



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Costos derivados de la presencia
de ectoparásitos sobre lagartijas
del género *Sceloporus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Saúl Osorio Galicia

TUTOR

Dr. José Jaime Zúñiga Vega

Ciudad Universitaria, CDMX, 2020





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, a la Facultad de Ciencias y a su comunidad que históricamente han luchado para mantener la formación y la educación como un derecho universal humano. Gracias por liberar, metabolizar y reproducir el conocimiento, y por hacer de la Ciencia una actividad de construcción popular.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) que a través de su proyecto 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 que forman parte del taller “Investigación ecológica en poblaciones y comunidades”, específicamente: al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, al Dr. Carlos Martorell Delgado, a la Dra. María Teresa Valverde Valdés, al Dr. Edgar Javier González Liceaga, a la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, al Dr. Eduardo Alberto Pérez García y al Dr. José Jaime Zúñiga Vega, por apoyarnos a mí y a mis compañeros durante todo el proceso de realización de nuestros trabajos de investigación.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por asesorarme a detalle en la elaboración de este trabajo de tesis.

Finalmente, a los miembros asignados de mi jurado: el Dr. Ricardo Paredes León, el Dr. Manuel Feria Ortiz, el Dr. Oscar Alberto Flores Villela y el Dr. Carlos Jesús Balderas Valdivia por retroalimentar con sus comentarios este trabajo de investigación.

Agradecimientos personales

A Soledad, proveedora de lo espiritual, material e intelectual, por haberme dado una formación sensible y por ser la raíz de todos mis frutos. Por llevar acabo gran parte del trabajo productivo y reproductivo de mi construcción. Por ser mi inspiración y motivo más grande. Por nunca dejar de creer en mí. Tengo que agradecerte que me enseñaste a creer en una realidad amorosa y cariñosa, y por ti comencé a creer en otras realidades. Sobra agradecerle a ella este pequeño trabajo cuando más de la mitad de lo que soy se lo deberé siempre a ella, gracias mamá.

A mi hermana Diana, por ser primero motivo y luego fuerza. Por darme tranquilidad y ternura desde que naciste. Por luchar ante todo y nunca dejar de intentarlo. Y por ser mi brujulita por si me pierdo.

A mi padre Saúl, por ayudarme a ser una mejor persona. Por medio de terquedades fuimos aprendiendo juntos.

Tío Gau, gracias por ser figura y ejemplo. Alo, gracias por ser fuerte apoyo. Lu, gracias por ser cálida y comprensiva.

A todos los colegas, weyes, tíos y panas que acompañaron el camino con cervezas, viajes, juegos, paseos, trabajos y resacas. Rodrigo, eres tú ¡créetela! Te quiero muchísimo, gracias por comprenderme y nunca permitirme mediocridades. Marianix, gracias por seguir a mi lado, significas muchísimas cosas en mi historia pasada y futura. Gerardrink, Carmen, Palacios, Enyux y Davis; Leo y Benito, quienes no dejan de verme cambiar, son unas máquinas y seres de luz, de las personas más listas y sensibles que he conocido en el mundo, difíciles de encontrar entre tanta zozobra. Gracias por creer en mí y compartirme un espacio en su historia. Waks, Loy, Pepe y Llanes; gracias, tanto por la fuerza y la dignidad, como por quedarse a verme crecer al son de Vibra Positiva. ¡Hasta la Victoria Siempre!

A los amigos del Lol, del Valo y del TFT, por ayudarme a escribir la tesis sin escribirla. Los quiero muchísimo. A los roomies que estuvieron siempre presentes en la escritura, desde la introducción hasta la discusión, de este trabajo. A los colegas de TOR, por enseñarme muchísimas cosas y ser un pilar horizontal. Especialmente a ti Panchix, por ser tremendo en todo y demostrar que se puede seguir siendo una persona decente.

Víctor e Isra, gracias por reconocermes y ser mis asesores alternos de tesis. Jaime, aquí tu sitio: Gracias por todo, rey.

Sé que debo agradecer a muchas personas que ya no están. Ya sea porque decidieron desaparecer, o desaparecieron sin decidirlo. Gracias a ustedes terminé este trabajo también. A Octavio y Nuri, espero lean esto algún día porque este trabajo es, por mucho, gracias a ustedes.

Finalmente me estimula mucho agradecerles a los colegas que conocí en la parte final del trabajo. A Jose Martin por ser lindísimo y recibirme como si fuera un verdadero investigador y no solo un moreno con suerte. A los tremendos del despacho: Jorge, Gonzalo, Irene, Ester, Shirin y Rajapandian; a Dani, Ruth, Fer, Cris, Stef, Pablo, Angel, Edu, Alberto, Eva, Iraida, Ali y Manu por soportar la panchibomba. Les debo otro besito en lo alto del puerto, que mañana es domingo.

A dos personas que me tope muy lejos que hicieron posible el cierre de este trabajo, dándome confianza y motivación para destruir inseguridades. Mario, gracias por ayudarme a armar mi 1ra vía solo; cuando baje de esa caliza africana y tomamos un poco de té verde viendo el atardecer de Chefchaouen, ya era otro. Theresa, agradezco tu tiempo, espacio, cariño, respeto y tu calorcito. Los ame efímeramente, pero merecen amor eterno. Igualmente, agradezco a legales e ilegales que conocí muy lejos y con los que me identifiqué en muchísimas cosas. Los quiero y los recuerdo siempre.

Todos ustedes formaron parte de una etapa importante de mi vida. Gracias por dejar que siga la fiesta.

Aragorn, acompañado por Gimli y Légolas, cuestionó el criterio de Éomer, hijo de Éomund y Théodwyn.

Los Rohirrim bajaron sus lanzas...

–Lo había olvidado –dijo Éomer–. Es difícil estar seguro de algo entre tantas maravillas. Todo en este mundo está teniendo un aire extraño. Elfos y enanos recorren juntos nuestras tierras y hay gente que habla con la Dama del Bosque y continúa con vida, y la Espada vuelve a una guerra que se interrumpió hace muchos años antes que los padres de nuestros padres cabalgaran en la Marca. ¿Cómo encontrar el camino recto en semejante época?

–Como siempre –dijo Aragorn–. El mal y el bien no han cambiado desde ayer, ni tienen un sentido para los elfos y enanos y otro para los hombres. Corresponde al hombre discernir entre ellos, tanto en el Bosque de Oro como en su propia casa.

J. R. R. Tolkien, Las dos Torres.

Contenido

Resumen	9
I. Introducción	11
I.1 Antecedentes.....	14
I.1.A Parasitismo y respuesta inmune en animales vertebrados	14
I.1.B Conducta de enfermedad y parásitos.....	17
I.1.C Crecimiento corporal y parásitos.....	21
I.1.D Parásitos y lagartijas.....	24
II. Objetivos.....	30
II.1 Objetivo general	30
II.2 Objetivos particulares	30
III. Justificación	30
IV. Hipótesis	31
V. Métodos.....	32
V.1 Especies y sus áreas de estudio	32
V.1.A <i>Sceloporus grammicus</i>	32
V.1.B <i>Sceloporus megalepidurus</i>	34
V.1.C <i>Sceloporus torquatus</i>	36
V.2 Trabajo de campo.....	39
V.3 Método de marcaje.....	40
V.4 Análisis de datos.....	41
V.4.A Efecto potencial de los ectoparásitos sobre el crecimiento corporal.....	41
V.4.B Efecto potencial de los ectoparásitos sobre la actividad	44
VI. Resultados	48
VI.1 Efectos del parasitismo sobre el crecimiento corporal.....	48
VI.2 Efecto del parasitismo sobre la actividad.....	53
VII. Discusión.....	59
VII.1 Crecimiento corporal.....	59
VII.2 Actividad	62
VII.3 Parasitismo sin daños notables en el hospedero	68
VIII. Conclusiones y perspectivas a futuro	70
IX. Bibliografía.....	72
X. Apéndices	86

Resumen

Los parásitos pueden afectar negativamente de distintas formas a sus hospederos, y la comprensión de su efecto es fundamental en el estudio de las complejas relaciones entre parásitos y hospederos. En esta investigación exploré los efectos negativos que pueden provocar los ácaros ectoparásitos de las familias Argasidae, Pterygosomatidae y Trombiculidae sobre el desarrollo corporal y la actividad de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus* (*S. grammicus*, *S. megalepidurus* y *S. torquatus*). Como el desarrollo corporal es costoso, las lagartijas podrían experimentar una disyuntiva energética entre el crecimiento corporal y la respuesta inmune. Por lo tanto, esperaba encontrar que lagartijas con mayor carga de ectoparásitos presentaran tasas de crecimiento más bajas. Adicionalmente, los organismos parasitados pueden desarrollar un síndrome de enfermedad en el que modifican sus patrones de conducta en un esfuerzo por repeler a los patógenos. Una de estas conductas de enfermedad es la reducción de la tasa de actividad. Por lo tanto, esperaba que lagartijas con mayor carga de ectoparásitos tuvieran menores niveles de actividad y, en consecuencia, menores tasas de recaptura. Implementé protocolos de captura, marcaje y recaptura para las tres especies a lo largo de casi dos años y, a partir de las recapturas de estas lagartijas calculé tasas de crecimiento corporal y tasas de recaptura. Implementé diversos modelos lineales y un enfoque de inferencia estadística basada en el criterio de información de Akaike para saber si la carga individual de ectoparásitos se relaciona negativamente con las tasas de crecimiento y recaptura. Mis resultados apuntan a que, por lo general, los ácaros no imponen un efecto negativo en el crecimiento ni en la actividad de estas especies de lagartijas. El único efecto negativo que encontré fue una ligera reducción de la actividad de las hembras de *S. megalepidurus* con numerosos ácaros después de los

partos. La carencia de impactos negativos de estos parásitos sobre sus hospederos en mi investigación puede deberse a la naturaleza de los datos muestreados, los cuales no incluyen el efecto de los ácaros parásitos sobre los individuos juveniles, así como la indiferenciación de los efectos provocados por las distintas especies de ácaros. Estos resultados resaltan la importancia de explorar los efectos negativos de estos parásitos en variables no consideradas en este estudio, y de indagar tanto las consecuencias de este parasitismo, así como las estrategias de tolerancia del hospedero que impacten sobre la ecología y evolución de estas lagartijas.

I. Introducción

Numerosos estudios han intentado examinar las consecuencias que tiene la presencia de parásitos sobre la salud y condición de los hospederos (Boughton et al., 2011; Downs & Stewart, 2014; Martin et al., 2011). Particularmente, estos estudios se han enfocado en conocer si la carga de parásitos afecta negativamente algunos componentes de la adecuación del hospedero, como por ejemplo, la tasa de senescencia y la esperanza de vida (Asghar et al., 2015), el esfuerzo reproductivo (French et al., 2007; Nordling et al., 1998), la fecundidad (Bashir-Tanoli & Tinsley, 2014) y la tasa de supervivencia (Are et al., 2004; Møller & Saino, 2004).

Diversos estudios confirman el efecto negativo de los parásitos sobre los hospederos. Por ejemplo, algunos autores demuestran que el crecimiento del hospedero disminuye cuando la incidencia de parásitos es alta como en el hámster siberiano (Prendergast et al., 2004) y en el ave *Oceanodroma leucorhoa* (Mauck et al., 2005). Similarmente, en el conejo *Oryctolagus cuniculus* (Hallal-Calleros et al., 2016) y en la cabra de crianza *Capra hircus* (Gunia et al., 2011) la fecundidad se ve afectada negativamente por la incidencia parasitaria. Sin embargo, otros autores reportan sobre las mismas variables efectos contradictorios con una relación parasitaria, tal es el caso del ave *Somateria mollissima* (Are et al., 2004) y de los peces *Gasterosteus aculeatus* (Arnott et al., 2000) y *Anguilla anguilla* (Lefebvre et al., 2013) donde no se detectaron efectos negativos del parásito sobre el crecimiento. Así como en el cernícalo *Falco naumanni* no se encontró ningún efecto de los parásitos sobre la fecundidad (Ortego et al., 2008).

Estudios recientes han demostrado que los patógenos además de generar costos directos en el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de los

hospederos, también pueden desarrollar efectos indirectamente negativos sobre la adecuación de sus hospederos (Martin et al., 2006; Ottaviani et al., 2008). Particularmente, el reciente desarrollo de la ecoinmunología ha propuesto distintos mecanismos a través de los cuáles los agentes patógenos afectan diversas funciones vitales de los hospederos (Bashir-Tanoli & Tinsley, 2014; Brock et al., 2014; Schulenburg et al., 2009). Además, hay un creciente interés en la diversidad de respuestas del sistema inmune para contrarrestar los efectos negativos de los patógenos (Demas & Nelson, 2012; Tieleman, 2018). De hecho, se está prestando mucha atención a los cambios conductuales en el hospedero que suceden como una respuesta a la presencia de los parásitos.

La conducta de enfermedad es un síndrome que sucede en los hospederos como respuesta a una infección por diversos agentes patógenos (e.g., virus, bacterias, protistas y artrópodos parásitos; Dantzer & Kelley, 2007; Kent et al., 1992). Este síndrome se compone de un conjunto de pautas de conducta que incluyen letargo, depresión, estasis, desinterés social, anorexia, adipsia, reducción en el aseo, en la libido y en la actividad locomotora en general (Ashley & Wingfield, 2012; Hart, 1988; Shattuck & Muehlenbein, 2015). Aparentemente, estas conductas contribuyen a eliminar al patógeno en conjunto con la respuesta directa del sistema inmune y, contrario a lo que pueda pensarse, estas conductas de enfermedad no son causadas directamente por el patógeno, sino que son desencadenadas por una compleja interacción entre los sistemas neuroendócrino e inmune del hospedero (Aubert, 1999; Hart, 1988; McCusker & Kelley, 2013; Tizard, 2008). Hart (1988) propuso que el letargo, la depresión, y el desinterés social disminuyen el gasto energético del hospedero con el fin de atender la respuesta inmune con eficacia. Además, este autor sugiere que la anorexia e hipofagia tienen el efecto de minimizar los nutrientes (e.g., hierro, cobre y zinc) que

están disponibles dentro del hospedero, de tal forma que el parásito no pueda consumirlos para proliferar. Sin embargo, estas conductas de enfermedad podrían implicar costos serios en el desempeño y adecuación de los organismos infectados (e.g., porque pierden oportunidades de apareamiento y forrajeo; Ashley & Wingfield, 2012; Shakhar & Shakhar, 2015; Shattuck & Muehlenbein, 2015; Tizard, 2008).

El objetivo general de esta investigación fue estimar el impacto que generan los ácaros ectoparásitos de las familias Argasidae, Pterygosomatidae y Trombiculidae (Guzmán-Cornejo et al., 2018) sobre tres especies de lagartijas del género *Sceloporus* (*S. grammicus*, *S. megalepidurus* y *S. torquatus*). Específicamente exploramos los efectos de los ácaros parásitos sobre la tasa de crecimiento corporal y la actividad de las tres especies de lagartijas estudiadas. Examinamos si la carga de ectoparásitos promueve una disminución en la tasa de actividad de los hospederos, (estimada a través de la probabilidad de ser recapturados) y causada por el desarrollo del síndrome de conductas de enfermedad. La disminución de la tasa de actividad puede impactar la supervivencia y por lo tanto la adecuación de los hospederos a través de distintos mecanismos como la pérdida de oportunidades de apareamiento y una mayor vulnerabilidad ante sus depredadores.

I.1 Antecedentes

I.1.A Parasitismo y respuesta inmune en animales vertebrados

El parasitismo se define como la asociación entre dos organismos donde uno de estos organismos vive en o sobre el otro y obtiene de él parte o la totalidad de sus nutrientes orgánicos. Los parásitos al depender metabólicamente de sus hospederos, han desarrollado, en cierto grado, modificaciones estructurales, morfológicas y/o fisiológicas adaptativas que le permitan seguir viviendo en o sobre su hospedero, tal que un organismo parásito produce potencialmente un daño real sobre su hospedero, generando una disminución en la adecuación del hospedero. A pesar de que la definición de parásito es difusa y poco concreta, las asociaciones ecológicas son complejas y difíciles de definir; lo cual a veces las vuelve difíciles de identificar en la naturaleza ya que son un continuo donde se suelen sobreponer los límites que diferencian una de la otra (Goater et al., 2014; Paracer & Vernon, 2000).

Existen distintas categorías para clasificar a los parásitos según su posición y su tamaño. Los parásitos que se encuentran en la superficie del cuerpo hospedero son llamados ectoparásitos. Adicionalmente, los parásitos de gran tamaño, visibles al ojo humano, con tiempos generacionales similares a los de sus hospederos, que generan una respuesta inmune baja o moderada en los hospederos y donde la patología que producen generalmente se encuentra relacionada con el número de parásitos presentes, se clasifican como macroparásitos (Goater et al., 2014).

Existen numerosos estudios que reportan los impactos negativos que tienen los ácaros sobre la adecuación y salud de sus hospederos (causando anemia, deshidratación y emaciación), así como el papel que tienen como vectores de otros

patógenos (Argaez et al., 2020; Mendoza-Roldan et al., 2020). Se ha documentado ampliamente que los ácaros parásitos se alimentan de sus lagartijas hospederas insertando su hipostoma dentro de la piel, atravesando más allá de la dermis del hospedero y succionando la sangre del hospedero a través del hipostoma; además de que los ácaros presentan proteínas, hormonas y otros componentes que resultan adaptativos en su alimentación parásita (Dunlap & Mathies, 1993; Goater et al., 2014). Por lo tanto, los ácaros durante su fase de huésped sobre la superficie de las lagartijas, al depender metabólicamente de sus hospederos son ectoparásitos estrictos de las lagartijas.

La asociación parásito-hospedero es una interacción ecológica presente en una amplia diversidad de sistemas ecológicos. Esta interacción, al impactar negativamente en la adecuación de sus hospederos, es una fuerte presión de selección para los hospederos. Por lo tanto, la inmunidad o defensa de estos patógenos por parte de los hospederos ha evolucionado tanto diversa como especializada. El sistema inmune de animales se categoriza en dos tipos de respuesta:

- La respuesta inmune innata: llamado así por estar siempre presente, independientemente de la presencia de parásitos. Se caracteriza por una identificación y marcaje no específica de cuerpos extraños en el hospedero. Por lo tanto, actúa contra parásitos o patógenos que presentan propiedades estructurales generales y poco específicas (como la presencia de carbohidratos en las paredes celulares bacterianas). La respuesta inmune innata se encuentra presente en todos los grupos taxonómicos de animales y

surgió muy temprano en la historia evolutiva de los animales (Goater et al., 2014; Zimmerman et al., 2010).

- La respuesta inmune adquirida: se presenta únicamente en los vertebrados gnatóstomos (que poseen mandíbulas articuladas). Esta respuesta inmune adquirida se caracteriza por ser inducida contra parásitos y patógenos específicos. Las células que forman parte de este tipo de respuesta tienden a aumentar en número en función de la invasión parasitaria para responder en un futuro a una segunda exposición de ese mismo patógeno en particular. Con esta respuesta inmune adaptativa, cuando el hospedero es amenazado una segunda vez por el mismo patógeno, desencadena una respuesta inmune similar a la desarrollada en la primera exposición pero más intensa y efectiva, este fenómeno lleva por nombre "memoria inmunológica" (Goater et al., 2014; Zimmerman et al., 2010).

El ectoparasitismo de los ácaros sobre las lagartijas al ser una invasión superficial sobre la dermis de las lagartijas hospederas, involucra principalmente una respuesta inmune innata, desencadenando una reacción inflamatoria mediada por citocinas y quimiocinas (e.g., factor de necrosis tumoral TNF- α , interleucina-6 e interleucina-1), (Zimmerman et al., 2010). Sin embargo, los mecanismos específicos de reconocimiento de anticuerpos en el sistema inmune, así como los mecanismos de inflamación y de migración celular de leucocitos en reptiles son poco claros. Adicionalmente, la infección ectoparasitaria de ácaros está asociada a la transmisión de endoparásitos que desencadenan mecanismos más especializados de una respuesta inmune adaptativa (Argaez et al., 2020; Bower et al., 2019).

I.1.B Conducta de enfermedad y parásitos

El estudio del síndrome de enfermedad involucra diversas disciplinas como la inmunología, endocrinología, etología y la biología evolutiva (Demas & Nelson, 2012; Shattuck & Muehlenbein, 2015). La reducción en la actividad inducida por el síndrome de enfermedad se ha considerado como una estrategia de alostasis en la que se busca conservar la mayor cantidad de energía durante el proceso de enfermedad. De tal forma que el hospedero pueda desempeñar una respuesta inmune funcional (Aubert, 1999; Hart, 1988; Shakhar & Shakhar, 2015). Además, la falta de ingesta de alimento del hospedero durante la infección puede disminuir los nutrientes que están disponibles para el patógeno (Wilson & Cotter, 2013).

Se han documentado en una gran diversidad de taxones efectos particulares de los parásitos sobre conductas y patrones de actividad de los hospederos. En primer lugar, algunos estudios documentan disminuciones en la actividad cuando los individuos tienen altas cargas parasitarias. Por ejemplo, en aves '*Apapane* (*Himatione sanguinea*) se observaron niveles menores de actividad en conductas de locomoción, acicalamiento, exploración y canto en individuos infectados de malaria (Yorinks & Atkinson, 2000). En otro caso, en larvas de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, se ha observado una disminución en la actividad, incluso parálisis, inducida a partir del parasitismo por la avispa *Asobara tabida* (Moreau et al., 2002). Existen otros trabajos que presentan evidencia similar de disminución de actividad en artrópodos (Jensen et al., 2012; McGrew & Hultgren, 2011), peces (Horký et al., 2014; Münderle et al., 2004; Palstra et al., 2007), anfibios (Marino, 2016; Preston et al., 2014), reptiles (Ibáñez et al., 2015), aves (Hicks et al., 2018) y mamíferos (Devevey et al., 2010; Fogsgaard et al., 2012).

Las conductas de enfermedad pueden obedecer a otros procesos fisiológicos o pautas conductuales conservadas evolutivamente en cada grupo. Por ejemplo, en himenópteros se puede relacionar el síndrome de conductas de enfermedad con el ampliamente estudiado fenómeno de autoexclusión ("self-exclusion") donde los individuos infectados, bajo el supuesto de reducir el número de contagios en la colonia, modifican sus hábitos pasando menos tiempo en el nido y disminuyendo su interacción con otros individuos no infectados (Jensen et al., 2012; Rueppell et al., 2010; Shakhar & Shakhar, 2015). La disminución en la actividad generada por el parasitismo también puede interpretarse como una disyuntiva ("trade-off") energética del hospedero en el que los individuos parasitados se ven forzados a invertir una gran parte de su energía a la respuesta inmune, reduciendo las reservas energéticas disponibles para el desempeño del resto de sus actividades (Hicks et al., 2018; McGrew & Hultgren, 2011; Münderle et al., 2004). Por otro lado, el efecto negativo que puede tener el parasitismo sobre la actividad del hospedero y que a su vez determina la efectividad de la respuesta del sistema inmune, depende de factores asociados a cada individuo como son la condición corporal (Gunia et al., 2011; Sánchez et al., 2018) y el desarrollo previo del sistema inmune (Devevey et al., 2010; Ibáñez et al., 2015; Marino, 2016).

También se han demostrado otras variaciones del síndrome de conductas de enfermedad que se expresan como cambios en los patrones de conducta y que no necesariamente implican menor actividad. Por ejemplo, en hormigas *Camponotus aethiops* parasitadas por hongos, se observó una modificación en sus actividades, aumentando el tiempo invertido en el forrajeo y la exploración fuera del nido (Jensen et al., 2012). Otro ejemplo es el de la tortuga española (*Mauremys leprosa*) en la que se ha observado que la termorregulación bajo la luz solar puede ser una conducta que contrarreste el efecto de una infección. Por lo tanto, los individuos con parásitos

(protistas del género *Hepatozoon*) gastan más tiempo en esta actividad, en comparación con individuos no parasitados (Ibáñez et al., 2015).

Las conductas de enfermedad pueden repercutir de manera importante en otros procesos ecológicos o reproductivos de los individuos parasitados. Por ejemplo, en algunos casos, cambios en las conductas o reducciones en las tasas de actividad vuelve vulnerables a los individuos parasitados al aumentar su exposición ante los depredadores (Ibáñez et al., 2015; Jensen et al., 2012; Munderle et al., 2004). También, el disminuir su actividad o modificar sus patrones conductuales disminuye su competitividad frente a individuos no parasitados de su misma especie (Fogsgaard et al., 2012; Horký et al., 2014; Munderle et al., 2004), o incluso frente organismos de otra especie que compiten por los mismos recursos (Yorinks & Atkinson, 2000). Aún más importantes pueden ser las pérdidas en oportunidades de apareamiento para los individuos que disminuyen sus niveles de actividad (Howard & Minchella, 1990; Schüpbacha & Baur, 2008).

En contraste, diversos estudios no encuentran evidencia concluyente con respecto al síndrome de conductas de enfermedad como respuesta a los patógenos (Marino, 2016; Munderle et al., 2004; Schwanz, 2006). Estos estudios con resultados diferentes demuestran la complejidad de los mecanismos con los que el sistema inmune responde a las infecciones. De acuerdo con algunos de estos trabajos, el efecto del parasitismo sobre la actividad del hospedero puede ser negativo, positivo o incluso no existir efecto alguno dependiendo del agente parasitario (Munderle et al., 2004; Preston et al., 2014), o de la especie parasitada. Por ejemplo, en un estudio con individuos de ocho especies de anuros infectados con un mismo parásito trematodo, se observaron diferentes efectos en el nivel de actividad dependiendo de la especie

de hospedero (Marino, 2016). Por ejemplo, en *Anaxyrus americanus* la infección disminuyó severamente las tasas de actividad, mientras que en *Lithobates sylvaticus* el parásito incluso generó mayor actividad (Marino, 2016). Por otro lado, dos estudios con dos roedores distintos, uno con *Microtus arvalis* infectados con la mosca *Nosopsyllus fasciatus* (Devevey et al., 2010) y otro con *Peromyscus maniculatus* infectados con trematodos (Schwanz, 2006) reportan efectos contrastantes en la tasa de actividad, reflejando distintos efectos del parasitismo sobre la actividad de estas dos especies. En el caso de *M. arvalis*, la infección redujo la actividad de los hospederos (Devevey et al., 2010), mientras que en el caso de *P. maniculatus* no hubo efecto del parásito sobre sus niveles de actividad (Schwanz, 2006).

Incluso distintas investigaciones con los mismos modelos hospederos y parásitos discrepan en los resultados, como es el caso del efecto del parásito nemátodo *Anguillicola crassus* sobre la actividad de la anguila europea (*Anguilla anguilla*). Palstra et al. (2007) observaron una clara disminución en el desempeño al nadar, a pesar de que anteriormente Munderle et al. (2004) no encontraron efecto alguno del mismo parásito sobre la actividad del mismo hospedero. Por lo tanto, aún existe debate sobre la generalidad del síndrome de enfermedad como respuesta a los parásitos, así como de la magnitud de sus efectos sobre la tasa de actividad y otros patrones de conducta de los hospederos.

I.1.C Crecimiento corporal y parásitos

Algunos autores demuestran que el crecimiento del hospedero disminuye cuando la incidencia de parásitos es alta. La principal causa fisiológica suele ser una alteración metabólica, ya sea una deficiencia energética o una redistribución de las reservas que perjudica el desarrollo del hospedero (Bize et al., 2004; Careau et al., 2010, 2012; Mauck et al., 2005; Moreau et al., 2002). Por ejemplo, el parásito puede secuestrar nutrientes del hospedero en una fase temprana del desarrollo. Como mecanismo de resistencia, el hospedero se ve obligado a modificar sus rutas metabólicas con el fin de evitar que el parásito secuestre todas las reservas energéticas. En consecuencia, el organismo parasitado tarda más tiempo que los individuos no parasitados en crecer a la misma talla (Niogret et al., 2009; Rabuffetti & Reborada, 2007). Por otro lado, es posible que la disminución en el crecimiento de organismos parasitados no tenga relación alguna con el metabolismo energético. Algunos estudios han demostrado que el efecto negativo del parasitismo en el crecimiento se debe a modificaciones conductuales como cambios en los patrones de forrajeo y alimentación, que reducen la ingesta energética (Careau et al., 2012; Orlofske et al., 2013; Prendergast et al., 2004). Al igual que con la actividad, el grado con el que los parásitos repercuten en el desarrollo del hospedero puede depender de la condición corporal del individuo parasitado (Mauck et al., 2005; Yorinks & Atkinson, 2000), y/o del estado del desarrollo en el que se encuentre (Careau et al., 2010, 2012; Mauck et al., 2005; Niogret et al., 2009; Orlofske et al., 2013; Prendergast et al., 2004; Rabuffetti & Reborada, 2007). Particularmente, los individuos jóvenes y/o en pobre estado de salud o condición corporal son usualmente los más afectados.

Por ejemplo, en moscas de la fruta, *Drosophila melanogaster*, se ha observado un efecto negativo en el crecimiento de organismos parasitados por *Asobara tabida*. De tal manera que el desarrollo de la talla y peso larval y la eclosión de organismos adultos se demora significativamente en comparación con el desarrollo de larvas no parasitadas (Moreau et al., 2002). De igual forma, en un estudio con ardillas de la especie *Tamias striatus*, también se comparó la tasa de crecimiento entre individuos con distintas cargas parasitarias y se encontró que los individuos en los que no se registró presencia del parásito durante el estudio tenían una tasa de crecimiento 3.5 veces mayor a la de los individuos infectados (Careau et al., 2012). Existe evidencia similar en una gran variedad de grupos taxonómicos donde el parasitismo o la energía requerida para montar una respuesta inmune reducen el crecimiento de sus hospederos; por ejemplo, en insectos (Niogret et al., 2009), en anfibios (Orlofske et al., 2013), aves (Bize et al., 2004; Mauck et al., 2005; Rabuffetti & Reboreda, 2007; Yorinks & Atkinson, 2000) y mamíferos (Careau et al., 2010, 2012; Prendergast et al., 2004).

Contrastantemente, en otros estudios no se ha detectado un efecto directo de la presencia del parásito o, indirecto a través de la energía destinada a crear una respuesta inmune, sobre la tasa de crecimiento del hospedero. Por ejemplo, contrario al efecto negativo reportado sobre la tasa de crecimiento de los individuos parasitados de la especie *Apus melba* (Bize et al., 2004), en un vencejo congénere de la especie *Apus apus* no se detectó ninguna diferencia significativa entre las tasas de crecimiento de los individuos con parasitismo inducido y de los organismos con menores cargas parasitarias (Walker & Rotherham, 2011). Los autores atribuyen esta atenuación en el costo del parasitismo sobre la tasa de crecimiento a una respuesta inmune exitosa de los vencejos hospederos; o a que quizás simplemente estos efectos son más evidentes en otras variables fenotípicas no medidas en su investigación. Otro

ejemplo, puede ser el caso del experimento de Are *et al.* (2004) donde se inyectaron tres antígenos diferentes a hembras del ave *Somateria mollissima*, e inesperadamente no observaron ningún efecto de la respuesta inmune sobre la ganancia en masa de los hospederos. Los autores concluyen que las limitaciones energéticas no son el factor principal en el que se ven reflejados los costos de la respuesta inmune y que estos costos pueden observarse en otras variables como en la tasa de retorno que fue significativamente menor para las hembras en tratamiento, indicando un alto costo sobre la supervivencia.

Incluso se han detectado efectos positivos sobre el crecimiento de los individuos parasitados. Por ejemplo, en *Anguilla anguilla* infectada con el parásito *Anguillicoloides crassus* se observó un incremento en la talla y masa de los hospederos, sin generar efectos negativos en los parámetros asociados a la reproducción (Lefebvre *et al.*, 2013). Las anguilas aparentemente parasitadas tratan de compensar el efecto de la infección aumentando la actividad de forrajeo. Adicionalmente, el aparente efecto del parasitismo sobre la tasa de crecimiento puede variar dependiendo de la interacción entre la fase del ciclo de vida y la plasticidad en la respuesta inmune del hospedero. En el estudio de Bize *et al.* (2004) se reporta una disminución significativa en la tasa de crecimiento de las alas de individuos parasitados de vencejos, *Apus melba*, también se observó una respuesta compensatoria que aceleraba la tasa de crecimiento en esos mismos individuos en el periodo tardío de su parasitismo, resaltando la importancia de la plasticidad del desarrollo de esta ave cuando se encuentra amenazada por organismos patógenos. Estos estudios demuestran que los efectos de los aparentes parásitos sobre el crecimiento del hospedero pueden implicar tanto ventajas o desventajas en la supervivencia y desarrollo del hospedero a largo plazo, lo cual complejiza la categorización de estas interacciones ecológicas.

Los resultados contrastantes de los efectos potenciales de los parásitos sobre las tasas de crecimiento de los hospederos muestran que no existe aún una comprensión al respecto y que más bien, los efectos negativos (o incluso positivos) de los parásitos sobre el crecimiento dependen de cada interacción particular entre distintos parásitos y hospederos.

I.1.D Parásitos y lagartijas

El parasitismo en lagartijas puede tener diversos efectos en distintas variables fenotípicas de lagartijas. En primer lugar, los patógenos pueden afectar de manera negativa la capacidad de termorregular. Por ejemplo, en lagartijas *Sceloporus occidentalis* infectadas de malaria se observó una disminución en la temperatura corporal y dificultades en el proceso de termorregulación (Scholnick et al., 2010). La presencia de chinches ectoparásitas en lagartijas *S. jarrovii* repercuten negativamente en la temperatura corporal de los hospederos (N. Johnson et al., 2019).

También se han detectado disminución en la calidad de ornamentos sexuales como resultado de cargas parasitarias altas. Por ejemplo, la presencia de ácaros parásitos disminuye la saturación del color de los parches gulares en lagartijas *Psammodromus algirus* (Llanos-Garrido et al., 2017). Igualmente, en machos de lagartijas *Anolis brevirostris* se observó que los machos con altas cargas parasitarias presentaban parches gulares con menor brillo en su coloración, además de menor condición corporal y de que exhibieron menos despliegues gulares (Cook et al., 2013). También se han visto implicaciones negativas en la regeneración de cola. En *Lacerta vivipara* se observó que los organismos infectados por protistas parásitos de la sangre

del género *Haemogregarina* tuvieron una capacidad limitada para regenerar la cola (Oppliger & Clobert, 1997).

Los agentes patógenos, al alterar la condición fisiológica de las lagartijas, también pueden afectar negativamente la calidad y composición de las señales químicas (Martín et al., 2007, 2008). Por lo tanto, sólo los individuos con una buena condición corporal serán capaces tanto de mantener una respuesta inmune eficiente como de producir señales químicas de calidad (Martín & López, 2015). De esta forma, las señales químicas presentes en las secreciones femorales de algunas especies de lagartijas, pueden verse alteradas por la carga de parásitos y, entonces, ser una señal indicadora de la condición inmune del macho (Martín et al., 2007). Por ejemplo, en *Psammodromus algirus*, la composición de las secreciones femorales puede variar en función de la carga parasitaria de las lagartijas, indicando una relación entre la carga de endoparásitos y la concentración de ciertos ácidos grasos. A mayor cantidad de endoparásitos, mayor es la concentración de los ácidos octadecanoico y eicosanoico; mientras que entre mayor sea la carga de ectoparásitos, menor es la concentración de los ácidos hexadecanoico, oleico y del colesterol (Martín et al., 2007).

Adicionalmente, se ha discutido ampliamente acerca de una fuerte relación entre la respuesta inmune y la producción hormonal (principalmente testosterona). Esta relación supone una disyuntiva ("trade-off") entre la producción de testosterona y el funcionamiento del sistema inmune, y se encuentra mediada por distintas rutas metabólicas que convergen según el contexto a través de precursores comunes (Halliday et al., 2014; Zúñiga-Vega et al., 2017). Esta relación ha sido denominada como la hipótesis de la discapacidad por inmunocompetencia ("immunocompetence

handicap hypothesis") y existen diversos estudios que profundizan en los procesos de selección que repercuten sobre la adecuación de las lagartijas hospedaderas (Fuxjager et al., 2011; Klukowski & Nelson, 2001). Por ejemplo, en machos de lagartijas de *Sceloporus virgatus* se comparó la eficiencia de la respuesta inmune a partir del número de ectoparásitos entre individuos sometidos a tres tratamientos: castrados, individuos no castrados e individuos castrados con implantes exógenos de testosterona. Se observó una correlación positiva entre la testosterona en plasma sanguíneo y la carga de ectoparásitos, indicando claramente que niveles altos de testosterona repercuten negativamente en la capacidad de estas lagartijas de enfrentar a sus ectoparásitos (Cox & John-Alder, 2007). A pesar de que aún no es claro cómo es que la testosterona genera un efecto inmunosupresor, una explicación podría ser su aparente capacidad moduladora del desarrollo, producción y función de distintos componentes del sistema inmune como las células T, linfocitos, citoquinas y macrófagos (Prall & Muehlenbein, 2014; Zúñiga-Vega et al., 2017).

Respecto al efecto del parasitismo sobre el crecimiento de lagartijas, hay estudios que observaron efectos negativos de la inversión energética en la respuesta inmune sobre el desarrollo de éstas. Por ejemplo, se ha observado una disminución en la tasa de incremento de masa corporal en individuos juveniles de lagartijas *Ctenophorus fordi* cuando se encuentran expuestos a polisacáridos bacterianos (como disparadores de respuesta inmune), en comparación con el grupo control. Estos resultados indican que la energía dirigida al crecimiento y desarrollo es redistribuida hacia el sistema inmune cuando existe una amenaza ocasionada por un patógeno (Uller et al., 2006). Similarmente, en individuos de *Lacerta vivipara* expuestos a ácaros parásitos, se observó una reducción de la tasa de crecimiento corporal (Uller & Olsson, 2003). En el lagarto de collar, *Crotaphytus collaris*, se detectó una

disminución en la tasa de crecimiento cuando los individuos estaban expuestos a ácaros parásitos (Curtis & Baird, 2008).

Similarmente, en lagartijas *Sceloporus virgatus* se ha observado una asociación negativa entre el número de ectoparásitos y la tasa de crecimiento. Aunque los mecanismos son poco claros, se sabe que la tasa metabólica del hospedero aumenta cuando se encuentra parasitado, lo que indica que esta repercusión en el desarrollo está mediada por cambios en la distribución energética (Cox & John-Alder, 2007). Se ha reportado que la carga de parásitos puede disminuir algunos parámetros sanguíneos como la concentración de hemoglobina (anemia), lo cual puede llegar a tener grandes repercusiones en el desempeño de los individuos parasitados (Salvador et al., 1996), siendo quizá una de las principales causas en el crecimiento tardío y reducido del individuo enfermo y debido a la poca circulación de oxígeno en la sangre. Contrastantemente, Abell (2000) no encontró en esta misma especie ningún efecto significativo de la carga de ectoparásitos sobre algunas variables de condición corporal, como la masa o la tasa de crecimiento. Estos resultados contrarios de los efectos de los parásitos en poblaciones distintas de la misma especie pueden indicar un mecanismo de resistencia diferenciada a los parásitos a través de distintas expresiones alélicas y modificaciones del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC por sus siglas en inglés) a lo largo de la evolución de estas poblaciones (Radwan et al., 2014).

El efecto del parasitismo sobre las tasas de actividad en lagartijas suele ser negativo. En dos estudios donde comparan machos parasitados y no parasitados de lagartijas de las especies *Sceloporus occidentalis* y *Agama agama*, se observó que los machos no parasitados fueron socialmente más activos y que tendían a ser más

dominantes. Estos resultados demuestran un importante efecto del parasitismo sobre procesos de selección sexual en lagartijas (Schall, 1990; Schall & Dearing, 1987; Schall & Houle, 1992). En otro trabajo donde se estudió una población de lagartijas *Lacerta vivipara*, se comparó la tasa de recaptura entre dos grupos de individuos: los que tenían una carga parasitaria <1% y los que tenían una carga parasitaria >1%. Los individuos muy parasitados (>1%), tuvieron una menor tasa de recaptura, aparentemente debido a una menor tasa de actividad (Sorci et al., 1996).

Sin embargo, hasta la fecha muy pocos estudios enfocados en lagartijas han puesto a prueba directamente la posible existencia de un síndrome de enfermedad como respuesta a la infección por parásitos. En otras palabras, la teoría actual sobre la forma en la que los patógenos generan disminuciones en la tasa de actividad se deriva de la hipótesis del síndrome de enfermedad (Adelman & Martin, 2009; Ashley & Wingfield, 2012; Aubert, 1999), pero muy pocos estudios con lagartijas lo han abordado desde esta perspectiva (G. D. Smith et al., 2017).

Todas estas repercusiones del parasitismo en lagartijas resultan determinantes en sus procesos reproductivos y de desarrollo, afectando directa o indirectamente sus mecanismos de selección sexual, sus historias de vida y a la larga, su adecuación. Sin embargo, hay algunos estudios en los que los parásitos han demostrado efectos neutros o positivos sobre lagartijas. Tal es el caso de la ausencia aparente de un efecto negativo de hemoparásitos sobre la condición corporal de lagartijas *Gallotia galloti* (Megía-Palma et al., 2016). Incluso, en este último estudio se demostró un efecto positivo y significativo de la carga parasitaria sobre la coloración de la zona ventral y lateral de las cabezas de machos de *G. galloti* altamente parasitados. Los machos con mayor incidencia de estos hemoparásitos tenían coloraciones más intensas

(Megía-Palma et al., 2016). Similarmente, se ha observado una influencia significativa e inesperadamente positiva en la conducta de escape de lagartijas *Podarcis lilfordi* infectadas por parásitos sanguíneos del género *Haemogregarina*. Los individuos con mayor carga parasitaria aumentan la velocidad de arranque (Garrido et al., 2015).

También se ha observado que el efecto del parasitismo sobre la actividad de lagartijas no siempre es negativo. Por ejemplo, en el lagarto de collar *Crotaphytus collaris* no se detectó ningún efecto en las variables conductuales, ni en ninguna variable relacionada con las historias de vida (Curtis & Baird, 2008). Incluso, se ha observado que la relación entre la actividad y el parasitismo puede ser positiva y regulada indirectamente por concentraciones de testosterona, de la cuál puede depender tanto la actividad como la carga de ectoparásitos. Altas concentraciones de testosterona en un individuo, generan un aumento en la actividad y por lo tanto, una alta propensión a ser infectado (Argaez et al., 2020; Marler & Moore, 1989). Por lo tanto, existe evidencia contrastante con respecto a los posibles efectos de los ectoparásitos en lagartijas, lo que a su vez indica que no es posible hacer generalizaciones ni sobre la dirección o la magnitud de estos efectos, sino que son específicos para cada combinación particular de parásito y poblaciones o linajes de hospederos.

II. Objetivos

II.1 **Objetivo general**

Examinar dos efectos debidos a la carga de ectoparásitos en lagartijas del género *Sceloporus*.

II.2 **Objetivos particulares**

Estos efectos fueron evaluados de dos maneras en los hospederos:

- 1- Caracterizar el efecto de la carga de ectoparásitos en el desarrollo de estas lagartijas, por medio de la medición de la tasa de crecimiento corporal.
- 2- Caracterizar el efecto de la carga de ectoparásitos en la actividad de estas lagartijas, por medio de la medición de la tasa de recaptura.

III. Justificación

El proceso de enfermedad, las conductas de enfermedad y demás consecuencias que deriven de ella son elementos que debemos examinar para entender el funcionamiento del sistema inmune y, sobre todo, para comprender las consecuencias de las relaciones ecológicas y fisiológicas entre los patógenos y sus hospederos. Particularmente, entender las consecuencias de los ectoparásitos por medio de la caracterización de algunos de sus efectos, nos ayudará a comprender cómo es que esta interacción ecológica negativa podría repercutir en algunos aspectos relacionados con la supervivencia de sus hospederos, tales como su desarrollo, su actividad y sus historias de vida.

Estos estudios que no se han realizado con estas especies de lagartijas, permiten inferir indirectamente el impacto potencial de estas relaciones ecológicas en algunos componentes de las historias de vida del hospedero no analizadas en primera instancia.

IV. Hipótesis

Los ectoparásitos afectan negativamente la capacidad de crecer y el nivel de actividad de lagartijas del género *Sceloporus*, por medio del proceso de enfermedad que provocan. Los ectoparásitos restringen la capacidad de los hospederos de aumentar en talla debido presumiblemente a una disyuntiva entre la energía necesaria para defenderse de ellos y la que se destina a otros procesos como el crecimiento, o también a que extraen recursos del hospedero que ya no pueden ser usados para crecer. Adicionalmente, la infección genera un síndrome de enfermedad que tiene consecuencias en la conducta de los hospederos, una de las cuales es una disminución radical en el nivel de actividad.

Predicción 1. El desarrollo, medido por medio de la tasa de crecimiento corporal, será menor en individuos con mayor carga parasitaria y, por el contrario, los individuos con menor cantidad de parásitos mostrarán una mayor tasa de crecimiento.

Predicción 2. La actividad de las lagartijas, medida por medio de la tasa de recaptura, será menor en individuos con mayor carga parasitaria y, por el contrario, los individuos con menor cantidad de parásitos mostrarán una mayor actividad y, por lo tanto, una mayor tasa de recaptura.

V. Métodos

V.1 **Especies y sus áreas de estudio**

Para esta investigación se usaron individuos de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus* (familia Phrynosomatidae) que son frecuentemente parasitados por ácaros y garrapatas de las familias Argasidae, Pterygosomatidae y Trombiculidae (Guzmán-Cornejo et al., 2018).

V.1.A ***Sceloporus grammicus***

Son las lagartijas con la mayor distribución en México, desde el Valle de Río Grande en Texas hasta la zona sur del Altiplano central de México en el estado de Oaxaca (Chrapliwy, 1956; Lemos-Espinal & Ballinger, 1995a; Sites et al., 1992). Son lagartijas vivíparas dimórficas (**Fig. 1**) con machos de mayor tamaño (52 mm de longitud hocico-cloaca [LHC] promedio) que las hembras (49 mm LHC promedio) (Lemos-Espinal & Ballinger, 1995b).

Sceloporus grammicus es una especie de lagartija vivípara predominantemente arborícola que usa rocas, troncos, cortezas o grietas de los árboles como refugios y ocasionalmente se desplaza en el suelo (Lemos-Espinal & Ballinger, 1995a). Habita desde zonas áridas hasta zonas templadas o de alta montaña (Lemos-Espinal & Ballinger, 1995b, 1995a). Es común encontrarlas en zonas rurales, urbanas y/o perturbadas (Balderas-Valdivia et al., 2014).

La actividad reproductiva en esta especie comienza con el crecimiento testicular en los meses de julio, agosto y septiembre. La temporada de apareamientos tiene lugar desde septiembre y hasta noviembre. Los registros de folículos vitelogénicos

agrandados en hembras comienzan a aparecer en el mes de octubre y los embriones en el mes de noviembre. La gestación sucede durante el invierno y, finalmente, los nacimientos suceden en la primavera (Jiménez-Cruz et al., 2005; Vargas-García et al., 2019).



Fig. 1. Vistas laterales de lagartijas macho (**a**) y hembra (**b**) de *Sceloporus grammicus*. Fotografías: Víctor Argaez.

La zona de muestreo de *S. grammicus* se encuentra en el municipio de Nopala de Villagrán en el suroeste de Hidalgo (20°16'17.58"N, 99°38'15.39"W) a una elevación

de aproximadamente 2400 msnm (**Fig. 4**). En Nopala la temporada de lluvias es de junio a agosto y la temporada seca de septiembre a mayo. La región de Nopala es considerada semiárida con matorral xerófilo donde predominan *Agave*, *Yucca* y *Opuntia*. En esta localidad, las lagartijas habitan principalmente mezquites, agaváceas y yucas (Gómez Mendoza, 2007; Roth-Monzón et al., 2018).

V.1.B *Sceloporus megalepidurus*

Sceloporus megalepidurus es una especie con una distribución restringida que abarca pequeñas regiones de los estados de Puebla, Tlaxcala y el Estado de México (Sites et al., 1992; H. M. Smith, 1934). Son lagartijas vivíparas sin dimorfismo sexual evidente y consideradas de tamaño pequeño (**Fig. 2**) (Sites et al., 1992), con LHC promedio de 45.11 mm para hembras y de 48.68 mm para machos, y una máxima LHC de 55 mm (H. M. Smith, 1934).

Al igual que *S. grammicus*, *S. megalepidurus* es una lagartija que suele encontrarse en distintas plantas como yucas, nopales y agaves (Aguilar Hernández, 2019; Vargas-García et al., 2019). Se encuentra enlistada bajo la categoría de protección especial (Pr) en la NOM-059-SEMARNAT, 2010, debido a que es una especie endémica de México y con distribución restringida (Gobierno de México, 2010).

Acerca del ciclo reproductivo de esta especie, se tienen registros de que la vitelogénesis de las hembras comienza aproximadamente en los meses de agosto y septiembre. La ovulación así como los apareamientos suceden en los meses de octubre y noviembre. Durante el invierno las hembras se encuentran gestantes y los nacimientos suceden principalmente en el mes de marzo (Gonzalez Ruiz, 1991).



Fig. 2. Vista frontal (**a**) y lateral (**b**) de lagartijas *Sceloporus megalepidurus*. Fotografías: Marco A. Aguilar.

La zona de estudio para *S. megalepidurus* se encuentra en los alrededores de la Laguna de Alchichica dentro del municipio de Tepeyahualco en el estado de Puebla ($19^{\circ}24'26.05''N$, $97^{\circ}24'27.86''W$), a una elevación aproximada de 2436 msnm (**Fig. 4**). En la Laguna de Alchichica la temporada de lluvias abarca desde el mes de abril al mes de agosto y la temporada seca de septiembre a marzo. Igual que en Nopala, en Alchichica predomina el matorral xerófilo con la presencia principalmente de plantas

de los géneros *Agave*, *Opuntia*, *Dasyllirion* y *Nolina* entre grandes extensiones de pastizales (Alcocer et al., 2000; Gonzalez Ruiz, 1991; Rzedowski, 2006).

V.1.C *Sceloporus torquatus*

Es una lagartija con distribución única en el centro de México, que abarca los estados de Guanajuato, Michoacán, Hidalgo, el Estado de México, Morelos, Veracruz, Puebla y la actual Ciudad de México (Lot & Cano-Santana, 2009; Sites et al., 1992). Son lagartijas vivíparas dimórficas (**Fig. 3**) con machos de mayor tamaño (92.2 mm LHC promedio) que las hembras (90.6 mm LHC promedio) (Feria Ortiz et al., 2001).

Son lagartijas de hábitos saxícolas confinadas a hábitats principalmente rocosos, aunque a veces pueden encontrarse en espacios arbóreos. Habitan zonas semidesérticas, alta montaña y pedregales basálticos, y además pueden encontrarse en áreas perturbadas (Balderas-Valdivia et al., 2014; Duellman, 1961; H. M. Smith, 1934).

La actividad reproductiva en esta especie comienza tanto en machos como en hembras cuando alcanzan los 73 mm de LHC. El crecimiento testicular en machos comienza en el mes de junio, alcanzando los tamaños más grandes en el mes de septiembre. Los apareamientos suceden entre octubre y noviembre. El tamaño de los ovarios, así como el diámetro de los folículos de las hembras comienza a aumentar aproximadamente en los meses de mayo y hasta octubre. La ovulación comienza entre finales de noviembre y principios de diciembre. Finalmente, la temporada de gestación sucede entre los meses de diciembre y abril, con nacimientos en primavera (Feria Ortiz et al., 2001; Vargas-García et al., 2019).



Fig. 3. Vistas laterales de lagartijas macho (**a**) y hembra (**b**) de *Sceloporus torquatus*. Fotografías: Marco A. Aguilar.

La zona de muestreo de *S. torquatus* se encuentra dentro del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) ubicada dentro de Ciudad Universitaria, en el sur de la Ciudad de México ($19^{\circ}19'6.25''N$, $99^{\circ}11'37.34''W$) con una elevación aproximada de 2300 msnm (**Fig. 4**). En la REPSA la temporada de lluvias es de junio a septiembre y la temporada seca de octubre a mayo. La REPSA es predominantemente matorral xerófilo con una amplia diversidad vegetal endémica y con grandes extensiones de *Pittocaulon praecox*. Debido a que esta área fue cubierta con lava proveniente del volcán Xitle hace aproximadamente 2000 años, las rocas volcánicas producto de esta erupción

funcionan como excelentes refugios para las lagartijas de esta especie (Aguilar Hernández, 2019; Arguez et al., 2018; Vargas-García et al., 2019).

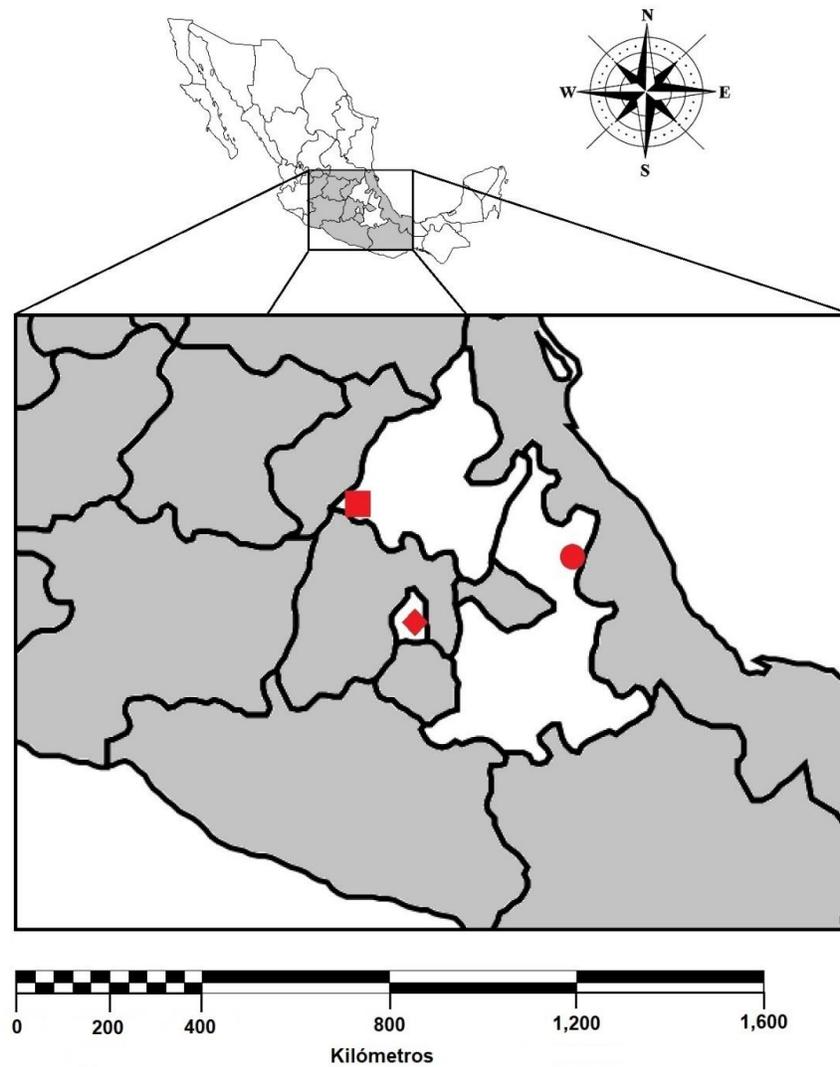


Fig. 4. Ubicación geográfica de los 3 sitios de muestreo. ■) Nopala de Villagrán, Hgo; ●) Laguna de Alchichica, Pue; y ◆) Jardín Botánico (REPSA), Ciudad Universitaria.

V.2 Trabajo de campo

Para estimar las tasas de crecimiento corporal y las tasas de recaptura se realizó un muestreo en lagartijas vivas, tanto hembras como machos. Los muestreos se hicieron desde el mes de agosto del 2015 al mes de octubre del 2017. Todos los muestreos los realizamos entre 3 a 5 personas y tuvieron una duración de 6 a 8 días consecutivos de trabajo en campo en un horario de 8:00 a 14:30 horas del día.

Específicamente, realizamos 7 muestreos para *S. grammicus* en Nopala de Villagrán, desde el mes de abril del 2016 al mes de octubre del 2017. Estos muestreos se hicieron con una periodicidad promedio de 3 meses. Para *S. megalepidurus* realizamos 7 muestreos en la Laguna de Alchichica, desde el mes de febrero del 2016 al mes de junio del 2017. Estos muestreos se hicieron con una periodicidad promedio de 2.5 meses. Para *S. torquatus* realizamos 9 muestreos en el Jardín Botánico de CU, desde el mes de agosto del 2015 al mes de marzo del 2017. Estos muestreos se hicieron con una periodicidad promedio también de 2.5 meses.

Los muestreos consistieron en la captura de organismos vivos de forma manual y con la ayuda de un lazo con nudo corredizo, para proceder a registrar el sexo, peso (usando pesolas con una precisión de ± 0.5 g), longitud hocico-cloaca (LHC) (usando vernier con una precisión de ± 0.1 mm) y carga parasitaria (conteo a través de lupa del número de ácaros presentes en cada lagartija). Una vez procesados los organismos, fueron regresados al mismo lugar en donde fueron capturados.

V.3 Método de marcaje

Todas las lagartijas que marcamos y monitoreamos en el campo a lo largo del tiempo fueron individuos adultos de tallas mayores a las reportadas en la literatura como mínimas a la madurez sexual (45.7 mm en machos y 42.3 mm en hembras de *S. grammicus*, 45 mm en machos y 37 mm en hembras de *S. megalepidurus*, y 73 mm para machos y hembras de *S. torquatus*; Feria Ortiz et al., 2001; Gonzalez Ruiz, 1991; Pérez-Mendoza & Zúñiga-Vega, 2014; Vargas-García et al., 2019). Se desarrolló un mecanismo de marcaje que nos permitió identificar a cada uno de los individuos capturados, principalmente para poder registrar las recapturas de un mismo individuo y así obtener los datos necesarios para estimar las tasas de recaptura y de crecimiento corporal. Para lograr esto, implementamos un sistema de marcaje que consistió en marcas pequeñas sobre escamas en la zona ventral de las 4 extremidades de cada lagartija hechas por cauterización.



Fig. 5. Fotografía ventral de un individuo de *Sceloporus grammicus* que muestra en las extremidades inferiores las pequeñas cicatrices que se usaron como método de marcaje individual.

Estas marcas se realizaron superficialmente en una o dos escamas con un cauterizador médico (marca Bovie), generando cicatrices pequeñas que, según la combinación de número y posición de las cicatrices en las extremidades, correspondieron a un solo número asignado a cada individuo (**Apéndice A**). Este mecanismo de marcaje aparentemente no afecta el desarrollo ni adecuación de los individuos marcados (**Fig. 5**; Ekner et al., 2011).

V.4 Análisis de datos

V.4.A Efecto potencial de los ectoparásitos sobre el crecimiento corporal

La tasa de crecimiento corporal (TC) se calculó para cada individuo por medio de la siguiente ecuación (Zúñiga-Vega et al., 2005):

$$T.C. = \frac{Longitud_2 - Longitud_1}{días\ transcurridos\ entre\ muestreos}$$

donde las longitudes 1 y 2, representan dos diferentes medidas de la longitud hocico-cloaca (LHC) del mismo individuo, en dos momentos diferentes. El denominador de la ecuación se refiere al número de días que transcurren entre las dos visitas. La tasa de crecimiento resultante tiene como unidades mm/día. Cabe destacar que como Devender (1978) recomienda, solamente incluí lagartijas cuyo intervalo de tiempo entre dos recapturas fuera menor a 100 días, debido a que el crecimiento que sucede durante periodos de tiempo más largos puede incorporar un error de medición al confundir diferencias estacionales en los tamaños de las lagartijas, o al sesgar la tasa de crecimiento en un intervalo de tiempo amplio donde las lagartijas pudieron haber alcanzado su tamaño asintótico.

Antes de examinar si existe un efecto significativo del número de ectoparásitos sobre la tasa de crecimiento, verifiqué si las tasas de crecimiento corporal varían en función del tamaño de los individuos, ya que de ser así los cálculos de las tasas de crecimiento corporal estarían sesgadas según la talla promedio de los individuos medidos, sobre todo porque en organismos de crecimiento indeterminado (*i.e.*, crecimiento continuo a través del ciclo de vida de un individuo, tal que el tamaño corporal y la edad están correlacionados; Sebens, 1987) los organismos más pequeños tienden a crecer más rápido que los adultos (Webb et al., 2002). Para esto, se aplicó en el programa R (R Core Team, 2019) por separado para cada especie una regresión lineal usando las tasas de crecimiento corporal como variable de respuesta y la talla promedio entre las longitudes 1 y 2 como variable explicativa. En dos de las tres especies esta regresión fue significativa (*S. megalepidurus* y *S. torquatus*; **Apéndice B**) y, por lo tanto, calculamos los residuos de esta regresión, que pueden considerarse como “tasas de crecimiento independientes de la talla” (TCIT; Van Sluys, 1998; Zúñiga-Vega et al., 2005). Utilicé las TCIT para estas dos especies en análisis subsecuentes. En la otra especie (*S. grammicus*; **Apéndice B**), esta regresión no fue significativa y, por lo tanto, utilicé las tasas de crecimiento observadas en análisis subsecuentes.

Implementé modelos lineales generales en R para estimar el efecto del número de ácaros presentes en cada organismo (variable explicativa) sobre la tasa de crecimiento (variable de respuesta: TCIT para *S. megalepidurus* y *S. torquatus*; y tasas de crecimiento para *S. grammicus*). Además, consideré los efectos del sexo (machos y hembras) y de la estación (lluvias y secas) sobre las tasas de crecimiento debido a que en otras lagartijas los machos crecen más rápido y en lluvias hay más alimento, lo que a su vez promueve el crecimiento corporal (Van Sluys, 1998; Zúñiga-Vega et al., 2005). Consideré efectos aditivos (*i.e.*, modelos que explican la variación de la variable de

respuesta [TC] como una función de la contribución aditiva de dos o más factores; Cooch & White, 2006), interactivos (*i.e.*, modelos que explican la variación de la variable de respuesta [TC] considerando el efecto variable de un factor dependiendo del estado de otro u otros factores; Daniel, 2009) y un modelo con solamente el intercepto o modelo nulo (*i.e.*, el valor que tiene la TC cuando no hay efecto de ninguno de los factores incluidos en el análisis). En total, ajusté por separado para cada especie 12 modelos.

Para seleccionar los modelos que mejor explican la variación en las variables de respuesta (TCIT o tasas de crecimiento observadas) utilicé el criterio de información de Akaike ajustado para muestras pequeñas (AICc) según Burnham & Anderson (2002):

$$AICc = -2\ln(L) + 2k + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

donde k es el número de parámetros estimados en el modelo (intercepto, coeficientes de regresión y la varianza de cada modelo), L es el valor máximo de la función de verosimilitud del modelo, y n es el tamaño de muestra. El modelo con el menor valor del AICc es el que provee el mejor ajuste a los datos. Sin embargo, también se consideraron los modelos que difieren en menos de dos unidades del AICc con respecto al mejor modelo ($\Delta AICc < 2$) porque también tienen apoyo fuerte en los datos (Burnham & Anderson, 2003; J. B. Johnson & Omland, 2004).

Usando la librería "MuMIn" (Barton, 2019) calculé también los pesos de Akaike (w), que son una medida del apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos. A partir de estos pesos, obtuve el modelo promedio para las tasas de crecimiento de cada especie, ponderado los coeficientes de regresión según el valor de w para cada uno de los 12 modelos ajustados. De este modo, los coeficientes de regresión de los

modelos con bajos valores de w contribuyen en menor medida al cálculo de los coeficientes del modelo promedio (Burnham & Anderson, 2002). Se presentaron de manera gráfica los efectos del número de ácaros, del sexo y de la estación sobre las tasas de crecimiento corporal de las tres especies a partir de los coeficientes de regresión del modelo promedio. Calculé los intervalos de confianza (95%) de los coeficientes de regresión del modelo promedio y consideré a aquellos que no incluyeron al cero como efectos evidentes.

V.4.B Efecto potencial de los ectoparásitos sobre la actividad

De la base de datos generada a partir del registro de capturas y recapturas de cada individuo, construí historias de encuentro individuales que posteriormente ingresé en el software de libre distribución MARK (White & Burnham, 1999). Este programa estima la probabilidad de recaptura, que representa una medida de la tasa de actividad de las lagartijas debido a que un individuo con baja actividad tiene menor probabilidad de ser detectado y, por lo tanto, de ser capturado (González-Tokman et al., 2012). El proceso de estimación de las tasas de recaptura se basa en la máxima verosimilitud (Lebreton et al., 1992). Debido a que la carga parasitaria es una covariable que cambia de magnitud a través del tiempo, no es posible saber los valores que toma cuando los individuos no son recapturados (Catchpole et al., 2008). Estimar el efecto de este tipo de covariables que cambian a través del tiempo sobre tasas demográficas representa un reto que ha sido abordado en la última década (Bonner et al., 2010).

Bonner (2013) implementó el método denominado "modelo trinomial" en el programa MARK para analizar los efectos de covariables que varían a través del

tiempo, tal como la carga de ectoparásitos. El modelo trinomial simplemente utiliza la información de aquellas ocasiones en las que los animales fueron recapturados (y que por lo tanto conocemos su carga de ectoparásitos) y omite aquellas en las que no fueron detectados. Este método se implementa en MARK a través de una modificación del modelo de marcaje-recaptura-recuperación de Burnham (1993), que estima la tasa de recaptura (p), la probabilidad de supervivencia (S), la probabilidad de que un individuo muerto sea recuperado (r) y la probabilidad de que un individuo permanezca dentro de la zona de muestreo después de haber sido capturado, también conocida como fidelidad (F). Siguiendo lo recomendado por Argaez *et al.* (2020) y Bonner (2013), fijé $r = 0$ en todos los modelos dado que no recuperamos ningún animal muerto. De igual manera, fijé $F = 1$ ya que las lagartijas adultas son por lo regular filopátricas (*i.e.*, permanecen y/o habitualmente vuelven al área en donde se desarrollaron en una etapa más temprana, Pearce, 2007).

A través de este enfoque trinomial implementado en MARK estimé las tasas de recaptura (p) en función de las siguientes variables explicativas: carga parasitaria (número de ácaros en cada individuo), sexo, temporada climática (lluvias y seca) y temporada reproductiva (no reproductiva, meses de apareamientos y meses de gestación). Consideré efectos aditivos e interactivos de estas variables explicativas y un modelo con solamente el intercepto (modelo nulo).

Debido a que no realizamos ninguna medición de ningún parámetro reproductivo, las temporadas reproductivas fueron determinadas según los ciclos reproductivos reportados anteriormente de la misma población de *S. torquatus* estudiada en esta investigación (Feria Ortiz *et al.*, 2001), de una población en el oriente de Tlaxcala para *S. megalepidurus* (Gonzalez Ruiz, 1991) y de una población ubicada

en Teotihuacán, Edo. de México para *S. grammicus* (Jiménez-Cruz et al., 2005). Como los parámetros medidos en los modelos de marcaje y recaptura (p , entre otros) son estimados a partir de dos registros o muestreos, la temporada climática y reproductiva se determinó según el intervalo entre muestreos corresponda mayoritariamente a una temporada u otra (Fig. 6). La temporada “No reproductiva” de cada lagartija comienza cuando terminan las gestaciones y termina cuando empiezan los apareamientos.

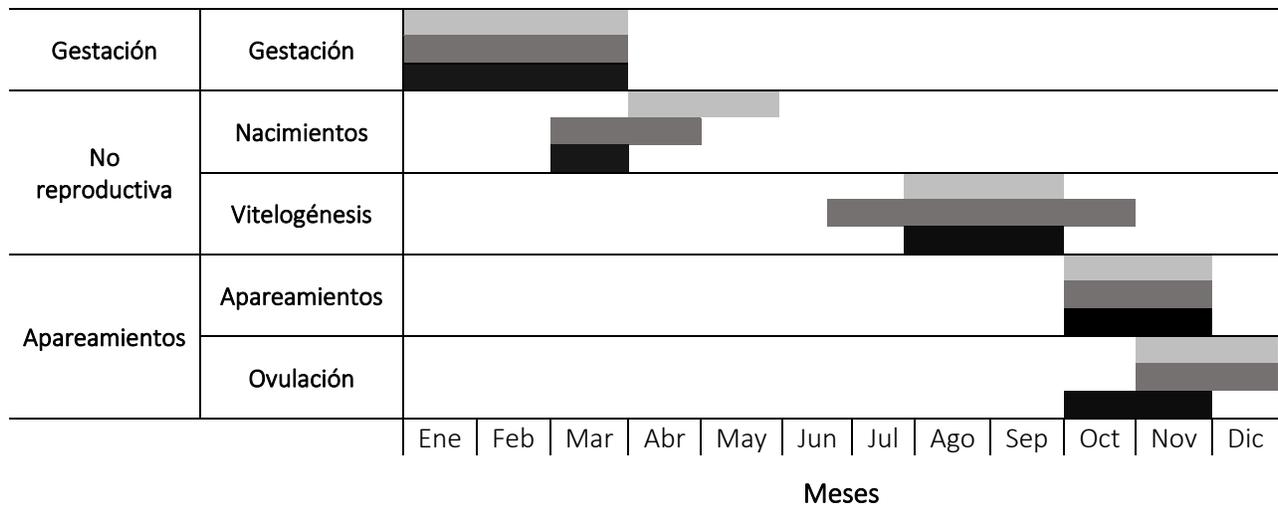


Fig. 6. Duración de las diferentes temporadas reproductivas de las tres especies del género *Sceloporus* según los ciclos reproductivos reportados en la literatura. El color gris claro (■) representa el ciclo reproductivo de *Sceloporus torquatus*, el gris oscuro (■) representa el ciclo reproductivo de *Sceloporus grammicus* y el color negro (■) representa el ciclo reproductivo de *Sceloporus megalepidurus*. Inspirado en el esquema de Vargas-García et al. (2019).

Cabe destacar que antes de modelar las distintas fuentes de variación de p , busqué la mejor parametrización para el factor supervivencia (S). Para tal efecto, primeramente, fijé a p con el mayor número posible de parámetros (sexo \times ácaros \times temporada reproductiva) y probé todas las fuentes de variación, mencionadas en el

párrafo anterior, afectando a S . Una vez que encontré la mejor fuente de variación para S (de acuerdo con el menor valor de AICc) procedí a procesar todos los modelos para p . Este procedimiento es parsimonioso porque reduce notablemente el número total de modelos que pueden ser ajustados dadas las distintas combinaciones de las variables explicativas (Doherty et al., 2012). En total, ajusté 37 modelos por separado para cada especie.

Verifiqué que los coeficientes de regresión resultantes para la tasa de recaptura (p) de cada modelo ajustado en MARK estuvieran adecuadamente estimados, es decir con errores estándar pequeños. De tal forma que los modelos con errores estándar mayores a 0.7 se ajustaron de nuevo usando la herramienta de MARK "alternative optimization", o modificando la función de enlace para ciertos parámetros hasta obtener una estimación más precisa (error estándar < 0.5) de los coeficientes de cada modelo. Escogí estos valores de errores estándar menores a 0.5 como aceptables para modelos bien estimados ya que son un criterio arbitrario consensuado entre la literatura (Daniel, 2009). Los modelos que no se pudieron estimar apropiadamente, fueron eliminados. Finalmente, obtuve 16 modelos para *S. grammicus*, 13 modelos para *S. megalepidurus*, y 15 modelos para *S. torquatus*.

Seleccioné a los mejores modelos según el menor valor del AICc. También en este caso calculé los pesos de Akaike (w) de cada modelo y, con base en ellos, el modelo promedio. Posteriormente, a través de inferencia basada en todos los modelos y en el apoyo relativo de cada modelo (Burnham & Anderson, 2003) se procedió a calcular y comparar el parámetro p (probabilidad de recaptura) según la carga parasitaria de cada individuo.

VI. Resultados

Durante esta investigación se capturaron un total de 1,902 lagartijas entre las tres especies, todas en edad adulta. De *S. grammicus* se capturaron un total de 759 lagartijas: 427 hembras con un mínimo de 40.2 mm LHC y un máximo de 63.6 mm LHC, y 332 machos con un mínimo de 37.9 mm LHC y un máximo de 76.5 mm LHC. De *S. megalepidurus* se capturaron un total de 676 lagartijas: 358 hembras con LHC de 30.7 a 74.4 mm, y 318 machos con LHC de 33 a 58.7 mm. De *S. torquatus* se capturaron un total de 467 lagartijas: 280 hembras con LHC de 44.8 a 109.5 mm, y 187 machos con LHC de 50.9 a 130.5 mm.

VI.1 Efectos del parasitismo sobre el crecimiento corporal

En cada una de las tres especies estudiadas se obtuvieron modelos fuertemente apoyados que indican el efecto de la carga de ectoparásitos sobre la tasa de crecimiento corporal (**Cuadro 1**). Sin embargo, este efecto no fue notable en ninguna especie (**Fig. 7**).

En el caso de *S. grammicus*, obtuvimos cinco modelos altamente apoyados ($\Delta AICc < 2.0$). Dos de ellos incluyen la carga parasitaria: la interacción del sexo con la carga parasitaria ($\Delta AICc = 0$, $w = 0.291$; **Cuadro 1**) y el efecto aditivo del número de ácaros con la temporada climática y el sexo ($\Delta AICc = 1.84$, $w = 0.116$; **Cuadro 1**). Sin embargo, los otros tres modelos con apoyo fuerte no incluyeron el número de ácaros. De hecho, para ningún sexo ni ninguna temporada climática la pendiente del crecimiento en función del número de ácaros difirió de cero, es decir que no existe ningún efecto significativo de estos factores sobre la tasa de crecimiento. A continuación se muestran coeficientes de regresión del modelo promedio denotados por " β " seguidos

de sus intervalos de confianza al 95%: hembras en lluvias $\beta = 0.00009$ (-0.0004 — 0.0006), hembras en secas $\beta = 0.00009$ (-0.0003 — 0.0005) (**Fig. 7a**), machos en lluvias $\beta = -0.0002$ (-0.0008 — 0.0005), y machos en secas $\beta = -0.0002$ (-0.0007 — 0.0003) (**Fig. 7b**).

El único factor que tuvo un efecto evidente sobre las tasas de crecimiento de *S. grammicus* fue el sexo porque aparece en los cinco modelos con apoyo fuerte (**Cuadro 1**). Independientemente del número de ácaros y de la temporada climática, los machos tienen tasas de crecimiento que en promedio son dos veces más rápidas que las de las hembras. Esta diferencia se observa claramente en que, tanto en lluvias como en secas, el valor del intercepto de la TC en función de la carga de ectoparásitos para los machos (**Fig. 7b**) es dos veces más alto que el intercepto para las hembras (**Fig. 7a**).

En *S. megalepidurus* encontré un patrón similar. Obtuve dos modelos altamente apoyados ($\Delta AICc < 2.0$). Uno de estos modelos incluyó la carga parasitaria y su efecto aditivo con el sexo ($\Delta AICc = 0$, $w = 0.377$; **Cuadro 1**). Sin embargo, el otro modelo con apoyo fuerte no incluyó al número de ácaros, lo que indica que también en esta especie hay incertidumbre acerca del posible efecto parasitario sobre las tasas de crecimiento. De hecho, para ningún sexo ni ninguna temporada climática la pendiente del modelo promedio que representa el efecto del número de ácaros sobre las tasas de crecimiento (TCIT) difirió de cero: hembras en lluvias $\beta = -0.0002$ (-0.0006 — 0.0002), hembras en secas $\beta = -0.0002$ (-0.0005 — 0.0001) (**Fig. 7c**), machos en lluvias $\beta = -0.0001$ (-0.0005 — 0.0002), y machos en secas $\beta = -0.0002$ (-0.0005 — 0.0002) (**Fig. 7d**).

Al igual que en *S. grammicus*, el único factor que tuvo un efecto evidente sobre las tasas de crecimiento de *S. megalepidurus* fue el sexo porque aparece en los dos modelos con apoyo fuerte (**Cuadro 1**). También en *S. megalepidurus* las tasas de crecimiento de los machos fueron en promedio más rápidas que las de las hembras, inde-

pendientemente del número de ácaros y de la temporada climática. Esta diferencia entre sexos se observa en que en ambas temporadas el valor del intercepto para los machos (**Fig. 7d**) es mayor que el intercepto para las hembras (**Fig. 7c**).

En el caso de *S. torquatus*, obtuve seis modelos altamente apoyados ($\Delta AICc < 2.0$). Únicamente uno de ellos incluyó la carga parasitaria ($\Delta AICc = 1.9$, $w = 0.087$; **Cuadro 1**). Sin embargo, el modelo nulo fue el más apoyado ($\Delta AICc = 0$, $w = 0.225$) y, por lo tanto, incluir cualquiera de las otras variables no mejoró sustancialmente el ajuste con respecto al modelo nulo. Este resultado indica claramente que no hay efectos evidentes ni de la carga de ectoparásitos, ni del sexo, ni de la temporada climática sobre las tasas de crecimiento de *S. torquatus*. Al igual que en las otras dos especies, para ningún sexo ni ninguna temporada climática la pendiente del efecto de los ácaros sobre el crecimiento (TCIT) fue distinta de cero: hembras en lluvias $\beta = -0.00001$ (-0.0001 — 0.00009), hembras en secas $\beta = -0.000007$ (-0.0001 — 0.00008) (**Fig. 7e**), machos en lluvias $\beta = -0.00001$ (-0.00009 — 0.00007), y machos en secas $\beta = -0.00001$ (-0.00009 — 0.00007) (**Fig. 7f**).

Cuadro 1. Selección de modelos para las tasas de crecimiento corporal de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus*. Se muestran los valores de AICc, Δ AICc, peso de Akaike (w) y el número de parámetros (k ; intercepto, coeficientes de regresión y varianza) para cada modelo.

Modelo	AICc	Δ AICc	w	k
<i>Sceloporus grammicus</i>				
Número de ácaros × Sexo	-327.09	0	0.291	5
Temporada climática + Sexo	-326.45	0.64	0.211	4
Temporada climática × Sexo	-325.71	1.38	0.146	5
Sexo	-325.69	1.4	0.144	3
Número de ácaros + Temporada climática + Sexo	-325.25	1.84	0.116	5
Número de ácaros + Sexo	-323.46	3.63	0.048	4
Número de ácaros × Temporada climática × Sexo	-322.94	4.15	0.037	9
Temporada climática	-317.99	9.1	0.003	3
Número de ácaros + Temporada climática	-316.89	10.2	0.002	4
Modelo nulo	-316.27	10.82	0.001	2
Número de ácaros × Temporada climática	-314.63	12.46	0.001	5
Número de ácaros	-314.15	12.94	<0.001	3
<i>Sceloporus megalapidurus</i>				
Número de ácaros + Sexo	-345.07	0	0.377	4
Temporada climática + Sexo	-343.3	1.77	0.155	4
Número de ácaros × Sexo	-343.07	2	0.139	5
Número de ácaros + Temporada climática + Sexo	-343.04	2.03	0.137	5
Temporada climática × Sexo	-342.03	3.04	0.082	5
Sexo	-341.98	3.09	0.08	3
Número de ácaros × Temporada climática × Sexo	-339.07	6	0.019	9
Modelo nulo	-335.87	9.2	0.004	2
Temporada climática	-334.98	10.08	0.002	3
Número de ácaros × Temporada climática	-334.11	10.96	0.001	5
Número de ácaros	-333.86	11.21	0.001	3
Número de ácaros + Temporada climática	-332.92	12.15	0.001	4
<i>Sceloporus torquatus</i>				
Modelo nulo	-219.57	0	0.225	2
Temporada climática	-219.22	0.36	0.188	3
Temporada climática × Sexo	-218.18	1.39	0.112	5
Sexo	-218.18	1.4	0.112	3
Temporada climática + Sexo	-217.91	1.67	0.098	4
Número de ácaros	-217.67	1.9	0.087	3
Número de ácaros + Temporada climática	-217.02	2.55	0.062	4
Número de ácaros + Sexo	-216.21	3.36	0.042	4
Número de ácaros + Temporada climática + Sexo	-215.63	3.94	0.031	5
Número de ácaros × Temporada climática	-215.15	4.42	0.025	5
Número de ácaros × Sexo	-214.02	5.55	0.014	5
Número de ácaros × Temporada climática × Sexo	-211.68	7.89	0.004	9

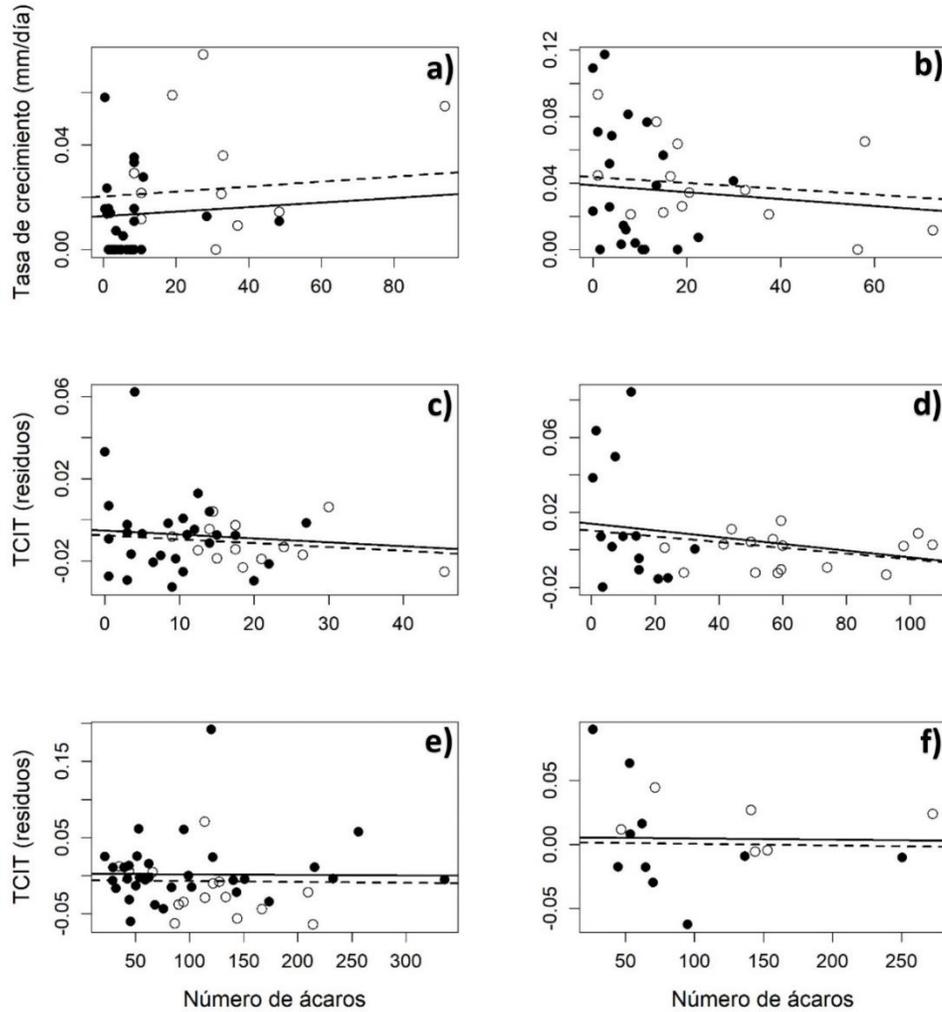


Fig. 7. Gráficas de dispersión del efecto del número de ácaros sobre las tasas de crecimiento corporal en mm/día (para *Sceloporus grammicus*) o sobre las tasas de crecimiento independientes de la talla (TCIT, para *S. megalepidurus* y *S. torquatus*) en **a)** hembras de *Sceloporus grammicus*, **b)** machos de *Sceloporus grammicus*, **c)** hembras de *Sceloporus megalepidurus*, **d)** machos de *Sceloporus megalepidurus*, **e)** hembras de *Sceloporus torquatus* y **f)** machos de *Sceloporus torquatus*. Los círculos abiertos (○) y las líneas punteadas (---) corresponden a la temporada climática de lluvias. Los círculos rellenos (●) y las líneas continuas (—) corresponden a la temporada climática de secas.

VI.2 Efecto del parasitismo sobre la actividad

En cada una de las tres especies estudiadas se obtuvieron modelos fuertemente apoyados que indican el efecto de la carga de ectoparásitos sobre la tasa de recaptura (p) (**Cuadro 2**). En el caso de *S. grammicus*, el modelo que mejor ajustó para la supervivencia (S) indica que este parámetro varía en función de la temporada climática (**Apéndice C**). Una vez fijado este efecto (S [temporada climática]), obtuvimos 2 modelos altamente apoyados ($\Delta AICc < 2.0$) para la tasa de recaptura (p). Uno de estos dos modelos incluye a la carga parasitaria y su interacción con el sexo y la temporada reproductiva (**Cuadro 2**). El otro modelo altamente apoyado para p fue el efecto aditivo del sexo y la temporada reproductiva. Por lo tanto, incluir el efecto de los ectoparásitos en el primer modelo no mejoró sustancialmente el ajuste con respecto al segundo modelo que no incluye a los ectoparásitos (ambos modelos explican igual de bien el comportamiento de los datos). Por lo tanto, el efecto de los ectoparásitos sobre p no es tan evidente en esta especie (**Fig. 8**). Solamente en las hembras durante la temporada de apareamientos, la tasa de recaptura aumenta ligeramente conforme aumenta la carga parasitaria (**Fig. 8b**).

Cuadro 2. Selección de modelos para las tasas de supervivencia y de recaptura de tres especies de lagartijas del género *Sceloporus*. Se muestran los valores de AICc, Δ AICc, peso de Akaike (w) y el número de parámetros (k ; intercepto, coeficientes de regresión y varianza) para cada modelo. Resaltados en "negritas" se muestran los modelos seleccionados según su Δ AICc (> 2.0).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	k
<i>Sceloporus grammicus</i>				
S(temporada climática) p(sexo \times número de ácaros \times temporada reproductiva)	790.88	0	0.577	14
S(temporada climática) p(sexo + temporada reproductiva)	792.11	1.22	0.312	6
S(temporada climática) p (sexo \times temporada reproductiva)	795.21	4.33	0.066	8
S(temporada climática) p (sexo \times número de ácaros)	797.37	6.49	0.022	6
S(temporada climática) p (número de ácaros + temporada climática)	798.7	7.82	0.011	5
S(temporada climática) p (número de ácaros \times temporada climática)	800.64	9.76	0.004	6
S(temporada climática) p (número de ácaros + temporada reproductiva)	802.8	11.92	0.001	6
S(temporada climática) p (número de ácaros)	803.3	12.42	0.001	4
S(temporada climática) p (sexo + número de ácaros)	803.69	12.81	< 0.001	5
S(temporada climática) p (modelo nulo)	804.4	13.55	< 0.001	3
S(temporada climática) p (número de ácaros \times temporada reproductiva)	804.91	14.03	< 0.001	8
S(temporada climática) p (sexo)	805.19	14.3	< 0.001	4
S(temporada climática) p (sexo + temporada climática)	805.83	14.95	< 0.001	5
S(temporada climática) p (temporada climática)	806.46	15.57	< 0.001	4
S(temporada climática) p (sexo \times temporada climática)	807.86	16.97	< 0.001	6
S(temporada climática) p (temporada reproductiva)	808.28	17.4	< 0.001	5
<i>Sceloporus megalepidurus</i>				
S(modelo nulo) p(sexo \times número de ácaros \times temporada reproductiva)	549.86	0	0.253	13
S(modelo nulo) p(sexo \times número de ácaros)	550.03	0.17	0.233	5
S(modelo nulo) p(temporada reproductiva)	550.6	0.74	0.175	4
S(modelo nulo) p(número de ácaros \times temporada reproductiva)	551.58	1.72	0.107	7
S(modelo nulo) p (modelo nulo)	552.32	2.46	0.074	2

Modelo	AICc	Δ AICc	w	k
S(modelo nulo) p (sexo + temporada climática)	554.04	4.18	0.031	4
S(modelo nulo) p (número de ácaros)	554.08	4.22	0.031	3
S(modelo nulo) p (temporada climática)	554.2	4.33	0.029	3
S(modelo nulo) p (sexo)	554.21	4.35	0.029	3
S(modelo nulo) p (sexo × temporada reproductiva)	555.66	5.79	0.014	7
S(modelo nulo) p (sexo × temporada climática)	556.07	6.2	0.011	5
S(modelo nulo) p (sexo × número de ácaros × temporada climática)	557.2	7.34	0.006	9
S(modelo nulo) p (número de ácaros × temporada climática)	557.38	7.51	0.006	5
<i>Sceloporus torquatus</i>				
S(sexo + temporada climática) p(sexo + número de ácaros + temporada reproductiva)	509.12	0	0.485	8
S(sexo + temporada climática) p (sexo × número de ácaros × temporada reproductiva)	511.19	2.07	0.172	15
S(sexo + temporada climática) p (sexo + temporada reproductiva)	511.32	2.2	0.161	7
S(sexo + temporada climática) p (número de ácaros + temporada reproductiva)	512.47	3.35	0.091	7
S(sexo + temporada climática) p (sexo × temporada reproductiva)	513.33	4.21	0.059	9
S(sexo + temporada climática) p (número de ácaros × temporada climática)	515.64	6.52	0.019	7
S(sexo + temporada climática) p (número de ácaros + temporada climática)	517.93	8.82	0.006	6
S(sexo + temporada climática) p (sexo + número de ácaros + temporada climática)	519.38	10.26	0.003	7
S(sexo + temporada climática) p (número de ácaros)	519.68	10.56	0.002	5
S(sexo + temporada climática) p (sexo + número de ácaros)	521.67	12.55	0.001	6
S(sexo + temporada climática) p (temporada climática)	524.32	15.2	< 0.001	5
S(sexo + temporada climática) p (sexo)	524.32	15.2	< 0.001	5
S(sexo + temporada climática) p (sexo × número de ácaros × temporada climática)	524.75	15.64	< 0.001	11
S(sexo + temporada climática) p (sexo + temporada climática)	526.35	17.24	< 0.001	6
S(sexo + temporada climática) p (sexo × temporada climática)	528.39	19.28	< 0.001	7

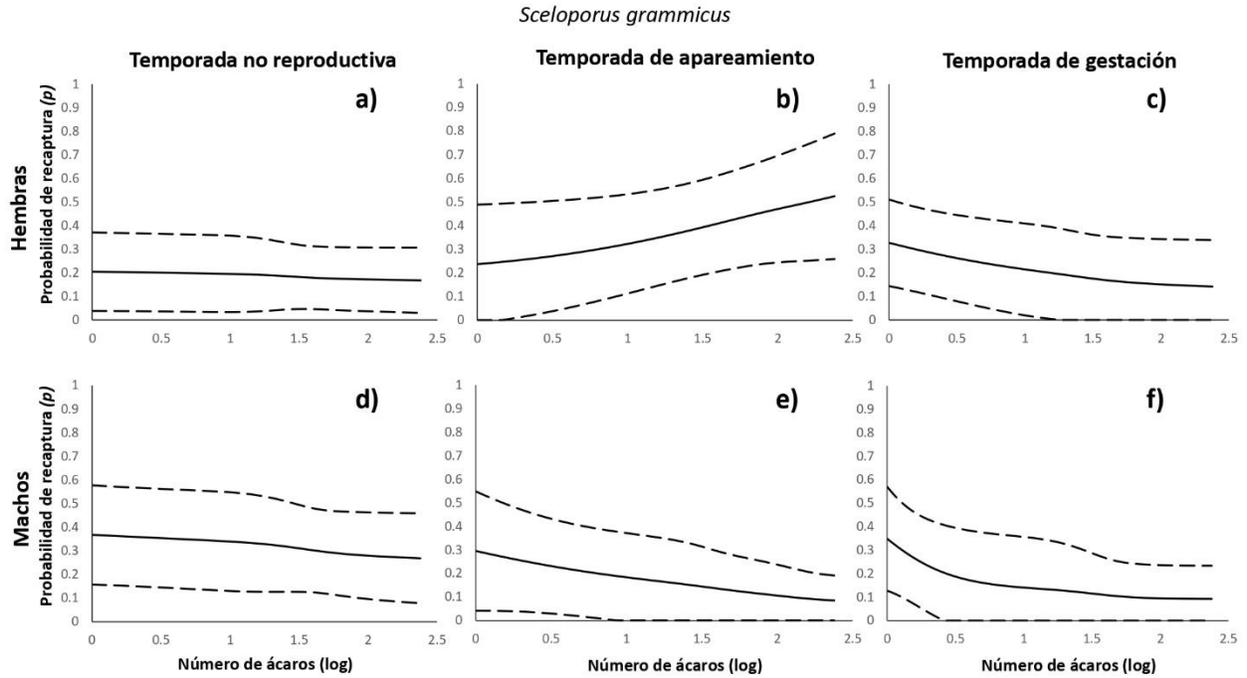


Fig. 8. Gráficas del efecto de los ectoparásitos (número de ácaros) sobre la actividad (tasa de recaptura, p) de lagartijas *Sceloporus grammicus*. **a)** Hembras en temporada no reproductiva, **b)** hembras en temporada de apareamientos, **c)** hembras en temporada de gestación, **d)** machos en temporada no reproductiva, **e)** machos en temporada de apareamientos y **f)** machos durante la temporada donde las hembras están gestantes. Las líneas continuas representan la pendiente de regresión de cada modelo y las líneas discontinuas representan ± 1 error estándar.

En el caso de *S. megalepidurus*, el modelo que mejor ajustó para la supervivencia (S), fue el modelo nulo (**Apéndice C**). Una vez fijado este modelo S (modelo nulo), obtuvimos 4 modelos altamente apoyados ($\Delta AICc < 2.0$) para la tasa de recaptura (p). Tres de estos modelos incluyeron a la carga parasitaria: la interacción del número de ácaros con el sexo y la temporada reproductiva, la interacción del número de ácaros con el sexo, y la interacción del número de ácaros con la temporada reproductiva

(Cuadro 2). Sin embargo, el otro modelo altamente apoyado para p no incluyó al número de ácaros, sino solamente a la temporada reproductiva. De acuerdo con las pendientes derivadas del modelo promedio (Fig. 9), el efecto de los ácaros sobre p solamente fue evidente en las hembras durante la temporada no reproductiva, en las que el efecto fue negativo (Fig. 9a), y en los machos durante las temporadas no reproductiva (Fig. 9d) y de gestación (Fig. 9f). En estos últimos dos casos el efecto de los ácaros sobre la tasa de recaptura fue positivo.

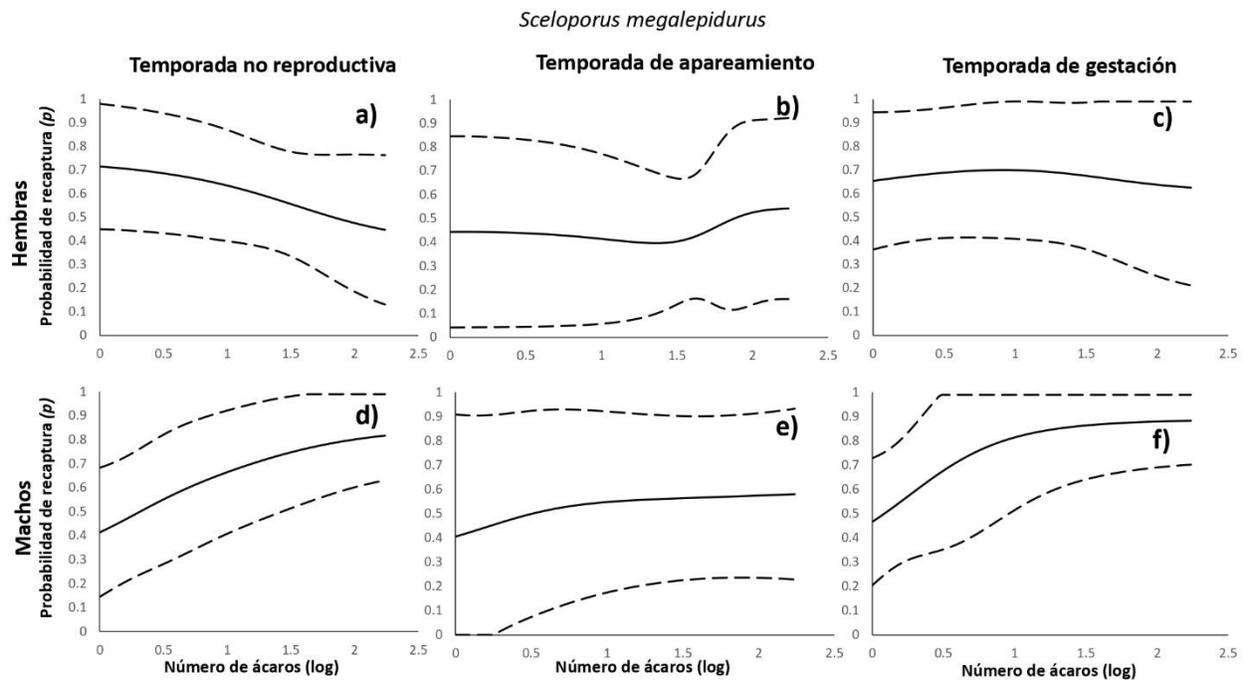


Fig. 9. Gráficas del efecto de los ectoparásitos (número de ácaros) sobre la actividad (tasa de recaptura, p) de lagartijas *Sceloporus megalepidurus*. **a)** Hembras en temporada no reproductiva, **b)** hembras en temporada de apareamientos, **c)** hembras en temporada de gestación, **d)** machos en temporada no reproductiva, **e)** machos en temporada de apareamientos y **f)** machos durante la temporada donde las hembras están gestantes. Las líneas continuas representan la pendiente de regresión de cada modelo y las líneas discontinuas representan ± 1 error estándar.

En el caso de *S. torquatus*, el modelo para la supervivencia (S) que mejor se ajustó a los datos incluyó el efecto aditivo del sexo y la temporada climática (**Apéndice C**). Una vez fijado el modelo $S(\text{sexo} + \text{temporada climática})$, obtuvimos un solo modelo altamente apoyado ($\Delta\text{AICc} < 2.0$) para la tasa de recaptura (p) de esta especie. Este modelo incluyó el efecto aditivo del número de ácaros, el sexo y la temporada reproductiva (**Cuadro 2**). El modelo promedio indica variación evidente de la tasa de recaptura (p) de *S. torquatus* en función de estas tres variables (**Fig. 10**). El efecto de la carga parasitaria en ambos sexos y para todas las temporadas reproductivas fue positivo, con ligeras diferencias entre sexos y temporadas en los valores de las pendientes.

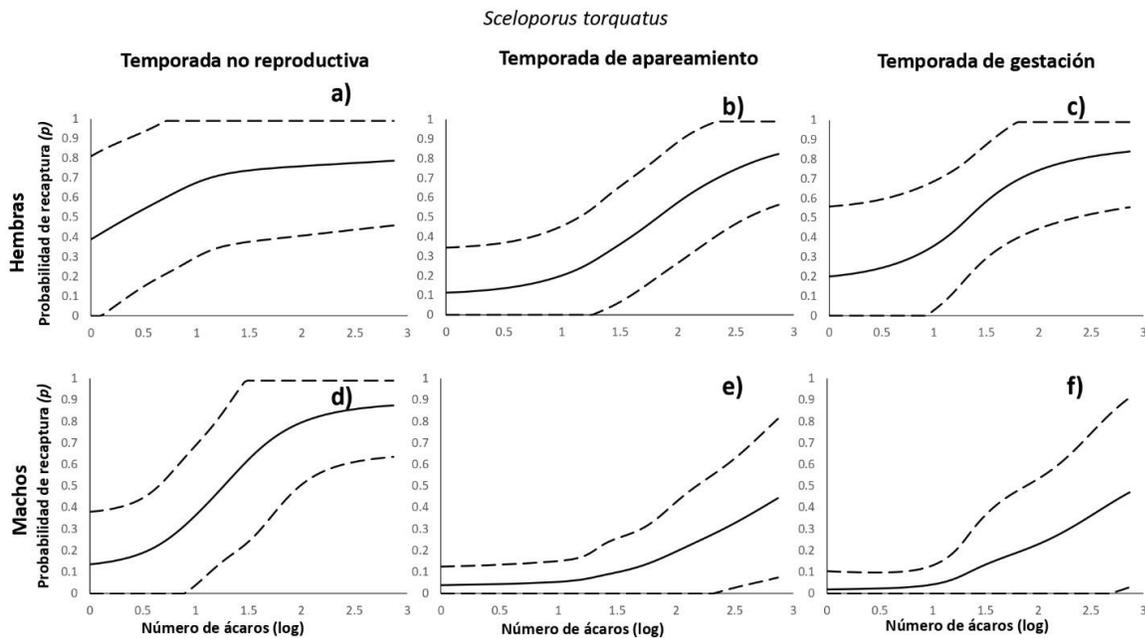


Fig. 10. Gráficas del efecto de los ectoparásitos (número de ácaros) sobre la actividad (tasa de recaptura, p) de lagartijas *Sceloporus torquatus*. **a)** Hembras en temporada no reproductiva, **b)** hembras en temporada de apareamientos, **c)** hembras en temporada de gestación, **d)** machos en temporada no reproductiva, **e)** machos en temporada de apareamientos y **f)** machos durante la temporada donde las hembras están gestantes. Las líneas continuas representan la pendiente de regresión de cada modelo y las líneas discontinuas representan ± 1 error estándar.

VII. Discusión

Esta investigación arrojó resultados que no apoyan la hipótesis, en el sentido de que los ácaros tienen efectos en el crecimiento o actividad de las lagartijas. Las estimaciones de las tasas de crecimiento indican que no existe ningún efecto de la carga de ectoparásitos sobre el desarrollo corporal de ninguna de las tres especies estudiadas. En contraste, las estimaciones de las tasas de recaptura reflejan efectos de los ectoparásitos sobre la actividad de estas lagartijas, aunque la magnitud y dirección de estos efectos difirieron entre especies. De hecho, detectamos una compleja interacción entre la carga de ectoparásitos, el sexo y la temporada reproductiva afectando la actividad de dos de las tres especies de lagartijas (*S. megalepidurus* y *S. torquatus*). En la otra especie (*S. grammicus*) solamente observamos un ligero efecto positivo de los ácaros sobre la actividad de las hembras exclusivamente en la temporada de apareamientos. Es muy importante resaltar que el efecto de la carga de ectoparásitos sobre casi todos los estimados de las tasas de recaptura para las tres especies fue positivo. Es decir, la actividad de las lagartijas parece aumentar en los individuos con más ácaros. Este patrón es contrario a la hipótesis de que los patógenos generan un síndrome de enfermedad y, por lo tanto, reducen la actividad de los hospederos.

VII.1 Crecimiento corporal

En ninguna de las tres especies estudiadas encontré un efecto notable de la carga de ectoparásitos sobre la tasa de crecimiento corporal. Esto es opuesto a lo que se ha observado en otras especies animales, en las que los parásitos reducen la capacidad de los hospederos de ganar peso y masa. Por ejemplo, el vencejo *Apus*

melba experimenta una disminución significativa de la tasa de crecimiento corporal cuando los individuos se encuentran parasitados por moscas *Crataerina melbae* que se alimentan de la sangre de sus hospederos (Bize et al., 2004). También en pichones del ave *Mimus saturninus* se ha observado que las moscas parásitas de sus nidos repercuten negativamente en el desarrollo temprano de los individuos que crecen en ellos, a niveles que llegan incluso a provocar su muerte a los 3 o 4 días (Rabuffetti & Reboreda, 2007). Otro caso es la disminución en la tasa de crecimiento de ardillas *Tamias striatus* infectadas por larvas de moscas *Cuterebra emasculator*, donde el desarrollo puede ser hasta 3.5 veces más lento en individuos parasitados (Careau et al., 2010, 2012). De hecho, en lagartijas de la especie *Sceloporus virgatus*, Cox y John-Alder (2007) encontraron que existe una asociación negativa entre la carga de ectoparásitos y la tasa de crecimiento, lo cual es claramente opuesto a lo que observé en otras especies del mismo género. Sin embargo, estos autores se enfocaron en machos juveniles, mientras que en este trabajo sólo consideré organismos adultos. La relación filial de *S. virgatus* con las tres especies de este estudio, hace pensar que los juveniles de estas últimas pudieran ser afectadas por los ácaros. Sin embargo, los tamaños muestrales de éstas tres poblaciones fueron suficientemente grandes como para detectar la susceptibilidad de algún porcentaje menor (e.g., datos aislados no significativos) en adultos. Por lo tanto, es posible que los ácaros que parasitan a mis especies de estudio sí reduzcan la tasa de crecimiento, pero solamente en los juveniles. Ciertamente esta fase del ciclo de vida de muchos reptiles se caracteriza por presentar una alta inversión en el aumento de longitud y masa (Haenel & John-Alder, 2002), sin embargo, es necesario realizar más estudios para corroborar la posibilidad de que los recién nacidos y juveniles tal vez sean más susceptibles a los efectos negativos de los parásitos.

Aunque los mecanismos a través de los cuales los parásitos afectan al crecimiento corporal de los huéspedes son aún poco claros, posiblemente la reducción observada del crecimiento se deba a que los parásitos extraen cantidades considerables de nutrientes, o a que es muy costosa la respuesta inmune y entonces hay una disyuntiva ("trade-off") entre crecer y defenderse de patógenos. Mis resultados parecen indicar que ninguno de estos dos procesos suceden en mis especies de interés, y/o que los ácaros de las familias Argasidae, Pterygosomatidae y Trombiculidae que hospedan a mis especies de estudio (Guzmán-Cornejo et al., 2018) no generan una respuesta inmune en los hospederos, quizá por su inmunidad innata.

En *Sceloporus grammicus* y *S. megalepidurus* encontré que el único factor que se relacionó estadísticamente con la tasa de crecimiento fue el sexo. Particularmente, en ambas especies la velocidad de crecimiento es mayor en machos que en hembras. Sin embargo, esto es un aspecto dimórfico del desarrollo de muchas especies de lagartijas. Por ejemplo, esta diferencia entre sexos ya ha sido reportada anteriormente en otra población de *Sceloporus grammicus* (Lemos-Espinal & Ballinger, 1995b), así como en otras especies de lagartijas como *Sceloporus jarrovi* (Cox et al., 2008), *Liolaemus lutzae* (Duarte Rocha, 1995), *Anolis sagrei* (Cox et al., 2009), y *Tropidurus itambere* (Van Sluys, 1998), entre otras especies en las que los machos también crecen más rápido que las hembras. Aparentemente, en muchos animales con dimorfismo sexual en los que los machos son más grandes que las hembras, hay una fuerte presión de selección por alcanzar esas tallas grandes lo más rápido posible para poder competir con otros machos por acceso a las hembras y a los territorios (e.g., anfibios: Shine, 1979; aves: Amadon, 1959; Downhower, 1976; primates: Crook, 2017; Fleagle et al., 1980). Además, usualmente los machos de lagartijas crecen más rápido que las hembras desde los estadios juveniles (Cox et al., 2006; Haenel & John-

Alder, 2002). En la gran mayoría de las especies del género *Sceloporus*, los machos son territoriales, poligínicos y de mayor tamaño que las hembras (Jiménez-Arcos et al., 2017).

Notablemente, a pesar de que hay un marcado dimorfismo sexual también en *S. torquatus*, con lo machos más grandes que las hembras, no detecté diferencias entre sexos en la velocidad de crecimiento. Esto puede deberse a dos causas. En primer lugar, los machos pueden crecer a la misma velocidad que las hembras, pero durante más tiempo; es decir que las hembras alcanzan su talla asintótica antes que los machos. En segundo lugar, los machos pueden crecer sustancialmente más rápido que las hembras, pero solamente durante su estadio juvenil como sucede en machos juveniles de *S. virgatus* (Cox & John-Alder, 2007).

VII.2 Actividad

En este estudio busqué estimar los efectos que la carga de ectoparásitos impone sobre la actividad de las tres especies de lagartijas. Estudios anteriores demuestran que el parasitismo no sólo desencadena una serie de procesos fisiológicos por la respuesta inmune (inflamación, hipersensibilidad, anafilaxia, alergia, entre otros), sino que también genera respuestas conductuales en los hospederos (Dantzer & Kelley, 2007; Kent et al., 1992) como el síndrome de enfermedad ("sickness behavior").

A pesar de la amplia variedad de trabajos que estudian este síndrome, ninguna investigación ha abordado el tema a través de las estimaciones de la tasa de recaptura de los individuos parasitados. En mi investigación decidí usar estimaciones de la tasa de recaptura como un indicador cuantitativo del nivel de actividad locomotora de las lagartijas, ya que los individuos más activos usualmente se

encuentran fuera de sus refugios desempeñando sus actividades comunes de forrajeo, cortejo, termorregulación o de territorialidad, lo cual los vuelve más visibles y, por lo tanto, tienden a ser recapturados con mayor frecuencia (González-Tokman et al., 2012). Inversamente, los individuos con una actividad menor (presumiblemente enfermos) se encuentran limitados a realizar las actividades mínimas necesarias para sobrevivir y permanecerán más tiempo dentro de sus refugios, convirtiéndose en objetivos más difíciles de detectar y, por lo tanto, de recapturar. Bajo esta lógica es que definí mis hipótesis: en las que los hospederos con mayor carga de ectoparásitos desarrollarán un síndrome de enfermedad que disminuye su actividad, generando una menor probabilidad de ser recapturado, y viceversa. Sin embargo, con la única excepción de las hembras de *S. megalapidurus* en temporada no reproductiva (**Fig. 9a**), mis resultados no apoyan esta hipótesis. En algunos casos (*i.e.* en algunas de las combinaciones de especie, sexo y temporada) encontré una relación estadística notable de los ácaros sobre la actividad, pero esta asociación fue positiva en la mayoría de estos casos. Es decir, los individuos con mayor carga de ectoparásitos tuvieron valores más altos de la tasa de recaptura y, por lo tanto, un mayor nivel de actividad. En otros casos, no detecté ninguna relación entre la tasa de recaptura y el número de ácaros. Por lo tanto, en general, estos patrones indican la ausencia de un efecto de la carga de ectoparásitos sobre la actividad de mis tres especies focales.

No obstante, mis resultados no descartan por completo la posibilidad de que los individuos más parasitados desarrollen un síndrome de enfermedad. La disminución de la actividad es únicamente uno de los mecanismos que pueden surgir en un organismo con síndrome de enfermedad (Ashley & Wingfield, 2012; Hart, 1988; Shattuck & Muehlenbein, 2015). Es probable que los ácaros parásitos de mis tres especies de lagartijas estudiadas sí produzcan un síndrome de enfermedad en ellas, generando

otras alteraciones conductuales distintas a la disminución de la actividad. Por ejemplo, en reptiles parasitados es muy común la alteración de los patrones de termorregulación, aumentando su exposición a la luz solar para incrementar la temperatura corporal, por ejemplo en las lagartijas *Dipsosaurus dorsalis* (Vaughn et al., 1974) y *Callopiastes maculatus* (Cabanac & Gosselin, 1993), en las serpientes *Pituophis melanoleucus* y *Arizona elegans* (Burns et al., 1996) y en las tortugas *Terrapene carolina* y *Chrysemys picta* (Monagas & Gatten Jr, 1983). Esta fiebre conductual se ha interpretado como un mecanismo que ayuda a montar una respuesta inmune eficiente (Hart, 2010). También es posible que el síndrome de enfermedad se manifieste en la disminución del apetito o anorexia de estas lagartijas, como se observó en el ratón doméstico cuando se encuentra parasitado por *Listeria monocytogenes* (Murray & Murray, 1979). Otro ejemplo es la presencia de anorexia acompañada por fiebre en patos *Anas platyrhynchos* inyectados con lipopolisacáridos de *Escherichia coli* (Marais et al., 2013). Cabe aclarar que descartar la disminución de la actividad en organismos parasitados no implica descartar la presencia de un síndrome de enfermedad, por lo tanto, es importante examinar estas otras posibles conductas de enfermedad en lagartijas parasitadas por ácaros ya que estos cambios conductuales son hipótesis que deben ser probadas a futuro.

En las tres especies de lagartijas encontré efectos positivos de la carga de ectoparásitos sobre la actividad de sus hospederos. Esto es un resultado que claramente contradice mi hipótesis y puede deberse a una asociación con causalidad inversa: las lagartijas con niveles más altos de actividad pasan más tiempo fuera de los refugios patrullando territorios más grandes, forrajeando o interactuando intensamente con otros conespecíficos, lo cual hace más probable que contraigan una mayor cantidad de ácaros (Argaez et al., 2020). De hecho, es también probable

que estos individuos con altas tasas de actividad que contraen más ectoparásitos sean también individuos con buen estado de salud debido a que en *S. torquatus* Argaez *et al.* (2020) mostraron una relación positiva entre el número de ácaros por individuo y la probabilidad de supervivencia. En otras palabras, lagartijas sanas, que tienen mayores probabilidades de sobrevivir, son más activas y, por lo tanto, adquieren más ácaros. Este patrón en el que se observan las mayores cargas parasitarias sobre los individuos que aparentemente se mueven más ya ha sido reportado con anterioridad en lagartijas (*e.g.*, *Sceloporus jarrovi*: Fuxjager *et al.*, 2011; *Lacerta agilis*: Olsson *et al.*, 2000) y en primates (Nunn & Tae-Won Dokey, 2006).

Debo destacar que encontré diferencias entre especies en la asociación entre actividad y carga de ectoparásitos. En *S. grammicus*, de entre los dos sexos y las tres temporadas reproductivas que incluimos en el análisis, la asociación positiva entre la carga de ectoparásitos y la actividad sólo sucedió en las hembras durante la temporada de apareamientos. Una explicación tentativa es que las hembras incrementan su movilidad en estos meses porque son constantemente persuadidas por los machos y, en consecuencia, al moverse más contraen más ácaros. Estudios anteriores ya han reportado que en la temporada de apareamientos, los machos de algunas especies de lagartijas persiguen intensamente a las hembras (*e.g.*, *Lacerta vivipara*: Bauwens & Verheyen, 1985; Le Galliard *et al.*, 2005; *Platysaurus broadleyi*: Schutz *et al.*, 2007). En *S. megalepidurus*, el efecto positivo de la carga de ectoparásitos sobre la actividad únicamente fue evidente en los machos durante las temporadas que categorizamos como no reproductiva y de gestación. Este resultado es contrario a lo que esperaba, ya que los machos tienden a tener mayores niveles de actividad y a desplazarse más en la temporada de apareamientos. Esta variación temporal en la asociación positiva entre carga de ectoparásitos y actividad requiere

de una investigación más profunda de los patrones conductuales de los machos a lo largo del año.

A diferencia de las otras dos especies, para *S. torquatus* en ambos sexos y en las tres temporadas reproductivas obtuve el mismo resultado: un efecto positivo de la carga de ectoparásitos sobre la tasa de actividad. Esto quiere decir que las lagartijas que son más activas y se mueven más, independientemente de su sexo o de la temporada reproductiva en la que se encuentren, adquieren un mayor número de ectoparásitos. Aunque este patrón positivo entre la actividad y el número de ácaros también lo detecté en algunas combinaciones de sexo y temporada de las otras dos especies, la generalidad para machos y hembras en las tres temporadas en *S. torquatus* indica una mayor probabilidad de adquirir ácaros en comparación con *S. grammicus* y *S. megalepidurus*. Aguilar Hernández (2019) reportó diferencias entre estas mismas tres especies de hospederos en la abundancia, intensidad y prevalencia de los mismos ácaros exactamente en las mismas poblaciones con las que trabajé en esta investigación. Además de que la prevalencia para *S. torquatus* es del 100% (i.e. todos los individuos a lo largo de todo el año tienen al menos un ácaro), la intensidad promedio de estos ácaros (i.e. número de ácaros por hospedero) en la población de *S. torquatus* alcanza un máximo de más de 160 ácaros por lagartija, mientras que la intensidad promedio en la población de *S. grammicus* tuvo un máximo de alrededor de 30 ácaros por individuo y en la población de *S. megalepidurus* el máximo fue de poco más de 60 ácaros por lagartija (Aguilar Hernández, 2019). Dado que en la población de *S. torquatus* los ectoparásitos son más abundantes, entonces la probabilidad de que las lagartijas de esta población más activas sean más parasitadas es claramente mayor que en las otras dos especies.

Finalmente, el único efecto inverso de la carga de ectoparásitos sobre la tasa de actividad que detecté fue en las hembras de *S. megalepidurus* durante la temporada no reproductiva. Esta tendencia negativa es el único resultado que apoya la hipótesis que sugiere un síndrome de enfermedad reflejado en menor actividad de los organismos con más patógenos (Ashley & Wingfield, 2012; Hart, 1988). Dicho de otra manera, mis resultados demuestran que el único posible efecto negativo de la carga de ectoparásitos sobre la actividad de los hospederos sucede únicamente en las lagartijas hembras de *S. megalepidurus* y durante la temporada no reproductiva. En esta temporada, las hembras se encuentran en recuperación de la gestación tardía y de los partos, los cuales implican importantes costos energéticos (Angilletta & Sears, 2000; Demarco & Guillette, 1992; Zúñiga-Vega, 2011), sobre todo para esta especie vivípara y que es la de menor tamaño de las tres que examiné en esta investigación, ya que el gasto energético de los partos puede tardar más tiempo en recuperarse en esta especie en comparación con las otras dos especies estudiadas.. Además, en esta población de lagartijas durante la temporada no reproductiva (principalmente los meses entre abril y julio) la abundancia de ácaros alcanza sus niveles más altos (Aguilar Hernández, 2019). Por lo tanto, durante estos meses no reproductivos, las hembras de *S. megalepidurus* pueden tener un bajo nivel de salud y una pobre condición corporal después de los partos debido a que se ven obligadas a sufrir una disyuntiva ("trade-off") entre la recuperación de los recientes eventos reproductivos y la eficiencia en la respuesta inmune ante la abundante presencia de ácaros. Se han observado disyuntivas similares donde los gastos energéticos del parto y, consecuentemente, de la recuperación postparto de las hembras reducen significativamente su desempeño a niveles de disminuir su supervivencia (Zúñiga-Vega, 2011). Al estar inmunocomprometidas, las lagartijas hembras podrían desarrollar un

síndrome de enfermedad que disminuya su actividad, reservando la mayor cantidad de energía para minimizar el impacto de esta disyuntiva y mantener al margen a los ectoparásitos durante su recuperación. Sin embargo, esta relación estadística negativa entre la actividad de las hembras en temporada no reproductiva y su carga de ectoparásitos no basta para poder demostrar la presencia de un síndrome de enfermedad. Es necesario realizar en un futuro evaluaciones clínicas de la salud de estas hembras gestantes mientras se encuentran durante y después de la época de partos, de tal forma que se evidencie la relación entre la recuperación postparto y el estado de salud de las lagartijas hembras.

VII.3 Parasitismo sin daños notables en el hospedero

Mis resultados tanto en el crecimiento como en la actividad (salvo la excepción de las hembras de *S. megalepidurus* en temporada no reproductiva) aparentemente no apoyan la hipótesis de que los ácaros generan efectos negativos conductuales o fisiológicos relacionados al crecimiento sobre especies de lagartijas del género *Sceloporus*. Argaez *et al.* (2020) anteriormente no detectaron ningún efecto negativo de los ácaros sobre la supervivencia de las mismas tres especies de lagartijas *Sceloporus*. Adicionalmente, Halliday *et al.* (2014) tampoco encontraron un costo evidente de los ácaros (Trombiculidae) sobre la actividad y la condición corporal de *S. jarrovii*. Otro ejemplo en lagartijas del mismo género, es el estudio de Seddon & Hews (2016) en el que no encontraron ninguna asociación entre la carga de ectoparásitos, la producción de melanina y la condición corporal de *S. occidentalis*. Mis resultados, aunados a la evidencia de los estudios precedentes, no demuestran efectos negativos por parte de los ácaros de las familias Argasidae, Pterygosomatidae y Trombiculidae

(Guzmán-Cornejo et al., 2018) sobre lagartijas del género *Sceloporus*. Esto sugiere que los efectos adversos de estos ácaros sobre estos hospederos podrían ser tal vez mínimos o incluso inexistentes. Estas tres familias de ácaros son estrictamente hematófagas por lo menos en una de sus fases del ciclo de vida, y mis resultados no contradicen el carácter parasitario de estos ácaros. Los ácaros son parásitos ya que evidentemente obtienen nutrientes y un medio de dispersión a partir de estas lagartijas, pero al parecer sin ocasionarles daños notables.

Es muy probable que haya existido un largo proceso de coevolución entre estas familias de ácaros y lagartijas del género *Sceloporus*, lo que ha llevado a una reducción en la patogenicidad de los ácaros y a mecanismos de tolerancia de las lagartijas. Las familias de ácaros que parasitan a estas lagartijas son organismos de muy pequeño tamaño que corren altos riesgos si pierden y matan a su hospedero. Por lo tanto, la presión de selección en ellos debe estar dirigida a generar mecanismos que disminuyan su patogenicidad (Wall, 2007). Por otro lado, las lagartijas aparentemente han optado por un desarrollo de estrategias de tolerancia que reduzcan el costo de la infección por ectoparásitos (Schneider & Ayres, 2008).

VIII. Conclusiones y perspectivas a futuro

En general, los ácaros no parecen imponer efectos notables en el crecimiento ni en la actividad de las especies de lagartijas *S. grammicus*, *S. megalepidurus* y *S. torquatus*. El único efecto negativo que encontré fue una ligera reducción de la actividad de las hembras de *S. megalepidurus* con muchos ácaros después de los partos, sin embargo, este resultado no es suficiente para probar que los ácaros causan un síndrome de enfermedad en estas lagartijas. Esto indica que los efectos negativos provocados por estos ectoparásitos sobre estas lagartijas tienen limitaciones contextuales y dependen de factores como el sexo o la temporada reproductiva. Contrario a mi hipótesis, encontré un patrón general en las tres especies (particularmente en *S. torquatus*) donde los individuos con más ácaros tuvieron mayores niveles de actividad. Esto se debe probablemente a que los individuos que tienen mayores niveles de actividad tienen a su vez mayores probabilidades de contraer ácaros debido a que se desplazan más y tienen más interacciones sociales.

A partir de mis resultados surgen otras incógnitas que aún quedan por resolver. En primer lugar, es necesario comparar las tasas de crecimiento de las lagartijas juveniles con distintas cargas parasitarias, ya que puede ser que los costos que los ácaros imponen sobre el crecimiento de las lagartijas se vean reflejados únicamente en estadios tempranos del desarrollo e indirectamente repercutan en sus probabilidades de conseguir pareja cuando estos individuos sean adultos, alterando negativamente su adecuación (Cox et al., 2006).

En segundo lugar, los ectoparásitos podrían imponer efectos negativos sobre otras variables que no consideré en mi estudio. Por ejemplo, estos efectos pueden reflejarse sobre otros indicadores de salud tales como la composición de las señales químicas femorales, niveles hormonales, leucocitos, hemoglobina, histamina, melanina

entre otros. En algunas especies (e.g., *Psammodromus algirus*, *Lacerta lepida*, *L. monticola*, *Podarcis muralis*) se ha observado que la composición de las secreciones femorales, particularmente la presencia y/o concentración de ciertos ácidos grasos, puede variar en función de la carga parasitaria y, por lo tanto, los parásitos podrían disminuir la calidad de las señales químicas (Martín et al., 2007, 2008; Martín & López, 2006, 2010). De este modo, los parásitos podrían influir negativamente en algunos mecanismos de selección sexual en los que están involucradas las secreciones femorales de los machos de diversas especies de lagartijas.

Finalmente, otro factor importante que no incluí en mi estudio fue la especificidad de los efectos que cada especie de ácaro puede tener sobre estas lagartijas. Al menos sabemos de seis especies distintas de ácaros y garrapatas asociadas a estos hospederos (*Carios talaje* de la familia Argasidae, *Geckobiella pelaezi* y *G. texana* de la familia Pterygosomatidae, *Eutrombicula alfreddugesi* y *E. bitarsala* de la familia Trombiculidae, y *Morelacarus uazi* de la familia Leeuwenhoekiidae: Guzmán-Cornejo et al., 2018; Trejo-Palacios et al., 2019). Por lo tanto, cabe la posibilidad de que una especie sea más dañina que las otras y que estudiarlas por separado revele algunos efectos que no hemos podido detectar al analizar todas las especies de ácaros de manera conjunta.

IX. Bibliografía

1. Abell, A. J. (2000). Costs of Reproduction in Male Lizards , *Sceloporus virgatus*. *OIKOS*, 88(3), 630–640.
2. Adelman, J. S., & Martin, L. B. (2009). Vertebrate sickness behaviors: Adaptive and integrated neuroendocrine immune responses. *Integrative and Comparative Biology*, 49(3), 202–214. <https://doi.org/10.1093/icb/icp028>
3. Aguilar Hernández, M. A. (2019). *Dinámica de los ectoparásitos en lagartijas del género Sceloporus : cambios temporales en función de las características del hospedero* [Universidad Nacional Autónoma de México]. http://oreon.dgbiblio.unam.mx/F/Y54RAC1JR8Q2CKCUBYCHG33HF4P4XNGB5RK9JFDAGTEPLSJDLDE-16269?func=full-set-set&set_number=000239&set_entry=000003&format=999
4. Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, M. R., & Vilaclara, G. (2000). Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 27(5), 3166–3169. <https://doi.org/10.1080/03680770.1998.11898262>
5. Amadon, D. (1959). The significance of sexual differences in size among birds. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103(4), 531–536. <https://doi.org/10.2307/985554>
6. Angilletta, M. J., & Sears, M. W. (2000). The metabolic cost of reproduction in an oviparous lizard. *Functional Ecology*, 14(1), 39–45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00387.x>
7. Are, S., Hasselquist, D., Folstad, I., & Erikstad, K. E. (2004). Costs of Immunity : Immune Responsiveness Reduces Survival in a Vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1542), 925–930. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2678>
8. Argaez, V., Solano-Zavaleta, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2018). Another potential cost of tail autotomy: tail loss may result in high ectoparasite loads in *Sceloporus* lizards. *Amphibia-Reptilia*, 39(2), 191–202. <https://doi.org/10.1163/15685381-17000156>
9. Argaez, V., Solano-Zavaleta, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2020). Do ectoparasites affect survival of three species of lizards of the genus *Sceloporus*? *Zoology*, 138(June 2019), 125723. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2019.125723>
10. Arnott, S. A., Barber, I., & Huntingford, F. A. (2000). Parasite-associated growth enhancement in a fish-cestode system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1444), 657–663. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1052>
11. Asghar, M., Hasselquist, D., Zehindjiev, P., Westerdahl, H., & Bensch, S. (2015). Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science*, 347(6220), 9–12.
12. Ashley, N. T., & Wingfield, J. C. (2012). Sickness behavior in vertebrates. En *Ecoimmunology* (pp. 45–91).

13. Aubert, A. (1999). Sickness and behaviour in animals: A motivational perspective. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23(7), 1029–1036. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00034-2](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00034-2)
14. Balderas-Valdivia, C. J., Mendoza-Santos, J. F., & Alvarado-Zink, A. (2014). *Guía de Anfibios y Reptiles. Divulgación de la Ciencia y Educación Ambiental Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Dirección General de Divulgación de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México.
15. Barton, K. (2019). *MuMIn: Multi-Model Inference* (R package version 1.43.15). <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>
16. Bashir-Tanoli, S., & Tinsley, M. C. (2014). Immune response costs are associated with changes in resource acquisition and not resource reallocation. *Functional Ecology*, 28, 1011–1019. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12236>
17. Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1985). The Timing of Reproduction in the Lizard *Lacerata vivipara*: Differences between Individual Females. *Journal of Herpetology*, 19(3), 353. <https://doi.org/10.2307/1564263>
18. Bize, P., Roulin, A., & Richner, H. (2004). Parasitism , developmental plasticity and bilateral asymmetry of wing feathers in alpine swift , *Apus melba* , nestlings. *Oikos*, 2, 317–323.
19. Bonner, S. J. (2013). Implementing the trinomial mark-recapture-recovery model in program mark. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1), 95–98. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00265.x>
20. Bonner, S. J., Morgan, B. J. T., & King, R. (2010). Continuous covariates in mark-recapture-recovery analysis: A comparison of methods. *Biometrics*, 66, 1265–1265.
21. Boughton, R. K., Joop, G., & Armitage, S. A. O. (2011). Outdoor immunology: Methodological considerations for ecologists. *Functional Ecology*, 25(1), 81–100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01817.x>
22. Bower, D. S., Brannelly, L. A., McDonald, C. A., Webb, R. J., Greenspan, S. E., Vickers, M., Gardner, M. G., & Greenlees, M. J. (2019). A review of the role of parasites in the ecology of reptiles and amphibians. *Austral Ecology*, 44(3), 433–448. <https://doi.org/10.1111/aec.12695>
23. Brock, P. M., Murdock, C. C., & Martin, L. B. (2014). The history of ecoimmunology and its integration with disease ecology. *Integrative and Comparative Biology*, 54(3), 353–362. <https://doi.org/10.1093/icb/icu046>
24. Burnham, K. P. (1993). *A Continuum Model for Force Microscopy Force Curve Data Computations for the Nano-Scale* (P. E. Blöchl, C. Joachim, & A. J. Fisher (eds.); NATO ASI S). Springer, Dordrecht.
25. Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference a practical information-theoretic approach.pdf* (Second Ed.). Springer Berlin Heidelberg.

26. Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). How many parameters does it take to fit an elephant? Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. *Journal of Mathematical Psychology*, 47, 580–586. [https://doi.org/10.1016/S0022-2496\(03\)00064-6](https://doi.org/10.1016/S0022-2496(03)00064-6)
27. Burns, G., Ramos, A., & Muchlinski, A. (1996). Fever Response in North American Snakes. *Journal of Herpetology*, 30(2), 133–139.
28. Cabanac, M., & Gosselin, F. (1993). Emotional fever in the lizard *Callopistes maculatus* (Teiidae). *Animal Behaviour*, 46, 200–202.
29. Careau, V., Bergeron, P., Garant, D., Réale, D., Speakman, J. R., & Humphries, M. M. (2012). The energetic and survival costs of growth in free-ranging chipmunks. *Oecologia*, June 2014. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2385-x>
30. Careau, V., Thomas, D. W., & Humphries, M. M. (2010). Energetic cost of bot fly parasitism in free-ranging eastern chipmunks. *Oecologia*, 162, 303–312. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1466-y>
31. Catchpole, E. A., Morgan, B. J. T., & Tavecchia, G. (2008). A new method for analysing discrete life history data with missing covariate values. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 70(2), 445–460.
32. Chrapliwy, P. S. (1956). Extensions of Known Range of Certain Amphibians and Reptiles of Mexico. *Herpetologica*, 12(2), 121–124.
33. Cooch, E., & White, G. C. (2006). Program MARK: a gentle introduction. *available online with the MARK programme*, 1–950. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
34. Cook, E. G., Murphy, T. G., & Johnson, M. A. (2013). Colorful Displays Signal Male Quality in a Tropical Anole Lizard. *Naturwissenschaften*, 100, 993–996. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1095-5>
35. Cox, R. M., Barrett, M. M., & John-Alder, H. B. (2008). Effects of food restriction on growth, energy allocation, and sexual size dimorphism in Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Canadian Journal of Zoology*, 86(4), 268–276. <https://doi.org/10.1139/Z08-002>
36. Cox, R. M., & John-Alder, H. B. (2007). Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology*, 21(2), 327–334. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01251.x>
37. Cox, R. M., Stenquist, D. S., & Calsbeek, R. (2009). Testosterone, growth and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(8), 1586–1598. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01772.x>
38. Cox, R. M., Zilberman, V., & John-Alder, H. B. (2006). Environmental sensitivity of sexual size dimorphism: Laboratory common garden removes effects of sex and castration on lizard growth. *Functional Ecology*, 20(5), 880–888. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01177.x>

39. Crook, J. H. (2017). Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. En *Sexual Selection and the Descent of Man: The Darwinian Pivot* (pp. 231–281). Aldine. <https://doi.org/10.4324/9781315129266-9>
40. Curtis, J. L., & Baird, T. A. (2008). Within-population Variation in Free-Living Adult and Ectoparasitic Larval Trombiculid Mites on Collared Lizards. *Herpetologica*, 64(2), 189–199. <https://doi.org/10.1655/07-052.1>
41. Daniel, W. W. (2009). *Biostatistics. A Foundation for Analysis in the Health Sciences* (9th Editio). John Wiley & Sons, INC.
42. Dantzer, R., & Kelley, K. W. (2007). Twenty years of research on cytokine-induced sickness behavior. *Brain, Behavior, and Immunity*, 21, 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2006.09.006>
43. Demarco, V., & Guillette, L. J. (1992). Physiological cost of pregnancy in a viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Journal of Experimental Zoology*, 262(4), 383–390. <https://doi.org/10.1002/jez.1402620404>
44. Demas, G. E., & Nelson, R. J. (2012). Sickness behavior in vertebrates. En *OXFORD University Press* (Vol. 28, Número 2). <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
45. Devender, R. W. van. (1978). Growth Ecology of a Tropical Lizard , *Basiliscus basiliscus*. *Ecology*, 59(5), 1031–1038.
46. Devevey, G., Bize, P., Fournier, S., Person, E., & Christe, P. (2010). Testing the predictive adaptive response in a host-parasite system. *Functional Ecology*, 24(1), 178–185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01609.x>
47. Doherty, P. F., White, G. C., & Burnham, K. P. (2012). Comparison of model building and selection strategies. *Journal of Ornithology*, 152(SUPPL. 2), 317–323. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0598-5>
48. Downhower, J. F. (1976). Darwin's finches and the evolution of sexual dimorphism in body size. *Nature*, 263, 558–563. <https://doi.org/10.1038/263558a0>
49. Downs, C. J., & Stewart, K. M. (2014). A primer in ecoimmunology and immunology for wildlife research and management. *California Fish and Game*, 100(3), 371–395.
50. Duarte Rocha, C. F. (1995). Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 16(3), 257–264. <https://doi.org/10.1163/156853895X00055>
51. Duellman, W. E. (1961). The amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico. Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. lizard *Sceloporus mucronatus*. Biogeographica Hist. En *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* (Vol. 15).
52. Dunlap, K. D., & Mathies, T. (1993). Effects of Nymphal Ticks and Their Interaction with Malaria on the Physiology of Male Fence Lizards. *Copeia*, 4(December), 1045–1048. <https://doi.org/10.2307/1447082>
53. Ekner, A., Sajkowska, Z., Dudek, K., & Tryjanowski, P. (2011). Medical cautery units as a permanent and non-invasive method of marking lizards. *Acta Herpetologica*, 6(2), 229–236. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-9346

54. Feria Ortiz, M., Nieto-Montes de Oca, A., & Salgado Ugarte, I. H. (2001). Diet and Reproductive Biology of the Viviparous Lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35(1), 1041-112. <https://doi.org/10.2307/1566029>
55. Fleagle, J., Kay, R., & Simons, E. (1980). Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature*, 287, 328–330.
56. Fogsgaard, K. K., Røntved, C. M., Sørensen, P., & Herskin, M. S. (2012). Sickness behavior in dairy cows during *Escherichia coli* mastitis. *Journal of Dairy Science*, 95(2), 630–638. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4350>
57. French, S. S., DeNardo, D. F., & Moore, M. C. (2007). Trade-Offs between the Reproductive and Immune Systems: Facultative Responses to Resources or Obligate Responses to Reproduction? *The American Naturalist*, 170(1), 79–89.
58. Fuxjager, M. J., Foufopoulos, J., Diaz-Uriarte, R., & Marler, C. A. (2011). Functionally opposing effects of testosterone on two different types of parasite: Implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Functional Ecology*, 25(1), 132–138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01784.x>
59. Garrido, M., Pérez-Mellado, V., & Cooper, W. E. (2015). Complex Relationships amongst Parasite Load and Escape Behaviour in an Insular Lizard. *Ethology*, 121(2), 116–124. <https://doi.org/10.1111/eth.12322>
60. Goater, T. M., Goater, C. P., & Esch, G. W. (2014). *Parasitism. The Diversity and Ecology of Animal Parasites* (2nd Edition). Cambridge University Press.
61. Gobierno de México. (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*. Diario Oficial de la Federación (DOF). https://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5173091
62. Gómez Mendoza, J. (2007). *Contribución al conocimiento de la herpetofauna del municipio de Tepeji del Río de Ocampo, Hidalgo*. Universidad Nacional Autónoma de México.
63. González-Tokman, D. M., Munguía-Steyer, R., González-Santoyo, I., Baena-Díaz, F. S., & Córdoba-Aguilar, A. (2012). Support for the immunocompetence handicap hypothesis in the wild: Hormonal manipulation decreases survival in sick damselflies. *Evolution*, 66(10), 3294–3301. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01678.x>
64. Gonzalez Ruiz, G. A. (1991). *Aspectos de la ecología poblacional de Sceloporus megalepidurus megalepidurus Smith (Reptilia; Sauria Iguanidae), en el oriente de Tlaxcala, Mexico*. Universidad Nacional Autónoma de México.

65. Gunia, M., Phocas, F., Arquet, R., Alexandre, G., & Mandonnet, N. (2011). Genetic parameters for body weight, reproduction, and parasite resistance traits in the Creole goat. *Journal of Animal Science*, 89(11), 3443–3451. <https://doi.org/10.2527/jas.2011-3872>
66. Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., & 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(4), 868–874. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20184292>
67. Haenel, G. J., & John-Alder, H. B. (2002). Experimental and demographic analyses of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulatus*. *Oikos*, 96(1), 70–81. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.10915.x>
68. Hallal-Calleros, C., Morales-Montor, J., Orihuela-Trujillo, A., Tognio-Peirce, C., Murcia-Mejía, C., Bielli, A., Hoffman, K. L., & Flores-Pérez, F. I. (2016). *Taenia pisiformis* cysticercosis induces decreased prolificacy and increased progesterone levels in rabbits. *Veterinary Parasitology*, 229, 50–53. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.09.015>
69. Halliday, W. D., Paterson, J. E., Patterson, L. D., Cooke, S. J., & 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(12), 1075–1082. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0256>
70. Hart, B. L. (1988). Biological Basis of the Behavior of Sick Animals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 12(2), 123–137. [https://doi.org/10.1016/S0195-5616\(91\)50028-0](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(91)50028-0)
71. Hart, B. L. (2010). Beyond Fever: Comparative Perspectives on Sickness Behavior. En *Encyclopedia of Animal Behavior* (pp. 205–210). <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00133-9>
72. Hicks, O., Burthe, S. J., Daunt, F., Newell, M., Butler, A., Ito, M., Sato, K., & Green, J. A. (2018). The energetic cost of parasitism in a wild population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1879). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0489>
73. Horký, P., Douda, K., Maciak, M., Závorka, L., & Slavík, O. (2014). Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish : the effects of glochidia on host dispersal. *Freshwater Biology*, 59, 1452–1461. <https://doi.org/10.1111/fwb.12357>
74. Howard, R. D., & Minchella, D. J. (1990). Parasitism and Mate Competition. *Oikos*, 58(1), 120–122. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0908-8857.04288.x>
75. Ibáñez, A., Marzal, A., González-Blázquez, M., López, P., & Marín, J. (2015). Basking activity is modulated by health state but is constrained by conspicuousness to predators in male spanish terrapins. *Ethology*, 121(4), 335–344. <https://doi.org/10.1111/eth.12342>

76. Jensen, A. B., Bos, N., Lefèvre, T., & Efforre, D. (2012). Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 342–351. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02425.x>
77. Jiménez-Arcos, V. H., Sanabria-Urbán, S., & Cueva del Castillo, R. (2017). The interplay between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Sceloporus* lizards (Squamata: Phrynosomatidae). *Ecology and Evolution*, 7(3), 905–917. <https://doi.org/10.1002/ece3.2572>
78. Jiménez-Cruz, E., Ramírez-Bautista, A., Marshall, J. C., Lizana-Avia, M., & Nieto-Montes, A. (2005). REPRODUCTIVE CYCLE OF *SCELOPORUS GRAMMICUS* (SQUAMATA : PHRYNOSOMATIDAE) FROM TEOTIHUACÁN, MÉXICO. *The Southwestern Naturalist*, 50(2), 178–187.
79. Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(2), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
80. Johnson, N., Lymburner, A. H., & Blouin-Demers, G. (2019). The impact of ectoparasitism on thermoregulation in Yarrow 's Spiny Lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Canadian Journal of Zoology*, 97(July), 1004–1012.
81. Kent, S., Bluthé, R. M., Kelley, K. W., & Dantzer, R. (1992). Sickness behavior as a new target for drug development. *Trends in Pharmacological Sciences*, 13(C), 24–28. [https://doi.org/10.1016/0165-6147\(92\)90012-U](https://doi.org/10.1016/0165-6147(92)90012-U)
82. Klukowski, M., & 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(4), 289–295. <https://doi.org/10.1007/s002650000298>
83. Le Galliard, J. F., Fitze, P. S., Ferrière, R., & Clobert, J. (2005). Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(50), 18231–18236. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505172102>
84. Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & David, R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals : A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118.
85. Lefebvre, F., Fazio, G., Mounaix, B., & Crivelli, A. J. (2013). Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754). <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2916>
86. Lemos-Espinal, J. A., & Ballinger, R. E. (1995a). Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 73(12), 2184–2191. <https://doi.org/10.1139/z95-258>

87. Lemos-Espinal, J. A., & Ballinger, R. E. (1995b). Ecology of Growth of the High Altitude Lizard *Sceloporus grammicus* in the Eastern Slope of Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 22, 77–85. <https://doi.org/10.1139/z95-258>
88. Llanos-Garrido, A., Díaz, J. A., Pérez-Rodríguez, A., & Arriero, E. (2017). Variation in male ornaments in two lizard populations with contrasting parasite loads. *Journal of Zoology*, 1–8. <https://doi.org/10.1111/jzo.12478>
89. Lot, A., & Cano-Santana, Z. (2009). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional de Mexico (UNAM).
90. Marais, M., Maloney, S. K., & Gray, D. A. (2013). Sickness behaviours in ducks include anorexia but not lethargy. *Applied Animal Behaviour Science*, 145(3–4), 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.02.003>
91. Marino, J. A. (2016). Interspecific variation in larval anuran anti-parasite behavior: a test of the adaptive plasticity hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 30(4), 635–648. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9831-x>
92. Marler, C. A., & Moore, M. C. (1989). Time and Energy Costs of Aggression Male Testosterone-implanted Lizards Spiny (*Sceloporus jarrovi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(6), 1334–1350. <https://doi.org/10.1016/j.joen.2009.07.020>
93. Martín, J., Amo, L., & López, P. (2008). Parasites and health affect multiple sexual signals in male common wall lizards, *Podarcis muralis*. *Naturwissenschaften*, 95(4), 293–300. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0328-x>
94. Martín, J., Civantos, E., Amo, L., & López, P. (2007). Chemical ornaments of male lizards *Psammodromus algirus* may reveal their parasite load and health state to females. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(2), 173–179. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0451-x>
95. Martín, J., & López, P. (2006). Links between male quality, male chemical signals, and female mate choice in Iberian Rock Lizards. *Functional Ecology*, 20(6), 1087–1096. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01183.x>
96. Martín, J., & López, P. (2010). Multimodal sexual signals in male ocellated lizards *Lacerta lepida*: Vitamin E in scent and green coloration may signal male quality in different sensory channels. *Naturwissenschaften*, 97(6), 545–553. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0669-8>
97. Martín, J., & López, P. (2015). Condition-dependent chemosignals in reproductive behavior of lizards. *Hormones and Behavior*, 68, 14–24. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.06.009>
98. Martin, L. B., Hawley, D. M., & Ardía, D. R. (2011). EDITORIAL : An introduction to ecological immunology. *Functional Ecology*, 25(1), 1–4.
99. Martin, L. B., Weil, Z. M., & Nelson, R. J. (2006). Refining approaches and diversifying directions in ecoimmunology. *Integrative and Comparative Biology*, 46(6), 1030–1039. <https://doi.org/10.1093/icb/icl039>

100. Mauck, R. A., Matson, K. D., Philipsborn, J., & Ricklefs, R. E. (2005). Increase in the constitutive innate humoral immune system in Leach's Storm-Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) chicks is negatively correlated with growth rate. *Functional Ecology*, *19*(6), 1001–1007. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01060.x>
101. McCusker, R. H., & Kelley, K. W. (2013). Immune-neural connections: how the immune system's response to infectious agents influences behavior. *Journal of Experimental Biology*, *216*(1), 84–98. <https://doi.org/10.1242/jeb.073411>
102. McGrew, M., & Hultgren, K. M. (2011). Bopyrid parasite infestation affects activity levels and morphology of the eusocial snapping shrimp *Synalpheus elizabethae*. *Marine Ecology Progress Series*, *431*, 195–204. <https://doi.org/10.3354/meps09123>
103. Megía-Palma, R., Martínez, J., & Merino, S. (2016). A structural colour ornament correlates positively with parasite load and body condition in an insular lizard species. *Die Naturwissenschaften*, *103*(7–8), 52. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1378-8>
104. Mendoza-Roldan, J., Ribeiro, S. R., Castilho-Onofrio, V., Gobbi, F., Rocha, B., Ferreto-Fiorillo, B., Soares, J., Benelli, G., Otranto, D., & Barros-Battesti, D. M. (2020). Mites and ticks of reptiles and amphibians in Brazil. *Acta Tropica*, *208*(April), 105515. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105515>
105. Møller, A. P., & Saino, N. (2004). Immune response and survival. *Oikos*, *104*(2), 299–304. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12844.x>
106. Monagas, W. R., & Gatten Jr, R. E. (1983). Behavioural fever in the turtles *Terrapene carolina* and *Chrysemys picta*. *Journal of Thermal Biology*, *8*(3), 285–288.
107. Moreau, S. J. M., Dingremont, A., Doury, G., & Giordanengo, P. (2002). Effects of parasitism by *Asobara tabida* (Hymenoptera: Braconidae) on the development, survival and activity of *Drosophila melanogaster* larvae. *Journal of Insect Physiology*, *48*(3), 337–347. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(02\)00051-3](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(02)00051-3)
108. MÜNderle, M., Sures, B., & Taraschewski, H. (2004). Influence of *Anguillicola crassus* (Nematoda) and *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliophora) on swimming activity of European eel *Anguilla anguilla*. *Diseases of Aquatic Organisms*, *60*(2), 133–139. <https://doi.org/10.3354/dao060133>
109. Murray, M. J., & Murray, A. B. (1979). Anorexia of infection as a mechanism of host defense. *American Journal of Clinical Nutrition*, *32*(March), 593–596.
110. Niogret, J., Sait, S. M., & Rohani, P. (2009). Parasitism and constitutive defence costs to host life-history traits in a parasitoid – host interaction. *Ecological Entomology*, *34*, 763–771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01131.x>

111. Nordling, D., Andersson, M., Zohari, S., & Gustafsson, L. (1998). Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265(April), 1291–1298.
112. Nunn, C. L., & Tae-Won Dokey, A. (2006). Ranging patterns and parasitism in primates. *Biology Letters*, 2(3), 351–354. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0485>
113. Olsson, M., Wapstra, E., Madsen, T., & 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 B: Biological Sciences*, 267(1459), 2339–2343. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1289>
114. Oppliger, A., & Clobert, J. (1997). Reduced Tail Regeneration in the Common Lizard , *Lacerta vivipara* , Parasitized by Blood Parasites. *Functional Ecology*, 11(5), 652–655.
115. Orlofske, S. A., Belden, L. K., & Hopkins, W. A. (2013). Larval wood frog (*Rana* [= *Lithobates*] *sylvatica*) development and physiology following infection with the trematode parasite , *Echinostoma trivolvis*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 164(3), 529–536. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.12.013>
116. Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M., & Calabuig, G. (2008). Consequences of chronic infections with three different avian malaria lineages on reproductive performance of Lesser Kestrels (*Falco naumanni*). *Journal of Ornithology*, 149(3), 337–343. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0287-9>
117. Ottaviani, E., Malagoli, D., Capri, M., & Franceschi, C. (2008). Ecoimmunology: Is there any room for the neuroendocrine system? *BioEssays*, 30(9), 868–874. <https://doi.org/10.1002/bies.20801>
118. Palstra, A. P., Heppener, D. F. M., van Ginneken, V. J. T., Székely, C., & van den Thillart, G. E. E. J. M. (2007). Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352(1), 244–256. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003>
119. Paracer, S., & Vernon, A. (2000). *Symbiosis. An Introduction to Biological Associations* (2nd Editio). Oxford University Press.
120. Pearce, J. M. (2007). Philopatry: A return to origins. *The Auk*, 124(3), 1085–1087. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.1085>
121. Pérez-Mendoza, H. A., & Zúñiga-Vega, J. J. (2014). A test of the fast-slow continuum model of life-history variation in the lizard *Sceloporus grammicus*. *Evolutionary Ecology Research*, 16(3), 235–248.
122. Prall, S. P., & Muehlenbein, M. P. (2014). Testosterone and Immune Function in Primates: A Brief Summary with Methodological Considerations. *International Journal of Primatology*, 35(3–4), 805–824. <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9752-x>

123. Prendergast, B. J., Hotchkiss, A. K., Bilbo, S. D., & Nelson, R. J. (2004). Peripubertal Immune Challenges Attenuate Reproductive Development in Male Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*). *Biology of Reproduction*, 70, 813–820. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.103.023408>
124. Preston, D. L., Boland, C. E., Hoverman, J. T., & Johnson, P. T. J. (2014). Natural enemy ecology : comparing the effects of predation risk , infection risk and disease on host behaviour. *Functional Ecology*, 28, 1472–1481. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12293>
125. R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
126. Rabuffetti, F. L., & Reboresda, J. C. (2007). EARLY INFESTATION BY BOT FLIES (PHILORNIS SEGUYI) DECREASES CHICK SURVIVAL AND NESTING SUCCESS IN CHALK-BROWED MOCKINGBIRDS (MIMUS SATURNINUS). *The Auk*, 124(3), 898–906.
127. Radwan, J., Kuduk, K., Levy, E., Lebas, N., & Babik, W. (2014). Parasite load and MHC diversity in undisturbed and agriculturally modified habitats of the ornate dragon lizard. *Molecular Ecology*, 23(24), 5966–5978. <https://doi.org/10.1111/mec.12984>
128. Roth-Monzón, A. J., Mendoza-Hernández, A. A., & Flores-Villela, O. (2018). Amphibian and reptile biodiversity in the semi-arid region of the municipality of Nopala de Villagrán, Hidalgo, Mexico. *PeerJ*, 2018(1), 1–21. <https://doi.org/10.7717/peerj.4202>
129. Rueppell, O., Hayworth, M. K., & Ross, N. P. (2010). Altruistic self-removal of health-compromised honey bee workers from their hive. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(7), 1538–1546. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02022.x>
130. Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*.
131. Salvador, A., Veiga, J. P., Martín, J., Lopez, P., Abelenda, M., & Puerta, M. (1996). The cost of producing a sexual signal: Testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behavioral Ecology*, 7(2), 145–150. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.145>
132. Sánchez, C. A., Becker, D. J., Teitelbaum, C. S., Barriga, P., Brown, L. M., Majewska, A. A., Hall, R. J., & Altizer, S. M. (2018). On the relationship between body condition and parasite infection in wildlife: a review and meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(12), 1869–1884. <https://doi.org/10.1111/ele.13160>
133. Schall, J. (1990). Virulence of lizard malaria: the evolutionary ecology of an ancient parasite-host association. *Parasitology*, 100(S1), S35–S52. <https://doi.org/10.1017/S0031182000073005>
134. Schall, J., & Dearing, M. D. (1987). Malarial parasitism and male competition for mates in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Oecologia*, 73, 389–392.

135. Schall, J., & Houle, P. (1992). Malarial Parasitism and Home Range and Social Status of Male Western Fence Lizards, *Sceloporus occidentalis*. *Journal of Herpetology*, 26(1), 74–76.
136. Schneider, D. S., & Ayres, J. S. (2008). Two ways to survive infection: what resistance and tolerance can teach us about treating infectious diseases. *Nature Reviews Immunology*, 8(11), 889–895. <https://doi.org/10.1038/nri2432>
137. Scholnick, D. A., Manivanh, R. V., Savenkova, O. D., Bates, T. G., McAlexander, S. L., Scholnick, D. A., Manivanh, R. V., Savenkova, O. D., & Bates, T. G. (2010). Impact of Malarial Infection on Metabolism and Thermoregulation in the Fence Lizard *Sceloporus occidentalis* from Oregon. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles*.
138. Schulenburg, H., Kurtz, J., Moret, Y., & Siva-Jothy, M. T. (2009). Introduction. Ecological immunology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1513), 3–14. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0249>
139. Schüpbacha, H. U., & Baur, B. (2008). Parasitic Mites Influence Fitness Components of Their Host, the Land Snail *Arianta arbustorum*. *Invertebrate Biology*, 127(3), 350–356.
140. Schutz, L., Stuart-Fox, D., & Whiting, M. J. (2007). Does the Lizard *Platysaurus Broadleyi* Aggregate Because of Social Factors? *Journal of Herpetology*, 41(3), 354–359. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2007\)41\[354:dflpba\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[354:dflpba]2.0.co;2)
141. Schwanz, L. E. (2006). Schistosome infection in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): Impacts on host physiology, behavior and energetics. *Journal of Experimental Biology*, 209(24), 5029–5037. <https://doi.org/10.1242/jeb.02601>
142. Sebens, K. P. (1987). The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual review of ecology and systematics*, 18, 371–407. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.18.1.371>
143. Seddon, R. J., & Hews, D. K. (2016). Phenotypic correlates of melanization in two *Sceloporus occidentalis* (Phrynosomatidae) populations: Behavior, androgens, stress reactivity, and ectoparasites. *Physiology and Behavior*, 163, 70–80. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.04.039>
144. Shakhar, K., & Shakhar, G. (2015). Why Do We Feel Sick When Infected—Can Altruism Play a Role? *PLoS Biology*, 13(10), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002276>
145. Shattuck, E. C., & Muehlenbein, M. P. (2015). Human Sickness Behavior : Ultimate and Proximate Explanations. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, 157(1), 1–18. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22698>
146. Shine, R. (1979). Sexual Selection and Sexual Dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 1979(2), 297–306. <https://doi.org/10.2307/1443418>
147. Sites, J. W., Archie, W. J., Cole, C. J., & Flores-Villela, O. (1992). A Review of Phylogenetic Hypotheses for Lizards of the Genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for Ecological and Evolutionary Studies. En *Bulletin of the American Museum of Natural History* (Número 213, pp. 1–110).

148. Smith, G. D., Neuman-Lee, L. A., Webb, A. C., Angilletta, M. J., DeNardo, D. F., & French, S. S. (2017). Metabolic responses to different immune challenges and varying resource availability in the side-blotched lizard (*Uta stansburiana*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 187(8), 1173–1182. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1095-4>
149. Smith, H. M. (1934). Descriptions of New Lizards of the Genus *Sceloporus* from Mexico and Southern United States. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 37, 263–285. <https://doi.org/10.1126/science.17.431.545>
150. Sorci, G., Clobert, J., & Michalakis, Y. (1996). Cost of Reproduction and Cost of Parasitism in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 76(1), 121–130.
151. Tieleman, B. I. (2018). Understanding immune function as a pace of life trait requires environmental context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(55).
152. Tizard, I. (2008). Sickness behavior, its mechanisms and significance. *Animal Health Research Reviews*, 9(1), 87–99. <https://doi.org/10.1017/S1466252308001448>
153. Trejo-Palacios, S. J., Martínez-Salazar, E. A., Rosas-Valdez, R., & Paredes-León, R. (2019). A New Species of *Morelacarus* (Acariformes: Prostigmata: Leeuwenhoekidae) Associated with *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau, Zacatecas, Mexico. *Journal of Parasitology*, 105(1), 85–91. <https://doi.org/10.1645/18-76>
154. Uller, T., Isaksson, C., & Olsson, M. (2006). Immune challenge reduces reproductive output and growth in a lizard. *Functional Ecology*, 20(5), 873–879. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01163.x>
155. Uller, T., & Olsson, M. (2003). Prenatal exposure to testosterone increases ectoparasite susceptibility in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1526), 1867–1870. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2451>
156. Van Sluys, M. (1998). Growth and Body Condition of the Saxicolous Lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32(3), 359–365.
157. Vargas-García, S., Argaez, V., Solano-Zavaleta, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2019). Population dynamics of three lizard species from the genus *Sceloporus*: short-term changes in demographic parameters. *Integrative Zoology*, 14(6), 542–560. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12396>
158. Vaughn, L. K., Bernheim, H. A., & Kluger, M. J. (1974). Fever in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Nature*, 252(December 6), 473–474.
159. Walker, M. D., & Rotherham, I. D. (2011). No effect of the ectoparasite *Crataerina pallida* on reproduction of Common Swifts *Apus apus*. *Ibis*, 153(2), 416–420. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01099.x>

160. Wall, R. (2007). Ectoparasites: Future challenges in a changing world. *Veterinary Parasitology*, 148(1 SPEC. ISS.), 62–74. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2007.05.011>
161. Webb, J. K., Christian, K. A., & Fisher, P. (2002). Fast Growth and Early Maturation in a Viviparous Sit-and-Wait Predator, the Northern Death Adder (*Acanthophis praelongus*), from Tropical Australia. *Journal of Herpetology*, 36(3), 505–509.
162. White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). From Populations of Marked Animals. *Bird Study*, 46(April 2012), 37–41. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
163. Wilson, K., & Cotter, S. C. (2013). Host-parasite interactions and the evolution of immune defense. En *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 45). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407186-5.00003-3>
164. Yorinks, N., & Atkinson, C. T. (2000). Effects of Malaria on Activity Budgets of Experimentally Infected Juvenile Apapane (*Himatione sanguinea*). *The Auk*, 117(3), 731–738. <https://doi.org/10.2307/4089597>
165. Zimmerman, L. M., Vogel, L. A., & Bowden, R. M. (2010). Understanding the vertebrate immune system: insights from the reptilian perspective. *Journal of Experimental Biology*, 213(5), 661–671. <https://doi.org/10.1242/jeb.038315>
166. Zúñiga-Vega, J. J. (2011). Estimating potential reproductive costs in the survival of a xenosaurid lizard. *Herpetological Journal*, 21(2), 117–129.
167. Zúñiga-Vega, J. J., Argaez, V., & Solano-Zavaleta, I. (2017). ¿Tiene la testosterona un efecto inmunosupresor? *Elementos*, 105, 29–34.
168. Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J. A., & Pérez-Trejo, E. (2005). Growth Ecology of the Lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology*, 39(3), 433–443.

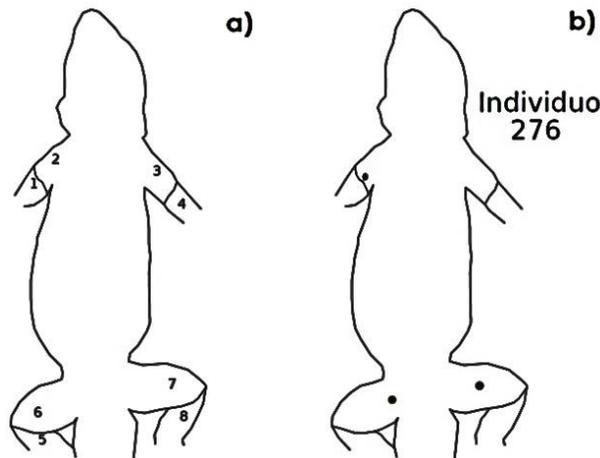
X. Apéndices

Apéndice A. Código de marcaje e identificación de lagartijas.

Las marcas se realizaron sobre escamas de la superficie ventral de las cuatro extremidades de las lagartijas. Cada extremidad se dividió en dos segmentos: brazo y antebrazo (para las extremidades anteriores); pierna y pantorrilla (para las extremidades posteriores). Solo puede haber una sola marca en cada segmento. La clave numérica corresponde al segmento en el que se hacen las marcas:

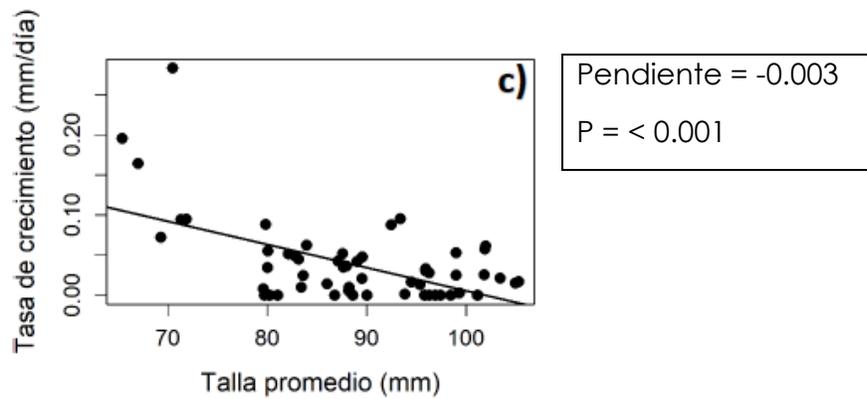
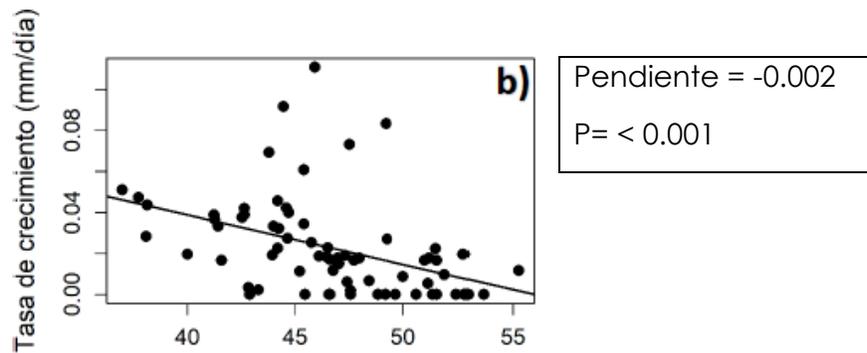
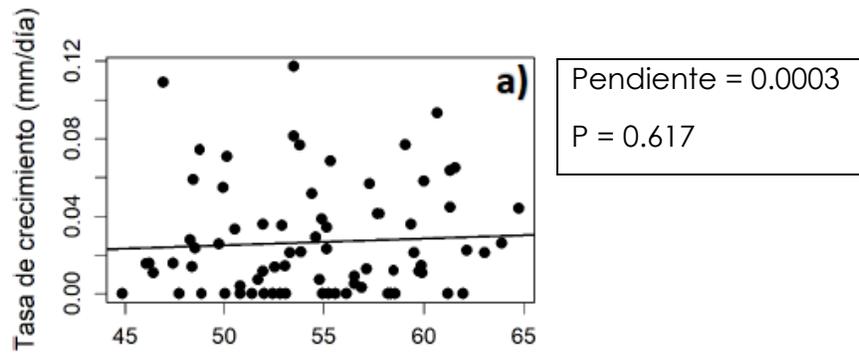
- | | |
|-------------------------|---------------------------|
| 1 - Antebrazo derecho | 2 - Brazo derecho |
| 3 - Brazo izquierdo | 4 - Antebrazo izquierdo |
| 5 - Pantorrilla derecha | 6 - Pierna derecha |
| 7 - Pierna izquierda | 8 - Pantorrilla izquierda |

Para determinar el orden de los dígitos cada segmento fue dividido en tres regiones según su proximidad a la articulación central de la extremidad (codo o rodilla): región próxima al codo/rodilla, región central del segmento y región lejana al codo/rodilla. El orden de los dígitos está determinado de izquierda a derecha según la cercanía que existe entre la marca y la extremidad (codo o rodilla), como se muestra en el siguiente esquema:

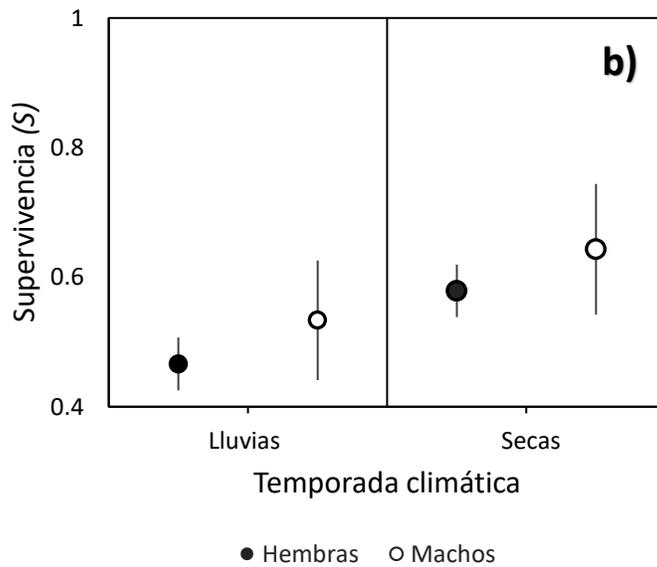
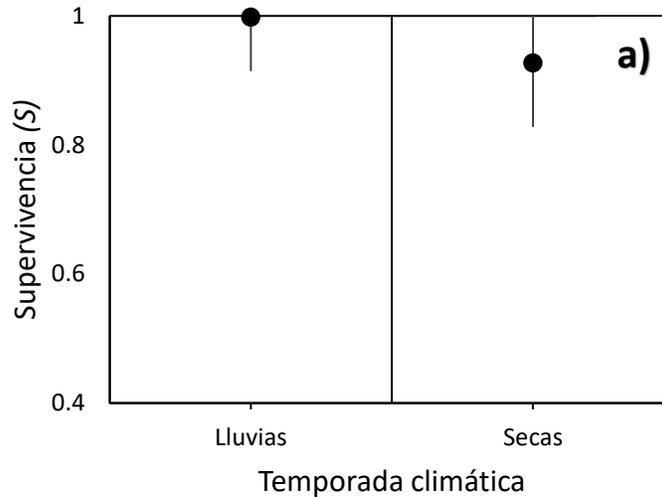


Apéndice A. (a) Enumeración de los 8 segmentos donde se colocó la cicatriz y **(b)** la posición de la cicatriz en cada segmento determinó el orden de los dígitos (según el ejemplo: región próxima – 2, región central – 7 y región lejana – 6 = #276).

Apéndice B. Gráficas y resultados de las regresiones de la tasa de crecimiento con respecto a la longitud hocico-cloaca en **a)** *Sceloporus grammicus*, **b)** *S. megalapidurus*, y **c)** *S. torquatus*.



Apéndice C. Gráficas de los estimados para la supervivencia (S) de **a)** *Sceloporus grammicus*, y **b)** *S. torquatus*. Las barras de error denotan ± 1 error estándar. En el caso de *S. megalepidurus* ninguna de las variables explicativas tuvo un efecto sobre S . Para esta especie la supervivencia promedio para ambos sexos y todas las temporadas fue de 0.63 ± 0.11 .



● Hembras ○ Machos

Anotaciones

Anotaciones