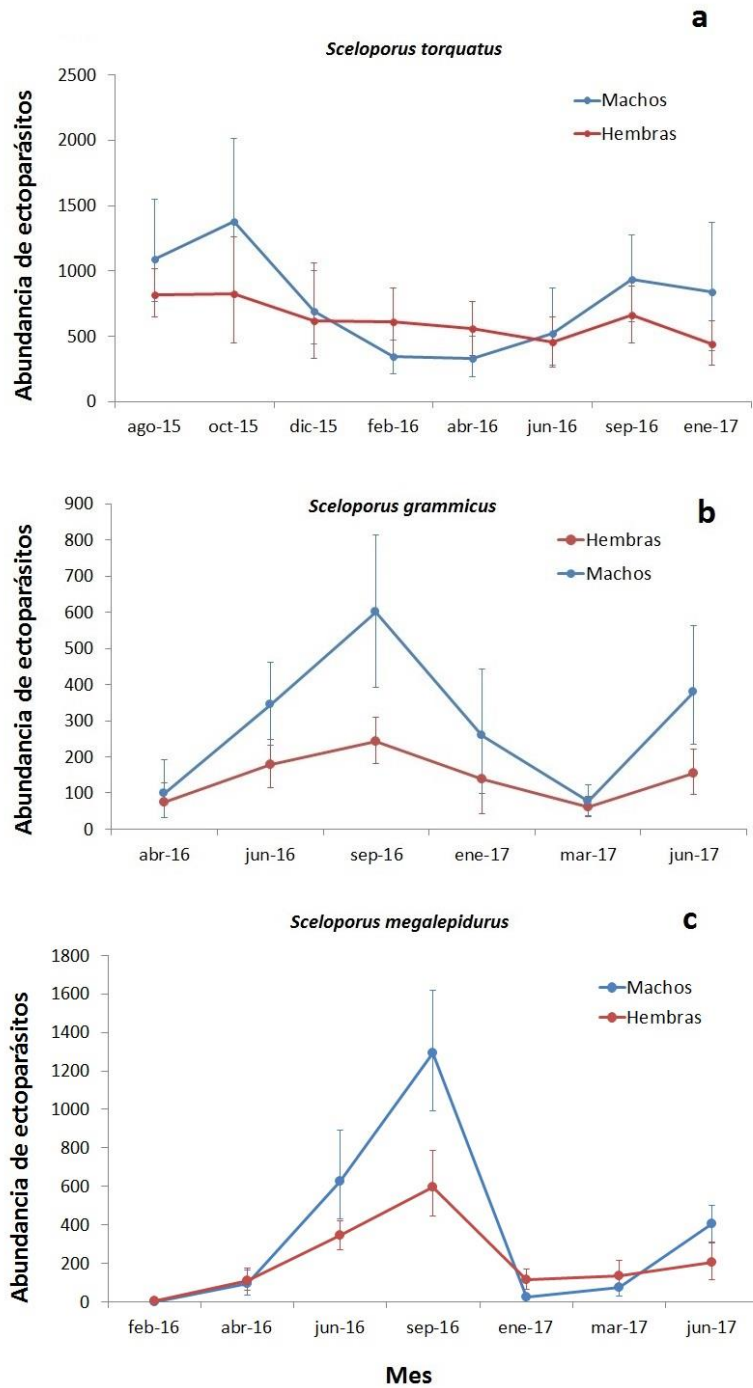


Figura 11. Variación en la abundancia de ectoparásitos de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus* considerando como factores al sexo y los meses muestreados:

a) *S. torquatus*, b) *S. grammicus* y c) *S. megalepidurus*. Las barras de error representan intervalos de confianza (95%).

5.2. Prevalencia de ectoparásitos

Los individuos de *S. torquatus* no presentaron variación en la prevalencia. En la totalidad de los meses de muestreo todos los individuos capturados estuvieron parasitados por al menos un ectoparásito. Por lo tanto, la prevalencia para esta especie fue para todos los casos del 100%.

En *S. grammicus* sólo se pueden observar diferencias estadísticamente significativas entre los distintos meses de muestreo (fig. 12a). Entre sexos no encontré diferencias significativas ya que los intervalos de confianza de machos y hembras se superponen en todos los meses. Los meses en donde la prevalencia de ectoparásitos fue mayor fueron junio y septiembre de 2016 y junio de 2017 (meses lluviosos) (fig. 12a). El porcentaje máximo de hospederos parasitados fue del 99% de los machos durante septiembre de 2016, mientras que el porcentaje mínimo de hospederos parasitados fue del 48% de las hembras durante abril de 2016 (fig. 12a).

Para *S. megalepidurus* puede observarse un patrón parecido al de *S. grammicus*. En junio y septiembre de 2016 así como en junio de 2017 (también meses lluviosos), hubo un incremento estadísticamente significativo en la prevalencia de ectoparásitos para ambos sexos (fig. 12b). Curiosamente, detecté una diferencia entre sexos únicamente durante enero de 2017, en donde los machos presentaron una menor prevalencia en comparación con las hembras. El porcentaje máximo de hospederos parasitados fue del 100% tanto en hembras como en machos durante septiembre de 2016. El porcentaje mínimo de hospederos parasitados fue del 3% de machos parasitados durante febrero del 2016 (fig. 12b).

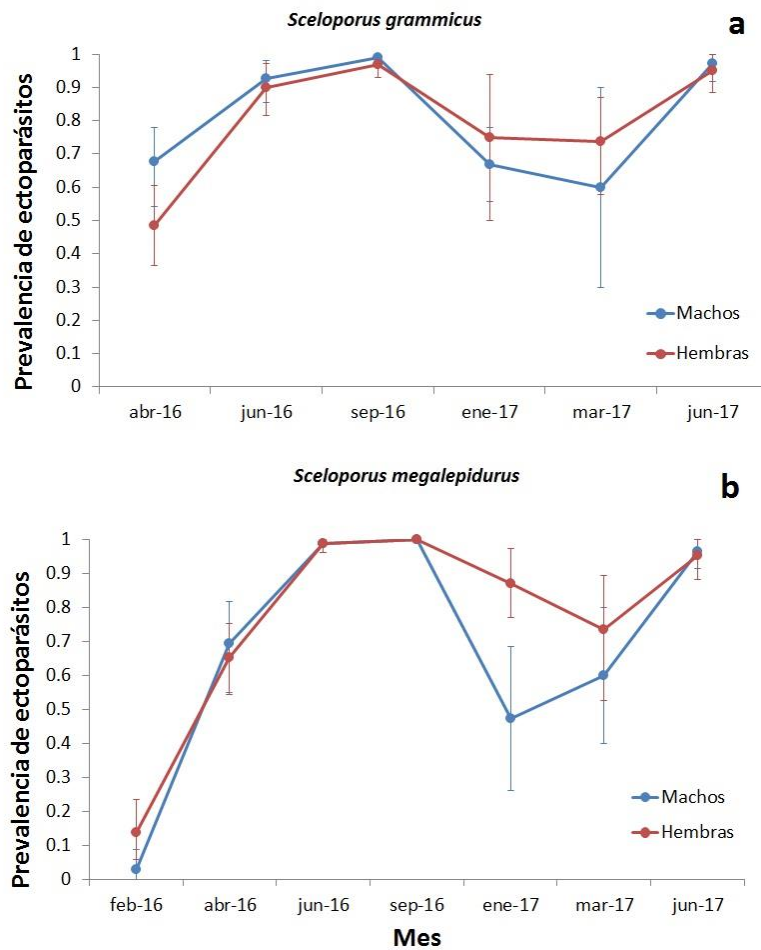


Figura 12. Variación en la prevalencia de ectoparásitos de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus* considerando el sexo y los meses muestreados: a) *S. grammicus* y b) *S. megalepidurus*. Las barras de error representan intervalos de confianza (95%).

5.3. Intensidad promedio de ectoparásitos

En *S. torquatus* encontré diferencias significativas en la intensidad promedio de ectoparásitos entre los distintos meses de muestreo ($F_{7,446} = 5.4$, $P < 0.001$). Las diferencias entre los sexos de los hospederos no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 1). En ambos sexos, durante los meses de agosto y octubre de 2015 (meses de la temporada de lluvias) la intensidad promedio de ectoparásitos fue mayor que en los otros meses (fig. 13a). El valor mínimo observado de intensidad promedio fue de 46.3 ácaros por individuo en las hembras durante enero de 2017 y el valor máximo observado fue de 168.3 ácaros por individuo en los machos durante octubre de 2015 (fig. 13a). Además, la longitud hocico-cloaca (LHC) tuvo un efecto estadísticamente significativo en la intensidad promedio ($F_{1,446} = 5.5$, $P = 0.019$; Tabla 1). Es decir, los individuos más grandes poseen una mayor cantidad de ectoparásitos (fig. 14a).

En *S. grammicus* también encontré diferencias significativas en la intensidad promedio de ectoparásitos entre los distintos meses de muestreo ($F_{5,652} = 47.6$, $P < 0.001$). Las diferencias entre los sexos de los hospederos no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 1). Durante los meses de junio y septiembre de 2016 así como en junio de 2017 (meses lluviosos) la intensidad promedio de ectoparásitos fue mayor en comparación con los demás meses. Además, durante enero de 2017 los machos tuvieron una intensidad promedio de ectoparásitos relativamente alta (fig. 13b). El valor mínimo observado de intensidad promedio fue de 2.6 ácaros por individuo en los machos de marzo de 2017 y el valor máximo observado fue de 31.8 ácaros por individuo en los machos de septiembre de 2016 (fig. 13b). Para esta especie, al igual que para *S. torquatus*, la longitud hocico-cloaca (LHC) también tuvo un efecto estadísticamente significativo ($F_{1,652} = 14.2$, $P < 0.001$; Tabla 1). Es decir, los individuos más grandes de esta especie también tienen mayor número de ectoparásitos (fig. 14b).

En *S. megalepidurus* encontré que tanto el mes de muestreo como la interacción entre el sexo y los meses tienen un efecto significativo en la intensidad promedio de ectoparásitos (mes: $F_{6,672} = 225.1$, $P < 0.001$; mes x sexo: $F_{6,672} = 7.0$, $P < 0.001$; Cuadro 1). Para ambos sexos, durante junio y septiembre de 2016 (meses lluviosos) la abundancia de ectoparásitos fue mayor que en los otros meses (fig. 13c). Además, este incremento en la abundancia de ácaros fue significativamente mayor para machos que para hembras durante ambos meses (fig. 13c). El valor mínimo observado de intensidad promedio fue de 0.002 ácaros por individuo en los machos de febrero de 2016 y el valor máximo observado fue de 66.1 ácaros por individuo en los machos de septiembre de 2016 (fig. 13c).

Cuadro 1. Resultados de los modelos lineales generales (LM) que analizan la variación en la intensidad promedio de ectoparásitos en las tres especies de hospederos. LHC = longitud hocico-cloaca (SC: suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: Cuadrado medio).

Especie	Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
<i>Sceloporus torquatus</i>	Mes	29.2	7	4.2	5.4	<0.001
	Sexo	0.1	1	0.1	0.1	0.705
	LHC	4.3	1	4.3	5.5	0.019
	Peso	0.3	1	0.3	0.3	0.557
	Mes x Sexo	7.0	7	1.0	1.3	0.245
<i>Sceloporus grammicus</i>	Mes	302.8	5	60.6	47.6	<0.001
	Sexo	0.4	1	0.4	0.3	0.565
	LHC	18.1	1	18.1	14.2	<0.001
	Peso	3.5	1	3.5	2.8	0.096
	Mes x Sexo	6.5	5	1.3	1.0	0.405
<i>Sceloporus megalepidurus</i>	Mes	896.7	6	149.4	225.1	<0.001
	Sexo	0.0	1	0.0	0.0	0.921
	LHC	0.4	1	0.4	0.7	0.418
	Peso	0.8	1	0.8	1.3	0.260
	Mes x Sexo	27.9	6	4.7	7.0	<0.001

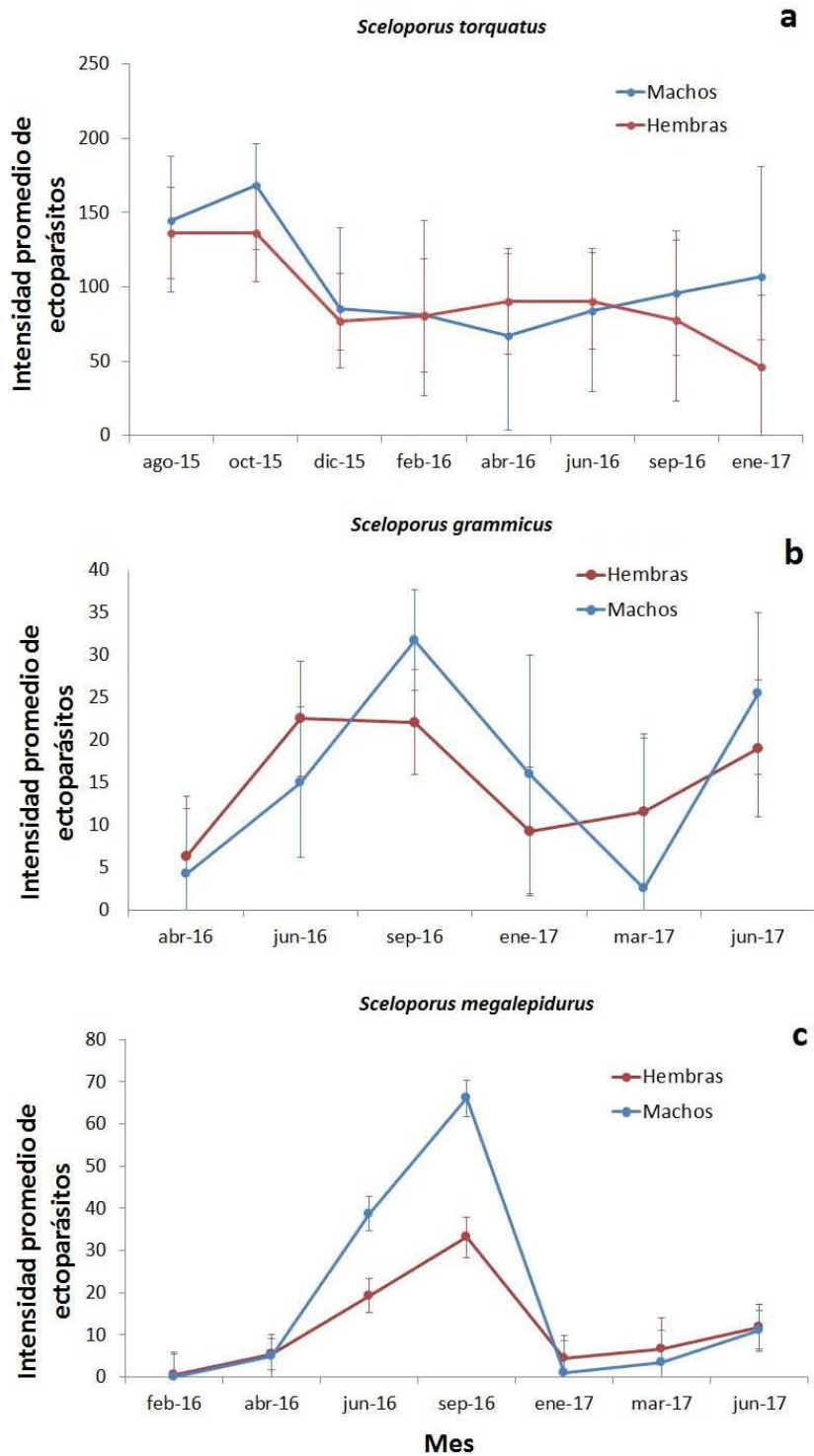


Figura 13. Variación en la intensidad promedio de ectoparásitos de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus* considerando el sexo y los meses muestreados: a) *S. torquatus*, b) *S. grammicus* y c) *S. megalepidurus*. Las barras de error representan intervalos de confianza (95%).

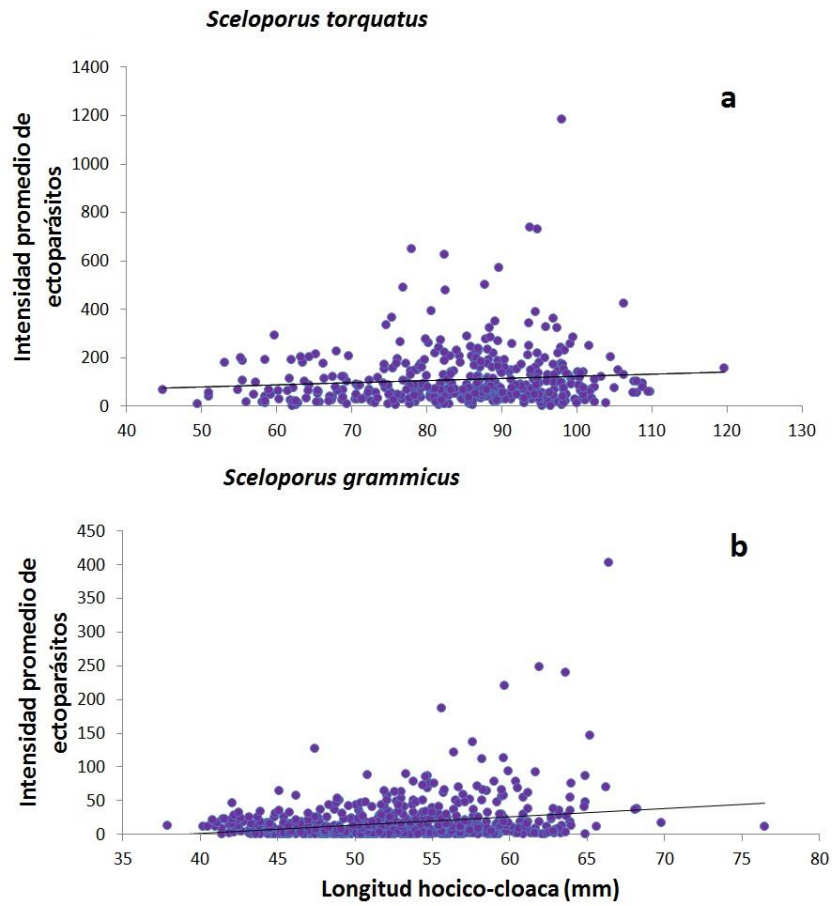


Figura 14. Efecto de la longitud hocico-cloaca (LHC) sobre la intensidad promedio de ectoparásitos de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: a) *S. torquatus*, b) *S. grammicus*.

5.4. Probabilidad de infección por ectoparásitos

Dado que en *S. torquatus* la prevalencia fue del 100% (todos los organismos tuvieron al menos un ectoparásito), no pude calcular la regresión logística. Para *S. grammicus* no hubo ningún efecto significativo del sexo, longitud, o peso, ni de sus interacciones sobre la probabilidad de estar parasitado (Cuadro 2).

Por el contrario, para *S. megalepidurus* todos los efectos principales de estas tres variables y sus interacciones resultaron significativos (Cuadro 2). Para visualizar estos efectos significativos sobre la probabilidad de que los individuos de *S. megalepidurus* estuvieran parasitados realicé dos gráficas, una para cada sexo. En ambas gráficas se observa que tanto machos como hembras de tallas grandes, pero con peso bajo (individuos grandes con mala condición corporal) tuvieron una probabilidad mayor de ser parasitados (figs. 15a y 15b). Adicionalmente, solo en machos se observa que en organismos de longitud relativamente pequeña y con mayor peso (individuos pequeños con buena condición corporal) también tuvieron altas probabilidades de estar parasitados (fig. 15a).

Cuadro 2. Resultados de las regresiones logísticas que analizan la probabilidad de estar infectado por ectoparásitos para *Sceloporus grammicus* y *S. megalepidurus*. LHC = longitud hocico-cloaca.

Espece	Fuente de variación	Estadístico de Wald	P
<i>Sceloporus grammicus</i>	Sexo	0.74	0.391
	LHC	0.24	0.625
	Peso	0.44	0.508
	Sexo x LHC	0.62	0.431
	Sexo x Peso	0.35	0.554
	LHC x Peso	0.62	0.433
	Sexo x LHC xPeso	0.26	0.607
<i>Sceloporus megalepidurus</i>	Sexo	6.28	0.012
	LHC	12.96	<0.001
	Peso	14.85	<0.001
	Sexo x LHC	6.42	0.011
	Sexo x Peso	3.99	0.046
	LHC x Peso	11.91	0.001
	Sexo x LHC x Peso	4.27	0.039

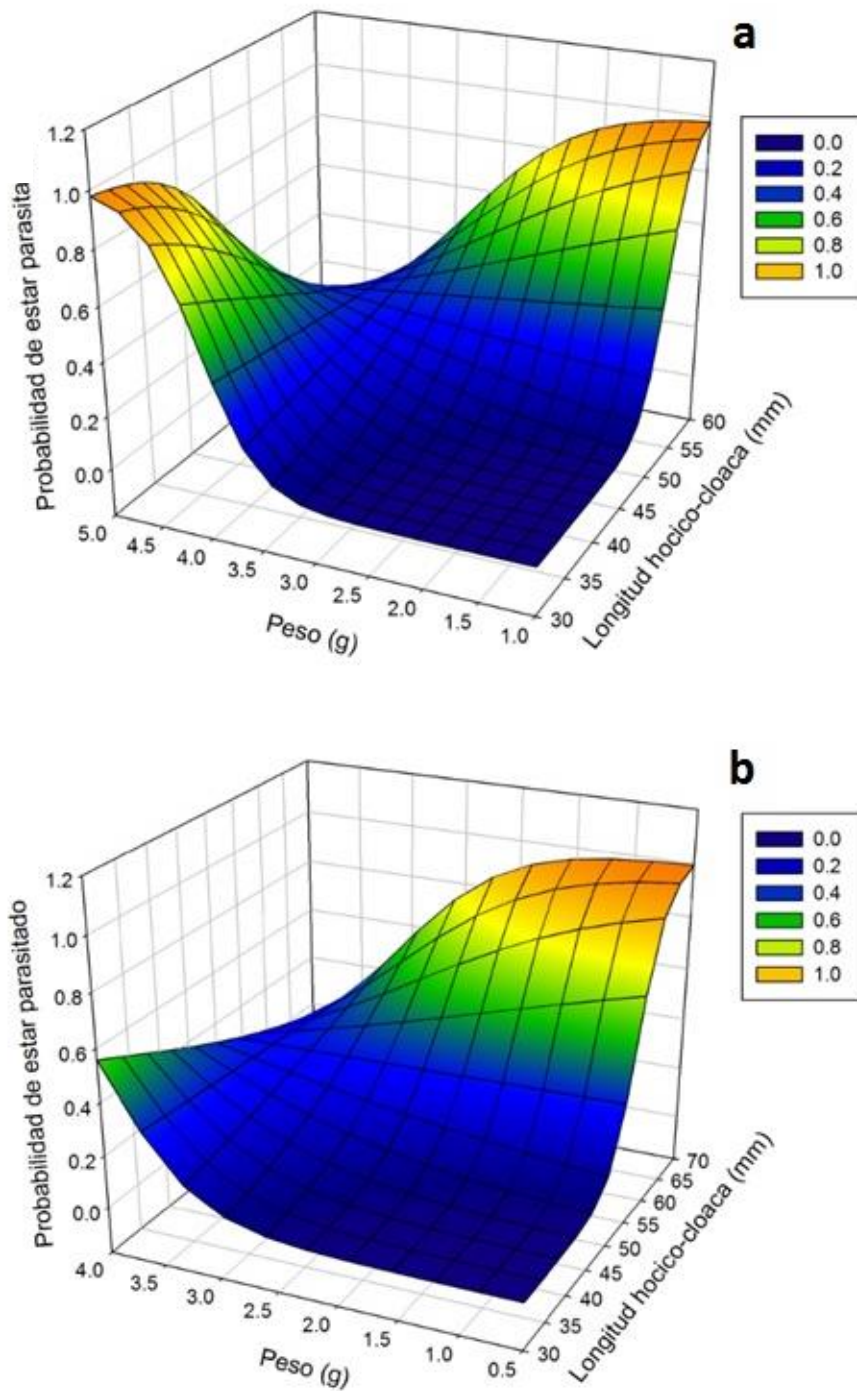


Figura 15. Probabilidad de ser infectado por ectoparásitos calculada para ambos sexos de *Sceloporus megalepidurus* dependiendo de su peso y longitud hocico-cloaca (LHC): a) machos y b) hembras.

6. Discusión

En este estudio encontré que durante algunos de los meses, que coinciden con la temporada de lluvias en México, las tres especies experimentaron un aumento en los distintos índices de carga parasitaria (abundancia, prevalencia e intensidad promedio). Encontré también, en dos de las tres especies de huéspedes, que durante algunos de los meses donde hubo un aumento en la carga parasitaria, los machos fueron los que tuvieron predominantemente una mayor cantidad de ectoparásitos en comparación con las hembras. Además, de acuerdo con mis resultados, la longitud y la condición corporal también pueden influir significativamente en la presencia de ectoparásitos. Los hospederos más grandes son los que pueden albergar mayor cantidad de ectoparásitos y, por otro lado, los individuos relativamente grandes (de mayor longitud) pero con un bajo peso (mala condición corporal) pueden tener mayor probabilidad de estar parasitados. A continuación discutiré mis resultados bajo el contexto de las hipótesis y los objetivos correspondientes que se plantearon.

6.1. Cambios temporales en la carga de ectoparásitos

El parasitismo es más intenso en la época de lluvias debido a que la humedad es benéfica para el parásito.

De la primera hipótesis que propuse se cumplió la predicción correspondiente a la temporada de lluvias en las tres especies de hospederos. En *Sceloporus torquatus* hubo una mayor abundancia e intensidad promedio de ectoparásitos en los meses de agosto y octubre de 2015. En *S. grammicus* hubo una mayor abundancia en septiembre de 2016 y junio de 2017, además de una mayor prevalencia e intensidad promedio en junio de 2016 y en los meses anteriormente mencionados. En *S. megalepidurus* hubo mayor abundancia y prevalencia en los meses de junio y septiembre de 2016 así como en junio de 2017, mientras que en la intensidad

promedio solo fue alta en los primeros dos meses mencionados. Cabe recalcar que estos meses, (en donde los distintos índices de carga parasitaria fueron más altos) coinciden aproximadamente con la temporada de lluvia en los respectivos sitios de estudio de cada especie de este estudio (fig. 8).

En diversos estudios se ha observado que los ciclos de vida y el crecimiento poblacional de distintos ectoparásitos presentan una marcada temporalidad (Schall *et al.*, 2000; Eisen *et al.*, 2001; Lumbad *et al.*, 2011; Sponchiado *et al.*, 2015; Beyhan *et al.*, 2016). Un estudio sobre ácaros en *S. torquatus* demuestra que la abundancia de la especie *Geckobiella pelaezi* es mayor durante las lluvias (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2018). En otro estudio se evaluó la carga parasitaria de la garrapata *Ixodes scapularis* en varias especies de lagartijas y serpientes, entre las que destacan *Plestiodon fasciatus*, *Sceloporus undulatus* y *Scincella lateralis* (Garvin *et al.*, 2015). En dicho trabajo se encontró una intensidad promedio mayor en los estadios larvales y ninfales de esta garrapata durante el verano, principalmente en el mes de julio. Los autores de este estudio argumentan que durante el verano, tanto hospederos como parásitos se encuentran más activos y, por lo tanto, aumenta la probabilidad de infección.

Klukowski (2004) encontró un resultado similar para la especie *S. undulatus* con respecto a la abundancia e intensidad de ácaros del género *Eutrombicula*. La lagartija *Crotaphytus collaris* presenta un mayor número de ácaros asociados en los meses de junio y julio (también meses húmedos), mientras que durante el anterior mes de mayo (mes seco) el número de ácaros asociados a este hospedero fue prácticamente de cero y, por el contrario, había gran abundancia de ácaros adultos de vida libre. Los autores mencionan la importancia de la vegetación como un factor crucial para el desarrollo y reproducción de estos ácaros (Curtis y Baird 2008).

Mayor humedad favorece el aumento de la cobertura vegetal, lo que de acuerdo con algunos autores beneficia la creación de microhábitats para el desarrollo

de los ectoparásitos en sus estadios de vida libre (Bulté et al., 2009; García-De la Peña, 2011). García-De la Peña *et al.* (2010) menciona que los ácaros *Eutrombicula alfreddugesi* prefieren habitar en sitios con alta humedad, poca incidencia de luz y bajas o moderadas temperaturas antes de asociarse con su hospedero. Estas características microambientales coinciden con las de las grietas de roca en donde habita su hospedero, la lagartija *Sceloporus jarrovi*.

El parasitismo es más intenso en la época de secas debido a la falta de recursos (i.e. agua y alimento) que puede provocar que la condición corporal del hospedero disminuya.

De la primera hipótesis que propuse con respecto al cambio temporal en la carga de ectoparásitos no se cumplió la predicción correspondiente a la temporada de secas de acuerdo a los resultados obtenidos. Esto es interesante ya que en otros vertebrados se ha observado mayor carga de ectoparásitos en la temporada seca. Por ejemplo, las ranas de la especie *Atelopus varius* son principalmente parasitadas por moscas al agregarse cerca de las cascadas durante la temporada seca (Crump y Pounds, 1985). En aves se han hecho algunos estudios en donde describen la dinámica poblacional de garrapatas del género *Amblyomma*. Se ha encontrado que hay una gran abundancia de larvas durante los meses secos y fríos (otoño e invierno) y, por lo tanto, muchas aves se encuentran parasitadas por estos estadios de la garrapata en estos meses secos (Labruna *et al.*, 2009). Caso contrario a lo observado en las especies de lagartijas en este trabajo.

Para tener más conocimiento sobre los cambios temporales en la carga de ectoparásitos de las tres especies de hospederos del presente estudio, recomiendo lo siguiente: a) estudiar las mismas poblaciones a lo largo de varios años más. Esto con el fin de encontrar similitudes y/o patrones interanuales que describan mejor la

dinámica temporal de estos ectoparásitos. b) Realizar muestreos de los diferentes estadios de dichos ácaros con el fin de conocer mejor su ciclo de vida y la relación entre la abundancia de los diferentes estadios, las condiciones ambientales (humedad, vegetación, temperatura) y su asociación (estricta o no) con los hospederos.

6.2. El parasitismo como un costo de la reproducción

Los costos reproductivos tienen como consecuencia un aumento en la carga de ectoparásitos.

La segunda hipótesis que propuse tenía dos posibles predicciones, una para cada sexo de los hospederos. En machos esperaba que la carga de ectoparásitos fuera mayor durante los meses de septiembre, octubre y noviembre debido al costo energético de la reproducción (buscar y defender territorios y parejas) y al aumento de testosterona (e.g. Zena *et al.*, 2018).

La predicción correspondiente a los machos se cumplió en dos de las tres especies de hospederos. En *S. grammicus* encontré que la abundancia de ectoparásitos en machos fue mayor que en las hembras en dos de los meses de muestreo, uno de los cuales fue septiembre de 2016 (mes en el que hay apareamientos). En la prevalencia y la intensidad promedio no hubo diferencias entre sexos. Para *S. megalepidurus* encontré que la abundancia e intensidad promedio fueron notablemente mayores en los machos que en las hembras durante dos de los meses de muestreo, uno de los cuales fue también septiembre de 2016 (mes en el que los machos de esta especie están también buscando y defendiendo a sus parejas). Por el contrario, en *S. torquatus* no encontré diferencias entre sexos en los tres índices de carga parasitaria.

Algunos autores mencionan que un aumento en la testosterona durante la época de apareamiento modifica ciertos rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento, lo cual puede tener como consecuencia un aumento en la carga parasitaria de los machos (Folstad y Karter, 1992; Fuxjager *et al.*, 2011). Por ejemplo, un aumento de testosterona puede reducir la respuesta inmune (Roberts *et al.*, 2004; Zúñiga-Vega *et al.*, 2017) a través de una reducción en la producción de citoquinas pro-inflamatorias que son la principal defensa contra los ectoparásitos. La reducción en el número de estas células clave del sistema inmune puede generar un aumento en la incidencia de ectoparásitos. Además, más testosterona promueve un aumento en la actividad y en las conductas agresivas de los machos (Moore y Marler, 1987; Klukowski *et al.*, 2004), lo que podría aumentar el riesgo de infección por ectoparásitos al incrementar la tasa de encuentros con ácaros. El ámbito hogareño de machos de lagartijas aumenta al proteger territorios, lo que puede provocar que se encuentren más expuestos a una infección por ectoparásitos a comparación de las hembras (Davis y Ford, 1983). Debido a esto, es probable que los machos de algunas especies de hospederos, como las que analicé en este estudio, experimenten un aumento en la carga de ectoparásitos debido al aumento en los niveles de testosterona que ocurren durante la temporada reproductiva.

En algunos estudios en reptiles, se ha reportado que los machos se encuentran más parasitados que las hembras (Václav *et al.*, 2007; García-De la Peña *et al.*, 2010; Gutsche *et al.*, 2012; Halliday *et al.*, 2014; Juárez-Heredia *et al.*, 2014). Para comprobar que el aumento de testosterona es la responsable del incremento en la carga parasitaria se han realizado diversos estudios en donde a los organismos se les implanta esta hormona de manera exógena. Cox y John-Alder (2007) observaron que los niveles de testosterona de *Sceloporus virgatus* aumentaron durante la época de reproducción. Para probar la hipótesis de que la testosterona alteraba el número de ácaros parásitos por hospedero se compararon las diferencias en la carga parasitaria entre machos castrados, machos castrados con un implante de testosterona y en

machos control. Los resultados indicaron que los machos castrados (que no produjeron testosterona) tuvieron una notable disminución en el número de ácaros por individuo en comparación con los otros dos grupos experimentales.

Klukowski y Nelson (2001) y Pollock *et al.* (2012) realizaron experimentos similares con (*Sceloporus undulatus hyacinthinus* y *Sceloporus occidentalis*, respectivamente) comparando los cambios en la carga parasitaria entre machos con testosterona implantada de manera exógena y machos control. Estos autores también encontraron que los machos a los cuales se les implantó testosterona de manera exógena experimentaron un aumento en la carga de ectoparásitos.

Fuxjager *et al.* (2011) realizaron un experimento similar de manipulación de testosterona en machos de *Sceloporus jarrovii*. Encontraron un resultado similar al observar un mayor número de ácaros de la familia Trombiculidae en machos con implantes de testosterona. Sin embargo, por otro lado, el aumento de testosterona redujo la cantidad de dos especies de nemátodos endoparásitos: *Physaloptera retusa* y *Spauligodon giganticus*. Por lo cual los autores argumentan que la testosterona puede causar cambios en el comportamiento de los hospederos que pueden causar que sean más o menos propensos a ser infectados por cierto tipo de parásitos.

Dentro de la segunda hipótesis que propuse, mencioné que para las hembras se esperaba que la carga de ectoparásitos fuera mayor durante los meses de febrero a abril. Durante estos meses ocurre el final de la temporada de gestación y los alumbramientos, que son procesos fisiológicos que demandan mucha energía (Schultz *et al.*, 2008; Cox *et al.*, 2010). Se esperaba una mayor carga de ectoparásitos debido al gasto energético que conllevan estos procesos. En algunos estudios se ha observado que las hembras presentan mayor carga de ectoparásitos en periodos que coinciden con algún evento reproductivo. Por ejemplo, en algunas especies de aves las hembras pueden tener mayor probabilidad de infectarse al incubar sus huevos

(Hamstra y Badyaev, 2009). En algunos mamíferos se ha observado que al alimentar a las crías, aumenta la carga parasitaria de las hembras (Beasley *et al.*, 2009).

A pesar de la evidencia encontrada en otros estudios, la hipótesis que sugiere mayor parasitismo en las hembras como consecuencia de un costo derivado de la gestación no se cumplió en los resultados que obtuve. Sin embargo, es importante mencionar que en *S. megalepidurus* durante el mes de enero de 2017 (en el que las hembras están gestantes) encontré una prevalencia mayor de ectoparásitos en las hembras en comparación con los machos. Esto puede estar relacionado a una disminución en la actividad de las hembras gestantes de esta especie que fue documentada por González-Ruiz (1991). Al reducir su actividad y estar más tiempo en sus refugios, es posible que la probabilidad de infección por ectoparásitos sea mayor. Natusch *et al.* (2018) reportaron que las hembras de dos especies de serpientes (*Aspidites melanocephalus* y *Simalia amethystina*) tuvieron un mayor número de garrapatas de la especie *Amblyomma fimbriatum*. Argumentaron que este aumento en la carga de ectoparásitos en hembras se debe a que no se desplazan tanto como los machos y pueden ser más susceptibles a ser infectadas por garrapatas.

Para poder conocer mejor las causas de las diferencias entre sexos en la carga de ectoparásitos en las tres especies de hospederos del presente estudio, recomiendo lo siguiente: a) hacer mediciones de testosterona durante al menos un año. Esto con el fin de comprobar si el aumento en esta hormona en la temporada de apareamiento está directamente relacionado con la variación en la carga parasitaria. b) Realizar experimentos de implantación de testosterona en algunos individuos para conocer si el aumento de dicha hormona trae consigo un aumento en el número de ácaros.

6.3. Condición corporal

Los individuos con una baja condición corporal tienen una mayor probabilidad de estar parasitados debido a que su sistema inmune se encuentra comprometido.

La predicción correspondiente a la tercera hipótesis se cumplió sólo en una de las tres especies de hospederos. En *S. megalepidurus* encontré que, para ambos sexos, la probabilidad de estar parasitado es más alta en los individuos con un bajo peso con respecto a su talla. Además, los machos de talla pequeña con un alto peso también tuvieron mayor probabilidad de ser parasitados. En *S. grammicus* no encontré un efecto de la condición corporal sobre la probabilidad de estar parasitado. Para *S. torquatus* no se realizó este análisis debido a que todos los individuos presentaron al menos un ectoparásito (i.e. prevalencia del 100%).

Muchos estudios han demostrado que al reducirse los recursos obtenidos del alimento muchas funciones del organismo disminuyen, entre ellas el sistema inmune. En hembras de *Urosaurus ornatus* la actividad inmune disminuye al haber una restricción del alimento (French *et al.*, 2007). En el trabajo de Hawlena *et al.* (2008) con el roedor *Meriones crassus*, encontraron que los cambios en la condición corporal debido a la restricción de alimento son más importantes que los cambios producidos por la infección de sifonápteros. Esto podría ocasionar que la infección por estos ectoparásitos sea más perjudicial en individuos que no pueden compensar la pérdida de masa corporal provocada por la restricción de alimento.

Como mencioné anteriormente, las citoquinas pro-inflamatorias son la principal línea de respuesta del sistema inmune en contra de la infección por ectoparásitos (Zúñiga-Vega *et al.*, 2017). La inflamación del tejido del hospedero reduce la circulación sanguínea y, por lo tanto, la disponibilidad de nutrientes para los ectoparásitos. Una deficiencia en la ingesta de proteínas (como la que produce una baja condición corporal) puede reducir la síntesis de citoquinas pro-inflamatorias y, por lo tanto, prolongar la prevalencia o la supervivencia de ectoparásitos en un hospedero

(Ing *et al.*, 2000). Muy probablemente este sea el caso para las lagartijas de *S. megalepidurus* con baja condición corporal que tuvieron una alta probabilidad de estar infectados por ácaros.

Un resultado que no esperaba y que cabe resaltar, es que los machos pequeños de *S. megalepidurus* con un peso mayor que lo esperado para su longitud (i.e. machos jóvenes con buena condición corporal) también tuvieron una alta probabilidad de estar parasitados. Una posible explicación para este interesante resultado, es que los machos jóvenes (de talla relativamente pequeña) tienen que competir con machos más grandes para acceder a hembras y territorios. Usualmente, los machos de mayor longitud ganan estos encuentros (Ruby y Baird, 1993; Baird y Hews, 2007). Algunos machos jóvenes que están en buena condición corporal podrían aventurarse más a pelear con machos más grandes y a recorrer mayores distancias (porque cuentan con reservas energéticas suficientes) en comparación con machos de su misma edad, pero con relativamente baja condición corporal. El recorrer mayores distancias podría aumentar la probabilidad de encuentros con ácaros que están listos para infectar a un hospedero.

En otros grupos de vertebrados se ha documentado que individuos con alta condición corporal sufren de altas cargas parasitarias. En el ave *Tachymarptis melba* se ha observado que individuos con una baja condición corporal y con baja inmunocompetencia tuvieron una baja cantidad de moscas parásitas de la familia Hippoboscidae (Bize *et al.*, 2008). En un ejemplo similar, en el ave *Delichon urbicum*, los individuos de mayor peso con respecto a su talla y con un mejor sistema inmune son comúnmente más parasitados por hemípteros de la familia Cimicidae (Christe *et al.*, 1998). En ambos ejemplos, los autores sugieren que esto posiblemente se debe a que los hospederos en buena condición corporal son capaces de brindar la cantidad adecuada de recursos para la proliferación de los ectoparásitos. Al alimentarse de individuos con mejor condición corporal, los parásitos pueden alcanzar altas tasas reproductivas, sin afectar negativamente la supervivencia de los hospederos. Este tipo

de casos apoyan la hipótesis de que los ectoparásitos prefieren infectar a individuos sanos.

Para tener más evidencia de que la condición corporal puede modificar la probabilidad de estar parasitado, recomiendo examinar la probabilidad de infección por ectoparásitos dada la condición corporal del hospedero en otras especies del género *Sceloporus*. Esto con el fin de encontrar un patrón similar al que observé en *S. megalepidurus*. Además, también es importante estudiar los mecanismos fisiológicos que subyacen a la relación entre la condición corporal y la carga de ectoparásitos. Específicamente necesitamos generar conocimiento sobre la manera en la que diferentes componentes del sistema inmune de vertebrados se ven afectados por la salud general del hospedero.

7. Referencias

- Alcocer, J., Lugo, A., Sánchez, M. R., Chávez, M., y Escobar, E.** (1998) Threats to the saline lakes of the Oriental Basin, Mexico, by human activities. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 26:1383-1386.
- Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, M.R., y Vilaclara, G.** (2000) Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27:3166-3169.
- Amo, L., López, P., y Martín, J.** (2005) Prevalence and intensity of haemogregarine blood parasites and their mite vectors in the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Parasitology Research* 96:378-381.
- Arnold, E. N.** (1986) Mite pockets of lizards, a possible means of reducing damage by ectoparasites. *Biological Journal of the Linnean Society* 29:1-29.
- Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Giannenas, I., y Papachristou, T. G.** (2009) Nutritional consequences on the outcome of parasitic challenges on small ruminants. *Options Méditerranéennes* 85:29-40.
- Arévalo, E., Porter, C. A., González, A., Mendoza, F., Camarillo, J. L., y Sites, J. W.** (1991). Population cytogenetic of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in Central México. *Herpetological Monographs* 5:79-115.
- Ayres, J. S., y Schneider, D. S.** (2008) Two ways to survive an infection: what resistance and tolerance can teach us about treatments for infectious diseases. *Nature Reviews Immunology*. 8:889–895.
- Baird, T. A., y Hews, D. K.** (2007). Hormone levels in territorial and non-territorial male collared lizards. *Physiology & Behavior* 92:755–763.
- Baucom, R. S., y de Roode, J. C.** (2011) Ecological immunology and tolerance in plants and animals. *Functional Ecology* 25:18–28.

- Beasley, A. M., Kahn, L. P., y Windon, R. G.** (2009) The periparturient relaxation of immunity in Merino ewes infected with *Trichostrongylus colubriformis*: Endocrine and body compositional responses. *Veterinary Parasitology* 168:51–59.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L.** (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Malden, MA: Blackwell Pub.
- Beyhan, Y. E., Mungan, M., y Babur, C.** (2016) The species of ticks bites on human and their seasonal distribution in Ankara, Turkey. *Ankara Üniversitesi Veteriner Fakültesi Dergisi* 63:115-119.
- Biaggini, M., Berti, R., y Corti, C.** (2009) Different habitats, different pressures? Analysis of escape behavior and ectoparasite load in *Podarcis sicula* (Lacertidae) populations in different agricultural habitats. *Amphibia-Reptilia* 30:453-461.
- Bize, P., Jeanneret, C., Klopfenstein, A. y Roulin, A.** (2008) What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. *The American Naturalist* 171:107-118.
- Booth, D. T., Clayton, D. H., y Block, B. A.** (1993) Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings of the Royal Society B* 253:125-129.
- Bulté G., Plummer A. C., Thibaudeau A., y Blouin-Demers, G.** (2009). Infection of yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) by chiggers and malaria in The Chiricahua Mountains, Arizona. *The Southwestern Naturalist* 54:204-207.
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W., y Seed, J. R.** (2001). *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., y Shostak, A. W.** (1997). Parasitology Meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *The Journal of Parasitology* 83:575-583.
- Cavazos, T., y Hastenrath, S.** (1990) Convection and rainfall over Mexico and their modulation by the southern oscillation. *International Journal of Climatology* 10:377-386.

- Chen, K., Wang, J., Huang, S., Yang, W., Zhu, W., y Zhu, X.** (2017) Immune responses and protection after DNA vaccination against *Toxoplasma gondii* calcium-dependent protein kinase 2 (TgCDPK2). *Parasite* 24:41.
- Chilton, N. B., y Bull, C. M.** (1993). A comparison of the off-host survival times of larvae and nymphs of two species of reptiles ticks. *International Journal for Parasitology* 23:693-696.
- Christe, P., Glaizot, O., Evanno, G., Bruyndonckx, N., Devevey, G., Yannic, G., Patthey, P., Maeder, A., Vogel, P., y Arlettaz, R.** (2007) Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. *Journal of Animal Ecology* 76:703–710.
- Christe, P., Moller, A. P., y de Lope, F.** (1998) Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos* 83:175-179.
- Clopton, R. E., y Gold, R. E.** (1993) Distribution and seasonal and diurnal activity patterns of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) in a forest edge ecosystem. *Journal of Medical Entomology* 30:47-53.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA)** (2018a) Resúmenes mensuales de temperaturas y lluvia (<https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>).
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA)** (2018b) Información de estaciones meteorológicas. (<https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica>).
- Cox, R. M., y John-Alder, H. B.** (2007) Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology* 21:327–334.
- Cox, R. M., Parker, E. U., Cheney, D. M., Liebl, A. L., Martin, L. B., y Calsbeek, R.** (2010) Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Functional Ecology* 24:1262–1269.

- Crump, M. L. y Pounds, J. A.** (1985) Lethal parasitism of an aposematic anuran (*Atelopus varius*) by *Notochaeta bufonivora* (Diptera: Sarcophagidae). *The Journal of Parasitology* 71:588-591.
- Curtis, J. L., y Baird, T. A.** (2008) Within-population variation in free-living adult and ectoparasitic larval trombiculid mites on collared lizards. *Herpetologica* 64:189-199.
- Davis, J., y Ford, R. G.** (1983). Home Range in the Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis occidentalis*). *Copeia* 1983:933-940.
- Dias, J. C. P., Silveira, A. C. y Schofield, C.J.** (2002). The impact of Chagas disease control in Latin America - A Review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97:603-612.
- Doughty, P., Sinervo, B., y Burghardt, G. M.** (1994). Sex-biased dispersal in a polygynous lizard, *Uta stansburiana*. *Animal Behaviour* 47:227-229.
- Dudek, K., Skórka P., Sajkowska Z. A., Ekner-Grzyb, A., Dudek M., y Tryjanowski, P.** 2016. Distribution pattern and number of ticks on lizards. *Ticks and Tick-borne Diseases* 7:172-179.
- Duellman, W.E.** 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán, México. University of Kansas Publications Museum of Natural History 15:1-148.
- Efron, B.** 1979. Bootstrap methods: another look at the Jackknife. *The Annals of Statistics* 7:1-26.
- Eisen, R. J., Eisen, L., y Lane, R. S.** (2001) Prevalence and abundance of *Ixodes pacificus* immatures (Acari: Ixodidae) infesting western fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) in northern California: temporal trends and environmental correlates. *Journal of Parasitology* 87:1301-1307.
- Ekner, A., Sajkowska, Z., Dudek, K., y Tryjanowski.** 2011. Medical cautery units as a permanent and non-invasive method of marking lizards. *Acta Herpetologica* 6:229–236.

- Fagir, D. M., Horak, I. G., Ueckermann, E. A. y Bennett, N. C., y Lutermann, H.** (2015) Ectoparasite diversity in the eastern rock sengis (*Elephantulus myurus*): the effect of seasonality and host sex, *African Zoology* 50:109-117.
- Feria-Arroyo, T. P., Castro-Arellano, T. P., Gordillo-Pérez, G., Cavazos, A. L., Vargas-Sandoval, M., Grover, A., Torres, J., Medina, R. F., Pérez de León, A. A., y Esteve-Gassent, M. D.** (2014) Implications of climate change on the distribution of the tick vector *Ixodes scapularis* and risk for Lyme disease in the Texas-Mexico transboundary region. *Parasites & Vectors* 7:199.
- Feria-Ortiz, M.** 1986. Contribución al conocimiento de ciclo de vida de *Sceloporus t. torquatus* (Lacertilia, Iguanidae) al sur del Valle de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. Ciudad de México. pp. 54.
- Feria-Ortiz, M., Nieto-Montes de Oca, A., y Salgado I. H.** (2001). Diet and reproductive neology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104-112.
- Flores-Villela, O., y Canseco-Márquez L.** (2007). Riqueza de la Herpetofauna. En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna-Vega, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Universidad Nacional Autónoma de México 407-420.
- Folstad, I., y Karter, A. J.** (1992). Parasites, bright males, and the Immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139:603-622.
- Foufopoulos, J., Roca V., White K. A., Pafilis P., y Valakos, E. D.** (2017). Effects of island characteristics on parasitism in a Mediterranean lizard (*Podarcis erhardi*): a role of population size and island history? *North-Western Journal of Zoology* 13:70-76.
- French, S. S., Johnson, G. I. H., y Moore, M. C.** (2007) Immune activity suppresses reproduction in food-limited female tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Functional Ecology* 21:1115–1122.

Fuente, M. C., Moreno-Salas L., y Castro-Carrasco, C. (2016). Review of the genus *Hannemania* (Acari: Leeuwenhoekiidae) with description the two new species in amphibians from Chile. *Zootaxa* 4200:580–590.

Fuxjager, M. J., Foufopoulos, J., Diaz-Uriarte, R., y Marler, C. A. (2011) Functionally opposing effects of testosterone on two different types of parasite: implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Functional Ecology* 25:132–138.

Garcia, H. H., Gonzalez, A. E., y Gilman, R. H. (2003) Diagnosis, treatment and control of *Taenia solium* cysticercosis. *Current Opinion in Infectious Diseases* 16:411-419.

García-de la Peña, C. (2011) Seasonal changes in abundance of host-seeking chiggers (Acari: Trombiculidae) and infestations on fence lizards, *Sceloporus undulates*. *Journal of Herpetology* 38:141-144.

García-de la Peña, C., Contreras-Balderas, A., Castañeda, G. y Lazcano, D. (2004) Infestación y distribución corporal de la nigua *Eutrombicula Alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) en el lacertilio de las rocas *Sceloporus couchii* (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoologica Mexicana* 20:159-165.

García-de la Peña, C., Gadsden, H. y Salas-Westphal, A. (2010) Carga ectoparasitaria en la lagartija espinosa de Yarrow (*Sceloporus jarrovi*) en el Cañón De Las Piedras Encimadas, Durango, México. *Interciencia* 35:772-776.

Garrido, M., y Pérez-Mellado, V. (2014). Sprint speed is related to blood parasites, but not to ectoparasites, in an insular population of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 92:67–72.

Garrido, M., Adler, V. H., Pnini, M., Abramsky, Z., Krasnov, B. R., Gutman, R., Kronfeld-Schor, N., y Hawlena, Y. (2016) Time budget, oxygen consumption and body mass responses to parasites in juvenile and adult wild rodents. *Parasites & Vectors*, 9:120.

- Garvin, S. D., Noden, B. H., Dillwith, J. W., Fox, S. F., Payton, M. E. y Barker., R. W.** (2015) Sylvatic infestation of Oklahoma reptiles with immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 52:873–878.
- Goldberg, S. R., y Holshuh, H. J.** (1992) Ectoparasite-induced lesions in mite pockets of the yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi* (Phrynosomatidae). *Journal of Wildlife Diseases* 28:537-541.
- Goldberg, S.R., y Holshuh, H.J.** (1993) Histopathology in a Captive Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi* (Phrynosomatidae), Attributed to the Mite *Hirstiella* sp. (Pterygosomatidae). *Transactions of the American Microscopical Society* 112:234-237.
- Gooderham, K., y Schulte-Hostedde, A.** (2011). Macroparasitism influences reproductive success in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behavioral Ecology* 2:1195–1200.
- Gomides, S. C., Maturano, R., Daemon, E., Garcia, P. C., y Rodrigues, M. T.** (2015). New reports of Acari ectoparasites on lizards of the genus *Plica* (Squamata: Tropiduridae) and a list of parasites known from this genus. *Salamandra* 51:195–198.
- González-Ruiz, A.** 1991. Aspectos de la ecología poblacional de *Sceloporus megalepidurus megalepidurus* Smith (Reptilia: Sauria: Iguanidae) en el oriente de Tlaxcala, México. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, México, México. pp. 192.
- Granroth-Wilding, H. M., Burthe, S. J., Lewis, S., Herborn, K. A., Takahashi, E. A., Daunt, F., y Cunningham. E. J.** (2015). Indirect effects of parasitism: costs of infection to other individuals can be greater than direct costs borne by the host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1-8.
- Guillette, L. J., y Casas-Andreu, G.** (1980). Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14:143–147.

- Guillette, L. J. Jr., y Méndez-de la Cruz, F. R.** 1993. The reproductive cycle of de viviparous Mexican lizard *Sceloporus t. torquatus*. *Journal of Herpetology*. 27:168- 174.
- Gutsche, A., Mutschmann, F., Streich, Wolf, J., y Kampen, H.** (2012) Ectoparasites in the endangered Utila spiny-tailed iguana (*Ctenosaura bakeri*). *The Herpetological Journal* 22:157-161.
- Guzmán-Cornejo C., García-Prieto, L., y Zúñiga-Vega, J. J.** (2018), First quantitative data on the ectoparasitic mites of *Sceloporus torquatus* (Squamata) from the Ecological Reserve of Pedregal de San Angel in Central Mexico. *Acarologia* 58:868-874.
- Halliday, W .D, Paterson, J. E., Patterson, L. D., Cooke, S.J., y Blouin-Demers, G.** (2014) Testosterone, body size, and sexual signals predict parasite load in Yarrow's Spiny Lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Canadian Journal of Zoology* 92:1075–1082.
- Hamstra, T. L., y Badyaev, A. V.** (2009) Comprehensive investigation of ectoparasite community and abundance across life history stages of avian host. *Journal of Zoology* 278:91–99.
- Härkönen, L., Härkönen, S., Kaitala, A., Kaunisto, S., Kortet, R., Laaksonen, S., y Ylönen, H.** (2010) Predicting range expansion of an ectoparasite - the effect of spring and summer temperatures on deer ked *Lipoptena cervi* (Diptera: Hippoboscidae) performance along a latitudinal gradient. *Ecography* 33:906-912.
- Härkönen, L., Kaunisto, S., Mansson, J., Hurme, E., y Kaitala, A.** (2015). Host-specific variation in off-host performance of a temperate ectoparasite. *Biological Journal of the Linnean Society* 116:902–910.
- Harrison, A. Scantlebury, M., y Montgo, W. I.** (2010) Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 119:1099–1104.
- Hawlana, H., Krasnov, B. R., Abramsky, Z., Khokhlova, I. S., Gouy De Bellocq, J., y Pinshow, B.** (2008) Effects of food abundance, age, and flea infestation on the body

condition and immunological variables of a rodent host, and their consequences for flea survival. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 150:66–74.

Heitman, T. L., Koski, K. G., y Scott, M. E. (2003) Energy deficiency alters behaviours involved in transmission of *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in mice. *Canadian Journal of Zoology* 81:1767-1773.

Ing, R., Su, Z., Scott, M. E. y Koski, K. G. (2000) Suppressed T helper 2 immunity and prolonged survival of a nematode parasite in protein-malnourished mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7078-7083.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2002. Cuaderno Estadístico Municipal: Nopala de Villagrán. Aguascalientes City: INEGI.

Jacinavicius, F. C., Bassini-Silva, R., Mendoza-Roldan, J. A., Pepato, A. R., Ochoa, R., Welbourn, C., y Barros-Battesti, D. M. (2018) A checklist of chiggers from Brazil, including new records (Acari: Trombidiformes: Trombiculidae and Leeuwenhoekiiidae). *ZooKeys* 743:1–41.

Jiménez-Cruz, E. Ramírez-Bautista, A. Marshall, J. C., Lizana-Avia, M. y Nieto-Montes De Oca, A. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, México. *The Southwestern Naturalist* 50:178-187.

Jones, C.R., Brunner, J. L., Scoles, G. A., y Owen, J. P. (2015) Factors affecting larval tick feeding success: host, density and time. *Parasites & Vectors* 8:1-10.

Juárez-Heredia, V., Vicente, N., Robles, C., y Halloy, M. (2014) Mites in the Neotropical lizard *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to body size, sex and season. *South American Journal of Herpetology* 9:14–19.

Juliana, J. R., Khokhlova, I. S., Wielebnowski, N., Kotler, B. P., y Krasnov, B. R. (2014) Ectoparasitism and stress hormones: strategy of host exploitation, common host–parasite history and energetics matter. *Journal of Animal Ecology* 83:1113–1123.

- Kerr, G. D., y Bull, C. M.** (2006) Interactions between climate, host refuge use, and tick population dynamics. *Parasitology Research* 99:214–222.
- Keskin, A., Bursali, A., Kumlutas, Y., Ilgaz, C., y Tekin. S.** (2013) Parasitism of immature stages of *Haemaphysalis sulcata* (Acari: Ixodidae) on some reptiles in Turkey. *Journal of Parasitology* 99:752–755.
- Klukowski, M., y Nelson, C. E.** (2001) Ectoparasite loads in free-ranging northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*: effects of testosterone and sex. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49:289–295.
- Klukowski, M.** (2004) Seasonal changes in abundance of host-seeking chiggers (Acari: Trombiculidae) and infestations on Fence Lizards, *Sceloporus undulates*. *Journal of Herpetology* 38:141-144.
- Koc, S., Aydın, L., y Cetin, H.** (2015) Tick species (Acari: Ixodida) in Antalya city, Turkey: species diversity and seasonal activity. *Parasitology Research* 114:2581–2586.
- Krantz, G. W., y Walter, D. E.** (2009) Form and function. En *A manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- Labruna, M. B., Terassini, F. A., y Camargo, L. M. A.** (2009). Notes on population Dynamics of Amblyomma Ticks (Acari: Ixodidae) in Brazil. *Journal of Parasitology* 95:–1018.
- Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., de Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D.J., Martinez, N. D., Memmott, J., Marquet, P. A., McLaughlin, J. P., Mordecai, E. A., Pascual, M., Poulin, R., y Thielges, D. W.** (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters* 11:533–546.
- Lee, K. A., Martin II, L. B., Hasselquist, D., Ricklefs, R. E., y Wikelski, M.** (2006) Contrasting adaptive immune defenses and blood parasite prevalence in closely related *Passer* sparrows. *Oecologia* 150:383–392.
- Levin, B. R.** (1996). The evolution and maintenance of virulence in microparasites. *Emerging Infectious Diseases* 2:93-102.

- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Chávez-Calzada, E., Sánchez, M., Marshall, J. C., y Ramírez-Bautista, A.** (2005). El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. *Sociedad Herpetológica Mexicana* 14:10–17.
- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U. y Ramírez-Bautista, A.** (2005) *Sceloporus grammicus* (Mezquite Lizard) cannibalism. *Herpetological Review* 36:454.
- Lin J., Lo, H., Wang, H., y Shanne, P. L.** (2014) The effects of mite parasitism on the reproduction and survival of the Taiwan field mice (*Apodemus semotus*). *Zoological Studies* 53:79.
- Lot., A., y Camarena, P.** (2009). El pedregal de San Ángel de la ciudad de México: reserva ecológica urbana de la Universidad Nacional. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel* 19-25.
- Lumbad, A. S., Vredevoe, L. K., y Taylor, E. N.** (2011) Season and sex of host affect intensities of ectoparasites in western fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) on the central coast of California. *The Southwestern Naturalist* 56:369-377.
- MacGregor-Fors, I., y Payton, M. E.** (2013). Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS ONE* 8:e56794.
- Marcogliese, D. J.** (2005). Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology* 35: 705–716.
- Manly, B. F. J.** (2007) *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. 3er ed. Chapman & Hall/CRC. Estados Unidos.
- Mansfield K. L., Jizhou, L., Phipps, L.P., y Johnson, N.** (2017) Emerging tick-borne viruses in the twenty-first century. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. 7:298.
- Martínez-Méndez, N., y Méndez- de la Cruz, F. R.** (2007). Molecular phylogeny of the *Sceloporus torquatus* species-group (Squamata: Phrynosomatidae) *Zootaxa*. 1609:53-68.

- Maturano, R., Faccini, J. L. H., Daemon, E., Fazza, P. O. C., y Bastos, R. R.** (2015) Additional information about tick parasitism in Passeriformes birds in an Atlantic forest in southeastern Brazil. *Parasitology Research* 114:4181–4193.
- Méndez-De la Cruz, F., Zuñiga-Vega, J. J., Vega, A., Lara, R., y Martínez, N.** (2007). Anfibios y reptiles. En *Guía ilustrada de La Cantera Oriente*. 203-219. UNAM. México.
- Méndez de la Cruz F., Díaz de la Vega P.-A.-H., Jiménez A.-V.-H.** (2009). Herpetofauna. In: *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal del Pedregal de San Ángel*. Lot A., Cano-Santana Z. (Eds). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México. p. 243-260.
- Morand, S., Krasnov, B. y Poulin, R.** (2006) *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer Science & Business: 3-9
- Morand, S.** (2015) (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: from determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 4:80–87.
- Mori, E., Sforzi, A., Menchetti, M., Mazza, G., Lovari S., y Pisanu B.** (2015) Ectoparasite load in the crested porcupine *Hystrix cristata* Linnaeus, 1758 in Central Italy. *Parasitology Research* 114:2223–2229.
- Moore, M. C., y Marler, C. A.** (1987) Effects of testosterone manipulations on nonbreeding season territorial aggression in free-living male lizards, *Sceloporus jarrovi*. *General And Comparative Endocrinology* 65:225-232.
- Muñoz-Carrillo, J. L., Muñoz-López, J. L., Muñoz-Escobedo, J. J., Maldonado-Tapia, C., Gutiérrez-Coronad, O., Contreras-Cordero, J. F. y Moreno-García, M. A.** (2017) Therapeutic effects of resiniferatoxin related with immunological responses for intestinal inflammation in Trichinellosis. *The Korean Journal of Parasitology* 55:587-599.

- Natusch, D. J. D., Lyons, J. A., Dubey, S., y Shine, R.** (2018) Ticks on snakes: The ecological correlates of ectoparasite infection in free-ranging snakes in tropical Australia. *Austral Ecology* 43:534–546.
- Olsson, M., Wapstra, E., Madsen, T., y Silverin, B.** (2000) Testosterone, ticks and travels: a test of the immunocompetence–handicap hypothesis in free-ranging male sand lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:2339-2343.
- Ordóñez, L. E., y Angulo, E. S.** (2002) Malnutrition and its association with intestinal parasitism among children from a village in the Colombian Amazonian region. *Revista del Instituto Nacional de Salud* 22:486-498.
- Ortega, A., y Barbault, R.** (1984) Reproductive cycles in the Mesquite Lizard *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology* 18:168-175.
- Palm, H.W.** (2011) Fish parasites as biological indicators in a changing world: can we monitor environmental impact and climate change? In: Mehlhorn H. (eds) *Progress in Parasitology. Parasitology Research Monographs*, vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg
- Paredes-León, R.** (2006) Ácaros epizóicos de Gekkonidae (Reptilia) del neotrópico de México. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México. pp.138.
- Paredes-León R.** (2019) Prostigmatid mites (Arachnida, Acariformes, Prostigmata) parasitic on amphibians and reptiles in the Cuatro Ciénegas Basin. In: Álvarez F., Ojeda M. (eds) *Animal Diversity and Biogeography of the Cuatro Ciénegas Basin. Cuatro Ciénegas Basin: An Endangered Hyperdiverse Oasis*. Springer, Cham
- Paredes-León, R., y Guzmán-Cornejo, C.** (2015) A new species of pterygosomatid mite and its phylogenetic position within the genus *Geckobiella* (Acariformes: Prostigmata: Pterygosomatidae) *International Journal of Acarology* 41:19-30.
- Peng, P, Guo, X., Song, W., Hou, P., Zou, Y., y Fan, R.** (2016) Ectoparasitic chigger mites on large oriental vole (*Eothenomys miletus*) across southwest, China. *Parasitology Research* 115:623–632.

Pereira, M., Valério-Bolas, A., Santos-Mateus, D., Alexandre-Pires, G., Santos, M., Rodrigues, A., Rocha, H., Santos, A., Martins, C., Tomas, A., Passero, F., da Fonseca, I.P., y Santos-Gomes, G. (2017) Canine neutrophils activate effector mechanisms in response to *Leishmania infantum*. *Veterinary Parasitology* 248:10–20.

Pérez, T. M., Guzmán-Cornejo C., Montiel-Parra G., Paredes-León R., y Rivas G. (2014) Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85:S399-S407.

Pérez-Mendoza, H. A. 2013. Exploración intraespecífica de la hipótesis del continuo rápidolento de evolución de historias de vida en la lagartija *Sceloporus grammicus*. Tesis de doctorado. Posgrado En Ciencias Biológicas, Facultad De Ciencias. pp.158.

Perez-Orella, C. y Schulte-Hostedde A. I. (2005) Effects of sex and body size on ectoparasite loads in the Northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*). *Canadian Journal of Zoology* 83:1381–1385.

Pollock, N. B., Vredevoe, L. K., y Taylor, E. N. (2012) The effect of exogenous testosterone on ectoparasite loads in free-ranging Western fence lizards. *Journal of Experimental Zoology* 317:447–454.

Postawa, T., Szubert-Kruszyńska, A., y Ferenc, A. (2014) Differences between populations of *Spinturnix myoti* (Acari: Mesostigmata) in breeding and non-breeding colonies of *Myotis myotis* (Chiroptera) in central Europe: the effect of roost type. *Folia Parasitologica* 61:581-588.

Råberg, L. Sim, D., y Read, A. F. (2007) Disentangling genetic variation for resistance and tolerance to infectious diseases in animals. *Science* 318:812-814.

Ramírez-Bautista, A., y González-Romero, A. (2002) Some reproductive and feeding characteristics of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus* (Phrynosomatidae). *The Southwestern Naturalist* 47:98-102.

Ramírez-Bautista, A., Hernández-Ramos, D., Martínez, A. R., y Marshall, J. C. (2009a) Fat bodies and liver mass cycles in *Sceloporus grammicus* (Squamata:

Phrynosomatidae) from southern Hidalgo. *Herpetological Conservation and Biology* 4:164-170.

Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., García-Vázquez, U.O., Leyte-Manrique, A. y Canseco-Márquez, L. (2009b) Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. pp. 213.

Roberts, M. L., Buchanan, K. L., y Evans, M. R. (2004) Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behaviour*, 68:227-239.

Rojo, A., y Rodríguez, J. (2002). La flora del Pedregal de San Ángel. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México DF.

Roth-Monzón, A. J. (2009) Herpetofauna del Municipio de Nopala de Villagrán, Hidalgo. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México. pp. 97.

Roth-Monzón, A. J., Mendoza-Hernández, A. A., y Flores-Villela, O. (2018) Amphibian and reptile biodiversity in the semi-arid region of the municipality of Nopala de Villagrán, Hidalgo, Mexico. *Journal of Life and Environmental Sciences* 6:e4202.

Ruby, D. E., y Baird, D. I. (1993). Effects of sex and size on agonistic encounters between juvenile and adult lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Herpetology* 27:100-103.

Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Ángel, (Distrito Federal, México). *Antigua Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8:59-129.

Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1er ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504.

- Sagonas K., Rota, I. A., Tsitsilonis, O. E., Pafilis, P., y Valakos, E. D. (2016)** Infection risk dictates immunological divergence among populations in a Mediterranean lizard. *Journal of Evolutionary Biology* 29:1680-1688.
- Saino, N., y Møller, A. P. (1995)** Testosterone correlates of mate guarding, singing and aggressive behaviour in male barn swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 49: 465–472.
- Sajid M. S., Iqbar, Z., Khan, M. N., Muhammad, G., y Khan, M. K. (2009)** Prevalence and associated risk factors for bovine tick infestation in two districts of lower Punjab, Pakistan. *Preventive Veterinary Medicine* 92:386-391.
- Sánchez-Herrera.O. (1980)** Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. pp. 155.
- Schall, J. J., Prendeville, H. R., y Hanley, K. A. (2000)** Prevalence of the tick, *Ixodes pacificus*, on western fence lizards, *Sceloporus occidentalis*: trends by gender, size, season, site, and mite infestation. *Journal of Herpetology* 34:160-163.
- Schwanz, L. E. (2006)** Schistosome infection in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): impacts on host physiology, behavior and energetics. *The Journal of Experimental Biology* 209:5029-5030.
- Sereno-Uribe, A. N. (2012)** Helminfos de peces del lago Chicnahuapan, Estado de México: *Gyrodactylus mexicanus* ectoparásitos de *Girardinichthys multiradiatus*. Tesis para obtener el grado de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010.** Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Tomo DCLXX. Mexico, D.F. SEMARNAT. 78.

- Schultz , T. J., Webb, J. K., y Christian, K. A.** (2008) The physiological cost of pregnancy in a tropical viviparous snake. *Copeia* 3:637-642.
- Shimokawa, C., Senba, M., Kobayashi, S., Kikuchi, M., Obi, S., Ochia, A., Hamano, S. y Hisaeda, H.** (2018) Intestinal Inflammation-Mediated Clearance of Amebic Parasites Is Dependent on IFN- γ . *The Journal of Immunology* 200:1101-1109.
- Sites, J. W .Jr., J. W. Archie, C. J. Cole, y Flores-Villela, O.** 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.
- Sobhi, M., Hajiqanbar, H., y Mortazavi A.** (2017) A new species of the genus *Spatulaphorus* (Acari: Heterostigmata: Pygmephoridae) associated with *Gymnopleurus flagellatus* (Coleoptera: Scarabaeidae) from Iran. *Systematic and Applied Acarology*, 22:217-223.
- Soliman, S., Marzouk, A. S., Main A. J., y Montasser, A. A.** (2001) Effect of sex, size, and age of commensal rat hosts on the infestation parameters of their ectoparasites in a rural area of Egypt. *Journal of Parasitology* 87:1308-1316.
- Smith, H.M.** (1936) Description of new species of lizards of the genus *Sceloporus* from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 49:87–96.
- Smith, H.M.** (1939) The Mexican and Central American lizards of the genus *Sceloporus*. *Field Museum of Natural History, Publications in Zoology Series* 26:1–397.
- Smith, H. M., Liner, E. A., Chiszar, D., Pérez-Higareda, G., y F. Mendoza-Quijano.** (2006) *Sceloporus megalepidurus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 837:1-5.
- Sponchiado, J., Melo, G. L., Landulfo, G. A., Jacinavicius, F. C., Barros-Battesti D. M., y Caceres, N. C.** (2015) Interaction of ectoparasites (Mesostigmata,

Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 66:369–381.

Stekolnikov, A. A., y González-Acuña, D. (2015) A review of Chilean chiggers (Acari: Trombiculidae), with the description of a new genus and ten new species. *Zootaxa* 3964:1-43.

Sures, B. (2004). Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution. *Trends in Parasitology* 20:170–177.

Svensson, E. I., y Raberg, L. (2010) Resistance and tolerance in animal enemy–victim coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 25:267-274.

Swan, L. (1952) Some environmental conditions influencing life at high altitude. *Ecology* 33:109-111.

Uribe-Peña, Z., A. Ramírez-Bautista, y G. Casas. (1999) Anfibios y reptiles de las Serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos del Instituto de Biología No. 32, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 119.

Václav, R., Prokop, P. y Fekiač (2007) Expression of breeding coloration in European green lizards (*Lacerta viridis*): variation with morphology and tick infestation. *Canadian Journal of Zoology* 85:1199-1206.

Vidya, T. N. C. y Sukumar, R. (2002) The effect of some ecological factors on the intestinal parasite loads of the Asian elephant (*Elephas maximus*) in southern India. *Journal of Biosciences*, 27:521–528.

Watanabe, P.D.S., Trevizan, A.R., Silva-Filho, S.E., Góis, M.B., Garcia, J.L., Cuman, R.K.N., Breithaupt-Faloppa, A.C., Sant Ana, D.M.G. y Nogueira de Melo, G.A. (2018) Immunocompetent host develops mild intestinal inflammation in acute infection with *Toxoplasma gondii*. *PLoS ONE*: 13:e0190155.

Watkins, H. V., y Blouin-Demers, G. (2018). Body size, not age, predicts parasite load in Clark's Spiny Lizards (*Sceloporus clarkii*). *Canadian Journal of Zoology*. doi:10.1139/cjz-2017-0328

Zawal, A., Cuber, P., y Szilman, P. (2017) First records of parasitizing water mite larvae (Hydrachnidia) on damselflies (Odonata: Zygoptera) from southwestern Poland. North-Western Journal of Zoology 13: 144-148.

Zena, L.A., Dillon, D., Hunt, K.E., Navas, C.A., Bicego, K.C. y Buck, C.L. (2018) Seasonal changes in plasma concentrations of the thyroid, glucocorticoid and reproductive hormones in the tegu lizard *Salvator merianae*. General and Comparative Endocrinology 273:134-143.

Zúñiga-Vega, J. J., Arguez, V., y Solano-Zavaleta, I. (2017) ¿Tiene la testosterona un efecto inmunosupresor? Elementos 105:29-34.