



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Comparación del esfuerzo reproductivo de la lagartija del
mezquite *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae)
provenientes de cuatro sitios**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

WENDY LIZETT CUANDÓN HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

MÉXICO, EDOMEX 2021





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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

Al Dr. Hugo Perales, Dra. Martha Salcedo, Dr. Oswaldo Valdés, Dra. Emma Berta Gutiérrez, Dr. Luis Arias, Dr. Rodolfo de la Torre y Dr. Iván Saldívar los profesores que me enseñaron a amar la biología experimental, gracias infinitas por permitirme aprender de ustedes y sus líneas de investigación, estoy profundamente agradecida por toda la confianza brindada y por todo el conocimiento transmitido; Dr. Rafael Lira, muchas gracias por las enseñanzas y consejos que sin duda alguna me han ayudado en mi ser profesional y personal. A Iván, por tantas gratas experiencias en tan poco tiempo, gracias por confiar en mí y por toda la ayuda brindada.

A mi profesor y ahora asesor de tesis, Dr. Hibrain, agradezco cada una de las lecciones enseñadas en los cursos, y aún más agradezco la oportunidad de culminar esta etapa bajo su asesoría.

A los profesores que formaron el comité sinodal, les agradezco el tiempo invertido en cada comentario y ayuda que sin duda ha sido de gran importancia para la culminación de este trabajo.

Agradecimientos personales

A mis compañeros de laboratorio por hacer amenas las salidas al campo. A Daniel Ochoa, por tu ayuda durante este trabajo y por dejarme aprender un poco de ti. A Luis Jaramillo y Lalo, por las experiencias en campo, por sus enseñanzas y por cada invitación a las salidas.

A Daniel Barrientos, porque pese a los caminos tan disímiles que tomaron nuestras vidas, seguimos siendo amigos; estoy orgullosa de tus logros profesionales.

A mis amigos de la carrera Carlos, Antonio y Citla, a pesar de haber coincidido en diferentes etapas de la licenciatura, me han brindado su sincera y bonita amistad. Especialmente agradezco a Kathia y Aleza, quienes estuvieron conmigo la mayor parte de la carrera, las llevo siempre en mi pensamiento y corazón. Gracias por todas las experiencias vividas a su lado, porque yo también tengo mucho que aprender de ustedes. Las quiero.

A Chris, agradezco infinitamente que me hayas escuchado y apoyado en momentos tan turbios, verdaderamente eres un gran amigo. Gracias porque, aunque sé que merecía al

menos un par de regaños, supiste entenderme y aconsejarme en muchas situaciones, estoy en deuda contigo, te quiero mucho.

A Mariana Hernández, por tu compañía y sincera amistad que sigue en pie desde aquellos primeros días en CCH; con el paso del tiempo y pese a la distancia, seguimos aprendiendo una de la otra, te quiero mucho, amiga del alma.

A mis compañeros de trabajo quienes me han enseñado mil cosas nuevas; especialmente a Ale por todo el tiempo compartido, por los agradables momentos y por haber coincidido en esta vida.

A mi ma' Conchi, por todo en esta vida: por ser la madre más amorosa, comprensiva, sensible y protectora del mundo, te amo con todo mi ser. A mi papá Manuel, por estar siempre para mí, espero algún día ser una persona tan sabia como tú.

A Salvador, Paty, José Manuel, Silvia, Pilar y Juanito porque a su manera, cada uno de ustedes se ha preocupado por mi desarrollo profesional, forjando en mí un poco de carácter.

A War, Pat, Chía y Perico por acompañarme en cada desvelada, en los momentos difíciles y en las alegrías inesperadas; sin duda el camino es más sencillo con su compañía. En la salud y enfermedad, Rocko y Coco, gracias por tantos años de cariño y aventuras.

Finalmente, quiero agradecer a toda aquella persona que cruzó por mi vida y alguna enseñanza en mí dejó.

Stand by Me

When the night has come and the land is dark

and the moon is the only light we'll see

no I won't be afraid, no I won't be afraid.

Just as long as you stand, stand by me

(Ben E. King, Jerry Leiber y Mike Stoller 1961)

Te amo mami, gracias por todo.

ÍNDICE

RESUMEN	vi
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Especie de estudio	6
Área de estudio	7
Fase de campo	9
Tratamiento estadístico de los datos	10
RESULTADOS	13
Características de las camadas	13
Variables morfométricas de las hembras y atributos de sus camadas	15
Atributos de los neonatos	19
Relación entre el tamaño y el número de crías	20
DISCUSIÓN.....	22
Tamaño de Camada	22
Masa Relativa de Camada	23
Comparación TC y MRC entre sitios	24
Atributos de la descendencia	25
Tamaño versus número de crías	26
CONCLUSIONES	28
LITERATURA CITADA	29

RESUMEN

La producción de descendencia es una de las características fundamentales de todos los seres vivos, sin embargo, también es uno de los atributos reproductivos más variables. Esta y otras variaciones en los ciclos de vida se conocen como la teoría de historias de vida, cuya idea central es que todo individuo tiene una cantidad limitada de recursos que no pueden ser asignados de manera simultánea a dos caracteres, dando origen a disyuntivas evolutivas (trade offs). Entre las más estudiadas se encuentran las que tienen que ver con los compromisos de la reproducción; una manera de cuantificar estos costos es mediante el esfuerzo reproductivo definido como la proporción de recursos disponibles (tiempo o energía) que está comprometida con la reproducción y no con el mantenimiento o el crecimiento del individuo. En el grupo de los reptiles la inversión reproductiva se puede calcular mediante la masa que es destinada a las crías, conocida como Masa Relativa de Camada o Nidada. En el presente trabajo se documenta y compara el esfuerzo reproductivo en hembras de *Sceloporus grammicus* pertenecientes a cuatro sitios del centro de México, sitios que representan los principales hábitats que *S. grammicus* utiliza; además de diferir en condiciones ambientales (vegetación, la temperatura y la altitud).

Se obtuvieron valores similares de Masa Relativa de Camada y Tamaño de Camada para las hembras de los cuatro sitios. Al comparar las variables morfométricas de las hembras (masa y talla) con sus Tamaño de Camada y Masa Relativa de Camada, únicamente se detectaron relaciones significativas en el caso de las hembras de los sitios Ajusco y Gaviones.

La condición corporal de las hembras de *S. grammicus* provenientes de los cuatro sitios de estudio no presentó correlación con el número de crías o la masa promedio de las mismas. Se encontró que la talla de la descendencia no varía significativamente entre camadas, ni sitios de estudios. Las hembras de dos sitios (Nopala y Cima) presentaron una disyuntiva entre el Tamaño de Camada y la talla de las crías, por lo que se sugiere que en *S. grammicus* existen variaciones interpoblacionales respecto a dicha correlación.

INTRODUCCIÓN

La producción de descendencia es una de las características fundamentales de todos los seres vivos, sin embargo, también es uno de los atributos más variables y la manera en que se reproduce un individuo afecta directamente su contribución a las generaciones futuras y por lo tanto al mantenimiento y éxito de las poblaciones (Stearns, 1976). Durante el ciclo de vida de los vertebrados, puede que el total de crías se maximice si se madura a edad temprana y teniendo numerosos eventos reproductivos en intervalos cortos, o que opten por tener un gran número de descendientes por cada evento reproductivo, llegando en los casos más extremos a tener un único evento reproductivo que agota sus recursos energéticos y tiene como consecuencia la muerte del organismo parental (organismos semélparos, como varias especies de salmones). Sin embargo, muchos organismos no siguen estas estrategias, ya que la madurez se retrasa y la producción de crías es inferior a la fisiológicamente posible (Shine y Schwarzkopf, 1992). Estas y otras variaciones reconocidas en los ciclos de vida se conocen en su conjunto como la teoría de historias de vida. Una historia de vida está constituida por el patrón de crecimiento, diferenciación, almacenamiento y reproducción de su vida, así como la duración de cada una de estas etapas y elementos que determinan la reproducción de un individuo (Petters, 1983; Begon, M. *et al.* 2006; Pérez-Mendoza y Zúñiga-Vega, 2010).

La hipótesis central que subyace a la mayoría de los análisis de evolución de los atributos de historias de vida es que todo individuo tiene una cantidad limitada de recursos, entendidos como materia y energía, que no pueden asignarse de manera simultánea a dos caracteres (Roff, 1992). Lo anterior se refleja en que la asignación de recursos a un atributo impide que los mismos recursos sean asignados a otro atributo, previniendo la evolución de ambos simultáneamente, tal como ocurre con el crecimiento somático y la reproducción, o el aumento en número de crías y el tamaño de éstas (Williams, 1966; Warne y Charnov, 2008). Dichos conflictos de asignación se conocen como compromisos o disyuntivas evolutivas (trade offs) (Stearns, 1989; Bastiaans *et al.*, 2013) y su estudio ha ocupado un lugar central en la teoría de historias de vida (Shine y Schwarzkopf, 1992), especialmente en el estudio de las variaciones de la asignación relativa de recursos a la reproducción (Stearns, 1989).

En el caso particular de los costos de la reproducción, estos se relacionan con efectos inmediatos en la supervivencia, ya sea por la demanda energética sobre la madre o bien porque el aumento en masa o volumen durante la gestación puede incrementar la vulnerabilidad a predadores y reducir la habilidad de huida en presencia de estos (Shine, 1980). Los costos de la reproducción también están asociados con el potencial reproductivo futuro y el cuidado parental (Stearns, 1989; Krebs y Davies, 1993), normalmente mediados por el tiempo invertido en dichas actividades (Shine, 1980; Stearns, 1989; Shine y Schwarzkopf, 1992). Dado el alto costo que tiene la reproducción en términos energéticos, se han buscado diferentes formas de medir dichos costos, las cuales van desde el número de crías, la masa o el valor calórico de la descendencia (Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1992) interpretados en su conjunto como esfuerzo reproductivo (Williams, 1966).

El esfuerzo reproductivo (E.R.) se define como la proporción de recursos disponibles, ya sea tiempo o energía, que está comprometida con la reproducción y no con el mantenimiento o el crecimiento del individuo (Bell, 1980). En términos de biomasa, el E.R. representa la cantidad de energía que una hembra invierte directamente en su descendencia (Roff, 1992).

En los mamíferos y las aves, algunos atributos como el tamaño y la frecuencia de la camada o nidada, la masa de las crías al nacer y la supervivencia neonatal han sido interpretados como evidencia del esfuerzo reproductivo, el cual parece disminuir al final de la vida útil o senescencia, de manera que se reduce la contribución reproductiva al aumentar la edad (Hoekstra *et al.*, 2019). En algunas aves el reconocimiento de las presiones sobre su esfuerzo reproductivo ha ayudado a explicar algunas características desconcertantes de la estrategia reproductiva, tales como la madurez tardía, la lenta reanudación de la reproducción después de un intento fallido, el abandono del cortejo y la construcción de nidos en periodos de estrés (*e. g.* alcatraz patirrojo *Sula sula* Goodman, 1974).

En el caso de peces, anfibios y reptiles las relaciones positivas entre la edad materna y atributos como el tamaño de nidada o camada y su condición corporal muestran evidencia del incremento en el esfuerzo reproductivo de estos vertebrados a lo largo del ciclo de vida (Tinkle, 1969; Clutton-Brock, 1984; Shine y Schwarzkopf, 1992). Algunas de las diferencias en los atributos de historia de vida de estos grupos están relacionadas con la capacidad de regular la temperatura corporal, ya que los ectotermos se encuentran libres de las

demandas de un alto consumo calórico característico de los vertebrados endotérmicos (Shine, 2005).

En los reptiles el número de individuos producidos en un intervalo de tiempo particular (fecundidad) es mayor en promedio y es más variable entre las especies, poblaciones e incluso individuos en comparación con el grupo de los mamíferos (Shine 2005). En aves terrestres la fecundidad anual y el número de crías están influenciados de manera negativa por tamaño corporal (Böhning-Gaese *et al.*, 2000).

Por otro lado, los reptiles escamados tienen un crecimiento somático continuo, excepto durante la temporada reproductiva, aunado a esto el cuidado parental no suele ser frecuente, por lo que la inversión reproductiva puede ser estimada mediante la masa destinada a las crías, es decir, la Masa Relativa de Camada (MRC) o Nidada (MRN; Tinkle, 1969; Shine 2005). La MRC representa la masa total de las crías respecto a la masa total de una hembra gestante o grávida (Vitt y Price, 1982).

Los costos de la reproducción en reptiles escamados están íntimamente ligados a la asignación de energía (Shine 1980). Algunas de las comparaciones entre serpientes y lagartijas (Seigel y Fitch, 1984; Shine y Schwarzkopf, 1992; Shine 1992) han demostrado que el primer grupo presenta frecuentemente las MRC más altas, inicialmente atribuidas a las ventajas en la locomoción sin extremidades, sin embargo se sugiere que esto se debe en realidad a la morfología alargada de las serpientes ya que los taxones con altas proporciones de volumen abdominal a la masa corporal son los que suelen tener MRC más altos (Shine, 1992). Finalmente, se ha observado que la MRC de serpientes vivíparas suele ser menor que en las especies ovíparas, quizá debido a que los períodos reproductivos prolongados de las serpientes vivíparas dan como resultado una mayor mortalidad general en comparación con las especies ovíparas, por lo que una disminución en la MRC reduce este riesgo de esta mortalidad (Seigel y Fitch, 1984).

Las principales hipótesis puestas a prueba para explicar la variación en TC y MRC involucran aspectos del comportamiento como el modo de forrajeo y las tácticas antidepredatorias (Vitt y Price, 1982; Mesquita *et al.*, 2016), así como aspectos físicos como la masa corporal (Rodríguez-Romero *et al.*, 2005) y la longitud hocico-cloaca (LHC) (Amat, 2008; Lagunas-Cortés, 2014; Suárez-Varón, 2017). Algunas de estas hipótesis resaltan la importancia de la mortalidad y el balance de asignación de recursos. Sin embargo, también se reconoce que el número de crías varía entre individuos de una

población, esto a causa de la variabilidad genética, diferencias en edad y talla (Stearns, 1992), así como factores fisiológicos (Roff, 1992).

El esfuerzo reproductivo se ha documentado con mayor frecuencia en lagartijas en comparación con otros taxones, y específicamente la MRC o MRN y el número de crías (Tamaño de Camada o Nidada, TC o TN) han sido reconocidos como elementos clave en las historias de vida de las lagartijas, sin embargo, también son atributos variables asociados a componentes bióticos, abióticos y la interacción de estos (Tinkle, 1969; Stearns, 1977; Vitt y Price, 1982; Rodríguez-Romero *et al.*, 2002). Así mismo se ha reconocido que la MRC o MRN suele variar entre el 5 y 40% con una media de 21% en este grupo, siendo mayor que en los peces (Roff, 1992).

Dentro de la familia Phrynosomatidae, los registros de inversión reproductiva están bien representados en los géneros *Holbrookia*, *Phrynosoma*, *Sceloporus* y *Urosaurus*, existiendo diferencias evidentes entre ellos (Parker, 1973; Vitt y Ohmart, 1975; Droge *et al.*, 1982; Rodríguez-Romero *et al.*, 2002; Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018). En algunas especies como *Sceloporus clarkii*, *S. jarrovi* y *S. undulatus* se ha reportado evidencia de disyuntiva (trade off) donde a mayor talla de la descendencia se presenta menor Tamaño de Camada (Warne y Charnov, 2008). En *S. graciosus* se ha demostrado que la inversión reproductiva también tiene un efecto considerable sobre la respuesta inmune en las hembras grávidas, ya que las hembras con alta inversión reproductiva presentan una inmunidad innata baja (Ruiz *et al.*, 2011).

Por otro lado, comparaciones del esfuerzo reproductivo en especies cercanamente emparentadas pero con distinto modo reproductivo, tal y como ocurre con *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* han mostrado diferencias entre la MRC o MRN, siendo mayor para *S. bicanthalis* ya que en esta especie vivípara la masa de la camada corresponde al 52% de la masa de la madre, mientras que en *S. aeneus* es del 34% (Rodríguez-Romero *et al.*, 2002).

Particularmente para *Sceloporus grammicus* se ha reconocido una variabilidad considerable en sus características reproductivas en ciertas poblaciones (Leyte-Manrique *et al.*, 2005). Las comparaciones interpoblacionales en dos de los ecosistemas usados por este complejo (matorral a 2,700 m s.n.m. y bosque de pino a 3,600 m s.n.m.) reportan diferencias en los Tamaños de Camada, siendo mayores para el sitio de elevación más alta (4.20 ± 0.13 en Ajusco y 3.50 ± 0.16 en Santiago Tolman) (Bastiaans *et al.*, 2013)

además de una inversión reproductiva proporcional a la talla de las hembras, ya que el tamaño medio de camada incrementa con la LHC de las hembras (Vitt y Price, 1982; Hernández-Salinas *et al.*, 2010). Las variaciones dentro de las poblaciones también son considerables, y se sabe que la fecundidad anual puede variar entre hembras de un mismo sitio, por ejemplo, en algunos sitios las hembras adultas más jóvenes suelen tener fecundidades menores que aquellas hembras más grandes (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013).

Las descripciones más detalladas de esfuerzo reproductivo se han realizado para especies de reptiles de zonas tropicales, y aunque existen trabajos acerca de reptiles de zonas templadas son pocos en comparación, por ello resulta indispensable la incorporación de datos sobre aspectos reproductivos (Tinkle, 1970) particularmente para aquellas especies de reptiles con amplia distribución y con gran variabilidad en los atributos de historia de vida. Por tales motivos, el presente trabajo documenta y compara el esfuerzo reproductivo en hembras de *Sceloporus grammicus* de cuatro sitios distintos, medido como Masa Relativa de la Camada y Tamaño de Camada, así como la relación de Masa Relativa de la Camada y Tamaño de Camada con variables morfométricas de las hembras; se incluyen también datos de los neonatos tales como su masa y talla así como su comparación dentro y entre poblaciones, y se evalúa la posible existencia de una disyuntiva entre tamaño y número de crías.

OBJETIVOS

General:

Comparar el esfuerzo reproductivo de *Sceloporus grammicus* en cuatro sitios del centro México.

Particulares:

1. Analizar si existe relación entre la Masa Relativa de Camada y el Tamaño de Camada con las variables morfométricas de la hembra longitud hocico cloaca, masa preparto, masa relativa y masa posparto.
2. Comparar la Masa Relativa de Camada y Tamaño de Camada entre poblaciones.

3. Analizar la relación entre la condición corporal de las hembras y las características de los neonatos (masa y talla).
4. Examinar la variación intra-camada e inter-poblacional de la masa y la talla de los neonatos.
5. Evaluar la existencia de la posible disyuntiva entre el tamaño y número de las crías.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Sceloporus grammicus (Wiegmann, 1828). La lagartija del mezquite es una especie de talla pequeña, los machos son más grandes que las hembras ya que presentan una longitud hocico cloaca (LHC) que va desde los 52.3 a 59.7 mm y las hembras 49.1 a 57.4 mm, sin embargo, se sabe que la LHC es variable entre poblaciones de diferentes altitudes (Lemos-Espinal, 1998; Hernández-Salinas *et al.*, 2010; Ramírez –Bautista *et al.* 2011). Tienen un cuerpo ligeramente robusto, con un peso variable de 2.5 a 7.2 g (Sites, 1995). Su coloración dorsal va desde el gris claro a gris oscuro, con figuras onduladas en forma de reticulaciones de color negro que se distribuyen por el cuerpo hasta la región caudal, la zona ventral es gris oscuro (Figura 1), poseen manchas gulares en distintas coloraciones (Bastiaans *et al.*, 2013). Los machos tienen parches en la región ventral de color azul turquesa y presentan escamas postcloacales agrandadas (Ramírez-Bautista, 2004; Hernández-Salinas *et al.*, 2010). La talla mínima a la madurez para las hembras (LHC) varía de 44.69 a 54.24 mm en poblaciones de elevación baja (de 500 a 1875 m s.n.m.) (Ramírez-Bautista *et al.*, 2011), mientras que en poblaciones de elevaciones altas (3400 a 4600 m s.n.m.) es de 37 a 39 mm (Lemos-Espinal *et al.*, 1998).

La lagartija del mezquite *S. grammicus* es vivípara, de hábitos arborícola-terrestre, diurna; habita desde los 500 hasta más de 4400 m s.n.m. en una gran variedad de hábitats como áreas de chaparral, pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus*; con un amplio intervalo de distribución ya que sus poblaciones van desde el sur de Texas en Estados Unidos hasta el sur de Oaxaca en México (Ramírez-Bautista, 2004; Leyte-Manrique *et al.*, 2005). Comúnmente se le puede encontrar entre las rocas de los pedregales naturales e igualmente en cercos de piedra construidos, así como paredes de

casas, arbustos y sobre rocas (Ramírez-Bautista, 2004). La reproducción es asincrónica, la vitelogénesis ocurre de mayo a octubre con ovulación de noviembre a diciembre, así como desarrollo embrionario de noviembre a marzo (Hernández-Salinas *et al.*, 2010) siendo características variables entre poblaciones (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009).



Figura 1. Individuo hembra de *Sceloporus grammicus*.

Área de estudio

Como se mencionó anteriormente, la lagartija del mezquite presenta una amplia distribución en México, debido a esto se eligieron cuatro sitios de estudio los cuales representan los principales hábitats que *S. grammicus* utiliza; estos sitios difieren en condiciones ambientales tales como el tipo de vegetación que presentan, la temperatura y la altitud en la que se encuentran. En estos sitios los individuos de *S. grammicus* son abundantes, lo que permite obtener tamaños de muestra adecuados para la correcta aplicación de pruebas estadísticas.

Físicamente el área de interés se encuentra localizada dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, que se extiende 130 km desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México (INEGI, 2008). Son cuatro los sitios de estudio (Figura 2):

Nopala de Villagrán, Hidalgo. Ubicada en 20° 18' 24"N y 99° 38' 46"O a 2,400 m s.n.m. (Roth-Monzón *et al.*, 2018) cuenta con un clima templado semi-frío con lluvias en verano y una temperatura media anual de 15°C; su vegetación está dominada por material espinoso y cactáceas principalmente del género *Opuntia* y *Myrtillocactus* (INEGI, 2009) así como palmas (*Yucca filifera*) y maguey pulquero (*Agave atrovirens*) (CONAFOR, 2010). Entre la fauna dominante se encuentran el conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), la lagartija espinosa de colla (*Sceloporus torquatus*) y la culebra terrestre del centro (*Conopsis lineata*) así como una gran diversidad de artrópodos. El uso principal que se le da a la tierra es agrícola y pecuario además de que los pastizales son destinados para el ganado ovino, bovino y caprino (INAFED, 2010) (Figura 3a).

Sierra del Ajusco, Ciudad de México. Este sitio corresponde a la fracción perteneciente a la Delegación Tlalpan de la Ciudad de México 19°20'02" N, 99°51'54"O en el cual predomina el clima templado semi-frío con verano fresco largo y una temperatura media anual de 12°C, con una altitud de 3000 m s.n.m. El tipo de vegetación con mayor superficie es el bosque de coníferas, con especies como el pino de las alturas (*Pinus hartwegii*), oyamel (*Abies religiosa*) y el Zacate aparejo (*Muhlenbergia quadridentata*), pero también presenta vegetación inducida (PAOT, 2009; CONABIO, 2017) (Figura 3b).

Parque Nacional La Maliche, Tlaxcala (PNLM). Corresponde a la quinta elevación más alta del país, predomina el clima templado con una temperatura media anual de 14°C y precipitación anual de 200 a 1,800 mm. Está conformado principalmente por bosques de coníferas, con la presencia de endemismos de algunos roedores del género *Habromys*, el conejo de monte (*Sylvilagus cunicularius*), el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) y el murciélago pinto (*Euderma maculatum*) como especie rara (CONABIO, 2017). Dentro del PNLM se encuentran los dos sitios de estudio restantes: Gaviones, situado en 19°14'38.4" N 98°00'09.9" O y a una altitud de 3300 m s.n.m. (Figura 3c) y Cima, que corresponde a uno de los puntos con mayor elevación del Parque en 19°13'14" N 97°44'54" O a 4028 m s.n.m. (Figura 3d).

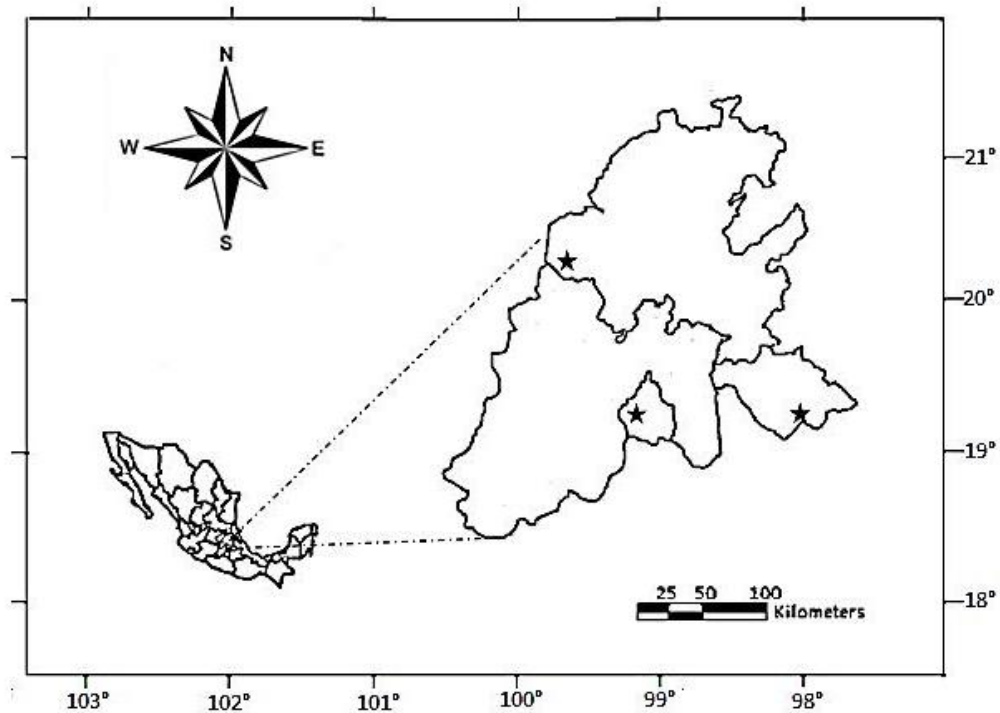


Figura 2. Localización geográfica de los sitios de estudio de *Sceloporus grammicus*

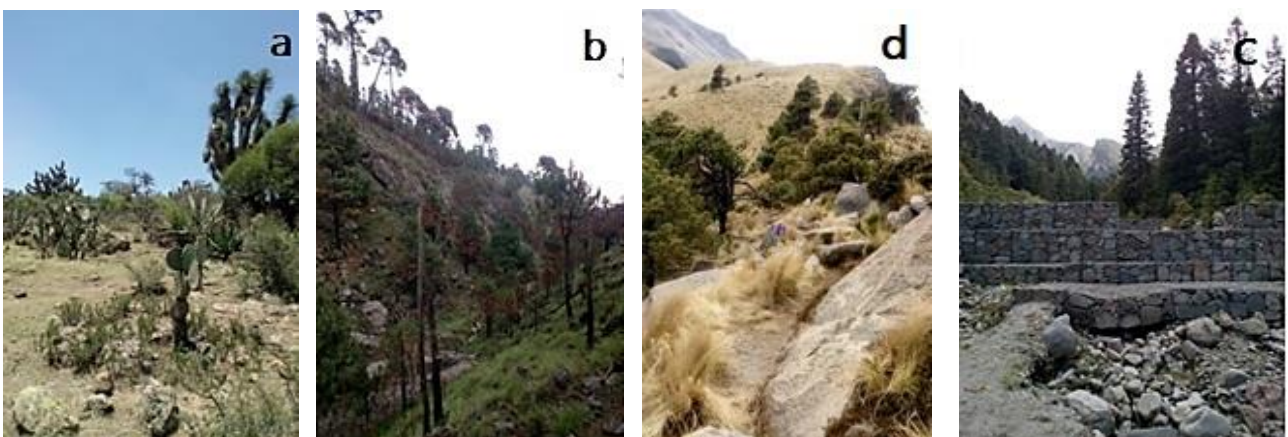


Figura 3. Sitios de estudio: **a)** Nopala **b)** Sierra del Ajusco; **c)** Gaviones; **d)** Cima.

Fase de campo

Se colectaron hembras gestantes de *Sceloporus grammicus* los sitios Nopala, Ajusco, Gaviones y Cima en los meses de abril y marzo del 2019. Se realizó una búsqueda activa de las lagartijas durante el día entre las 10:00 y 17:00 horas en las zonas donde suelen ser encontradas como troncos, sobre rocas y entre estos. La captura de las mismas se realizó

tanto de manera manual como empleando una caña de pesca con lazada corrediza. Al capturar un individuo se verificó que fuese hembra mediante la discriminación de escamas postcloacales, poros femorales y coloración de los parches ventrales que presentan los machos, y por medio de la palpación en la zona ventral nos aseguramos que estuviesen gestantes. Se registró la ubicación de cada individuo mediante las coordenadas geográficas obtenidas con un sistema de posicionamiento global Garmin (eTrex 10), para regresarlas al sitio de captura una vez terminado en trabajo. Se registraron variables morfométricas *in situ*, masa de la hembra, medida con una báscula digital (precisión 0.01g), y la longitud hocico cloaca (LHC) en milímetros utilizando un calibrador vernier (precisión 0.01mm) de cada una de ellas.

Las hembras colectadas fueron trasladadas a la Ciudad de México para su constante monitoreo, cada una se mantuvo en semicautiverio utilizando terrarios individuales con dimensiones 35 x 20 x 22 cm (largo, ancho y alto respectivamente) los cuales fueron acondicionados con sustrato tipo turba (peat moss), un trozo de corteza y rocas como refugio; en cada terrario se colocó solamente una hembra hasta el momento del alumbramiento. El aporte de alimento fue constante a base ninfas de grillos (*Achaeta domestica*, Orthoptera: Gryllidae) y se les suministró agua *ad libitum* en contenedores y por aspersión para procurar la humedad relativa, se mantuvo con un fotoperiodo, temperatura y humedad relativa natural del entorno.

Se revisaron los terrarios cada dos días para detectar alumbramientos, una vez ocurridos registramos los siguientes datos: masa corporal (precisión 0.01g) y LHC (precisión 0.01mm) de cada neonato, Tamaño de Camada (TC) y masa de la camada (suma de los valores individuales), también registramos la masa corporal de la hembra después del alumbramiento (masa absoluta MA). Una vez procesadas, las madres fueron liberadas en el punto exacto de colecta.

Tratamiento estadístico de los datos

Estimamos la Masa Relativa de Camada (MRC) mediante la fórmula propuesta por Cuellar (MRC₁; 1984), debido a que es la más usada en la literatura, de tal manera que los resultados pudiesen ser comparados con estudios previos, esta se compone de la división de la masa total de la camada entre la masa relativa de la hembra:

$$MRC_1 = \frac{\text{Masa de la camada}}{\text{Masa relativa de la hembra}}$$

Donde la masa relativa de la hembra corresponde a la masa que presenta cada hembra antes del parto menos la masa de la camada.

También se utilizó la fórmula propuesta por Rodríguez-Romero *et al.* (MRC_{2i}) ya que se sugiere que ésta refleja de manera fiel el esfuerzo reproductivo debido a que se abstiene del uso de la masa de camada en el denominador, de tal manera que se evita un sesgo estadístico (Muñoz-Nolasco, 2015).

Dicha fórmula se compone de la división de la masa de la camada entre la masa de la hembra después del parto:

$$MRC_2 = \frac{\text{Masa de la camada}}{\text{Masa de la hembra posparto}}$$

Los resultados de ambos índices fueron comparados mediante una prueba de *t* de Student para determinar la posible diferencia entre ellos.

Antes de aplicar cualquier estadístico se evaluó la normalidad de los datos mediante el test de Shapiro–Wilk así como la igualdad de varianzas (contrastados de Levene). En aquellos casos donde ambos requisitos no se cumplieron, se utilizaron las pruebas no paramétricas mencionadas a continuación. Para todas las pruebas realizadas consideramos un nivel de significancia $\alpha=0.05$.

De acuerdo a la situación de cada conjunto de datos, realizamos Análisis de Varianza (ANOVA) o pruebas de Kruskal-Wallis para comparar características reproductoras (talla de las hembras, Tamaño de Camada, masa de camada, talla y masa de neonatos) de los individuos provenientes de cada sitio; en caso de encontrar diferencias significativas se aplicó la correspondiente prueba post hoc (Tukey o Dunn según el caso de normalidad) para determinar entre qué grupos pareados existen las diferencias.

Mediante regresión lineal simple se analizó la asociación entre los índices de MRC, TC y MC con los datos morfométricos de las hembras (LHC, Masa preparto, Masa relativa, Masa postparto) (Rodríguez-Romero *et al.*, 2005).

Para evaluar si la condición corporal de la hembra afecta las características de las camadas se utilizaron los residuos de la regresión de la masa de las hembras contra su LHC (como medida de condición corporal de la hembra) como variable independiente, contra TC y masa promedio de las crías como variables dependientes en distintas regresiones (Castro-Franco *et al.*, 2011; Muñoz-Nolasco, 2015).

Para medir la variación de la MRC y el TC entre las hembras de una misma población se utilizó en coeficiente de variación expresado como:

$$CV = \left(\frac{\text{desviación estándar}}{\text{media}} \right) * 100$$

Se calculó la variación de la LHC y la masa promedio de los neonatos dentro de las camadas individuales, se consideró un CV < 5% como no variable y > 5.1% como variable (Castro-Franco *et al.*, 2011; Muñoz-Nolasco, 2015).

Con la finalidad de evaluar la posible disyuntiva (trade off) entre el tamaño y el número de crías, se examinó la relación entre el Tamaño de Camada (TC) y la masa promedio de las crías mediante un Análisis de Covarianza (ANCOVA), utilizando la talla de la hembra (LHC en mm) como covariable. Ya que los datos correspondientes a la masa media de las crías no presentaron normalidad, estos fueron transformados a sus logaritmos base 10 para cumplir dicho supuesto del ANCOVA (Bastiaans *et al.*, 2013; Muñoz-Nolasco, 2015).

Dado que la masa de un individuo *post mortem* varía considerablemente en comparación con los individuos vivos, los análisis que involucraron masa tanto madres como crías, sólo fueron tomados en cuenta si el registro se realizó con lagartijas vivas. Sin embargo, los análisis que implicaron el Tamaño de Camada (TC) incluyeron los registros de crías muertas, ya que esta condición no afecta el número de individuos. Los análisis estadísticos, gráficos y tablas se realizaron con ayuda de los paquetes de Software PAST 3.22 y SigmaStat32.

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 111 neonatos vivos provenientes de 46 hembras (Nopala=9, Ajusco=12, Gaviones=14, Cima =11), las cuales presentaron una talla general promedio de 48.05 ± 4.75 mm de LHC. Los valores medios de talla para cada sitio fueron 52.4 ± 1.90 para Nopala, 49.8 ± 5.93 en Gaviones; 46.34 ± 2.14 para Cima y 45.62 ± 3.93 en Ajusco. Las hembras gestantes de Nopala presentaron tallas significativamente mayores que el resto de las hembras en los otros sitios de estudio ($H=14.42$, $p=0.02$) (Figura 4, Tabla 1).

Características de las camadas (TC, MC, MRC_1 y MRC_2): variaciones y comparación entre sitios.

El Tamaño de Camada general para las hembras gestantes de los cuatro sitios de estudio fue de 2.87 ± 1.2 individuos, con una masa de camada general de 0.72 ± 0.14 g (Tabla 1, Figura 4), siendo ambos atributos variables en los cuatro sitios (todos los CV > 5.1%). El sitio Cima presentó el menor valor medio de TC con 2.29 ± 0.48 individuos y el menor coeficiente de variación del TC con 21.35%, los tres sitios restantes presentaron valores similares de variación (Nopala=42%, Gaviones=41.85%, Ajusco=42.9%). Los cuatro sitios presentan un TC y MC similar, ya que no obtuvimos diferencias significativas al compararlos ($H=5.94$, $p=0.11$ para Tamaño de Camada y $F=1.49$, $p=0.23$ para masa de camada).

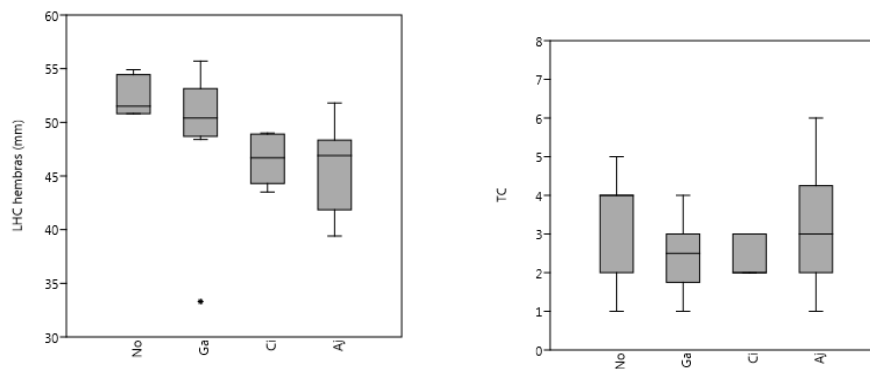


Figura 4. Diagrama de caja de longitud hocico-cloaca (LHC) y Tamaño de Camada (TC) para los cuatro sitios de estudio. El punto presenta valor atípico.

Tabla 1. Valores promedio (\pm desviación estándar) e intervalo (entre paréntesis) de los parámetros registrados para los cuatro sitios en donde habita *Sceloporus grammicus*. LHC: longitud hocico-cloaca, TC: Tamaño de Camada, MC: masa de camada, MRC: Masa Relativa de Camada. Se presenta n=: tamaño de muestra. La última columna representa los valores generales obtenidos, es decir, valores promedio para la especie.

	Nopala	Ajusco	Gaviones	Cima	<i>S. grammicus</i>
LHC (mm) hembras	52.4 \pm 1.9 (50.8-54.9) n=5	45.62 \pm 3.93 (39.4-51.8) n=12	49.8 \pm 5.93 (33.3-55.7) n=11	46.34 \pm 2.14 (43.5-49) n=7	48.05 \pm 4.75 (33.3-55.7) n=35
Masa prep (g)	4.57 \pm 0.59 (4.1-5.86) n=7	3.53 \pm 0.94 (1.82-4.91) n=16	4.52 \pm 0.51 (3.5-5.43) n=10	3.22 \pm 0.40 (2.43-3.68) n=7	3.9 \pm 0.89 (1.82-5.86) n=40
Masa postp (g)	3.09 \pm 0.59 (2.4-4.04) n=6	2.37 \pm 0.62 (1.4-3.79) n=11	2.81 \pm 0.39 (2.36-3.66) n=11	2.37 \pm 0.35 (2.1-3.11) n=7	2.63 \pm 0.31 (1.4-4.04) n=35
Masa dif (g)	3.58 \pm 0.56 (2.84-4.34) n=7	2.9 \pm 0.75 (1.61-3.97) n=11	3.75 \pm 0.67 (2.92-5.29) n=10	2.57 \pm 0.38 (1.86-3.09) n=7	3.20 \pm 0.76 (1.61-5.29) n=35
TC	3.29 \pm 1.38 (1-5) n=7	3.28 \pm 1.4 (1-6) n=18	2.43 \pm 1 (1-4) n=14	2.29 \pm 0.49 (2-3) n=7	2.87 \pm 1.2 (1-6) n=46
MC	0.98 \pm 0.47 (0.31-1.52) n=7	0.65 \pm 0.41 (0.21-1.38) n=13	0.69 \pm 0.33 (0.14-1.22) n=14	0.65 \pm 0.01 (0.5-0.83) n=7	0.72 \pm 0.14 (0.14-1.52) n=41
MRC ₁	0.29 \pm 0.15 (0.08-0.49) n=7	0.21 \pm 0.12 (0.06-0.46) n=12	0.22 \pm 0.01 (0.03-0.36) n=10	0.26 \pm 0.003 (0.18-0.31) n=7	0.24 \pm 0.11 (0.03-0.49) n=36
MRC ₂	0.36 \pm 0.14 (0.11-0.53) n=6	0.27 \pm 0.16 (0.9-0.61) n=11	0.29 \pm 0.08 (0.16-0.37) n=11	0.28 \pm 0.03 (0.19-0.33) n=7	0.29 \pm 0.12 (0.09-0.61) n=35

Al comparar las dos maneras en que evaluamos la MRC obtuvimos diferencias estadísticamente significativas ($t_{0.05, 699L} = -2.12$, $p = 0.04$) por lo que tanto MRC₁ como MRC₂ se consideraron en los análisis posteriores.

Los valores medios generales obtenidos para MRC_1 y MRC_2 fueron 0.29 ± 0.002 y 0.24 ± 0.02 respectivamente, siendo variables dentro de cada uno de los sitios ($CV > 5.1\%$ en todos los casos). Los cuatro sitios de estudio son similares en cuanto a ambos índices de MRC, ya que no observamos diferencias significativas ($F=0.9$ $p=0.45$ para MRC_1 ; $F=0.81$ $p=0.5$ para MRC_2).

Variables morfométricas de las hembras y atributos de sus camadas (TC y MRC)

No se observaron correlaciones significativas entre la MRC_2 y las características morfométricas de las hembras (LHC, Masa preparto, Masa diferencia y Masa posparto) en ninguno de los cuatro sitios (Tabla 2, Figura 5b). En el sitio Gaviones la masa relativa de la hembra se relacionó de manera negativa con el índice de MRC_1 , así como con el Tamaño y la Masa de Camada (Tabla 2, Figura 6). Para el sitio Ajusco, encontramos relación positiva entre el tamaño de camada y masa de camada con la LHC y la masa preparto de las hembras (Tabla 2, Figura 7).

Tabla 2. Coeficientes de correlación (r) de las características morfométricas de las hembras cada sitio de estudio vs características sus camadas. LHC: longitud hocico-cloaca, Mprep: masa de la hembra preparto, Mrel: masa relativa de la hembra, Mposp: masa de la hembra posparto, TC: Tamaño de Camada, MC: masa da camada, MRC: Masa Relativa de Camada 1 y 2 (ver materiales y métodos). Entre paréntesis se indica el valor de p . Un * indica significancia estadística ($p < 0.05$).

		TC	MC	MRC_1	MRC_2
LHC	N	-0.51 (0.38)	-0.40 (0.5)	-0.60 (0.28)	-0.63 (0.25)
	A	0.75 (0.005)*	0.57 (0.05)*	0.32 (0.33)	0.25 (0.44)
	G	0.53 (0.08)	0.59 (0.06)	0.07 (0.84)	0.03 (0.93)
	C	0.46 (0.29)	0.31 (0.49)	0.06 (0.9)	-0.06 (0.88)
Mprep.	N	0.54 (0.21)	0.47 (0.28)	0.13 (0.78)	-0.18 (0.74)
	A	0.58 (0.02)*	0.62 (0.01)*	0.30 (0.33)	0.37 (0.29)
	G	-0.20 (0.59)	-0.18 (0.62)	-0.31 (0.38)	0.23 (0.54)
	C	0.46 (0.3)	0.38 (0.39)	-0.38 (0.41)	0.01 (0.98)
Mrel.	N	-0.19 (0.68)	-0.32 (0.48)	-0.64 (0.13)	-0.73 (0.09)
	A	0.48 (0.11)	0.27 (0.40)	-0.08 (0.79)	0.04 (0.90)
	G	-0.64 (0.047)*	-0.65 (0.041)*	-0.74 (0.014)*	-0.38 (0.31)
	C	0.24 (0.61)	0.1 (0.84)	-0.63 (0.13)	-0.26 (0.58)
Mposp.	N	0.29 (0.57)	0.14 (0.79)	-0.29 (0.57)	-0.43 (0.40)
	A	0.47 (0.14)	0.42 (0.19)	0.30 (0.40)	-0.10 (0.78)
	G	-0.27 (0.44)	0.31 (0.36)	0.11 (0.78)	-0.02 (0.95)
	C	0.02 (0.97)	0.01 (0.98)	-0.37(0.41)	-0.5 (0.22)

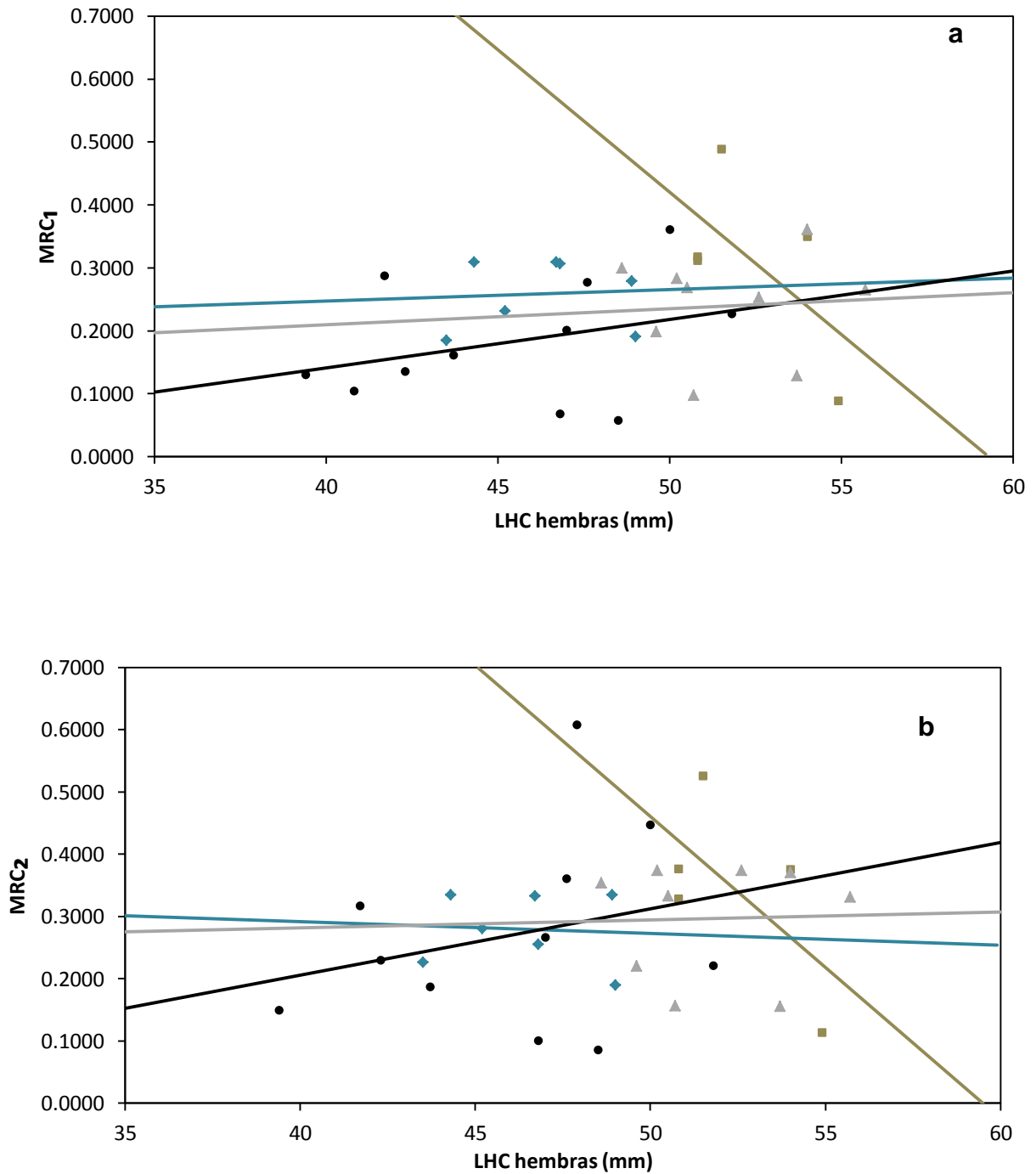


Figura 5. Relación entre la longitud hocico-cloaca (LHC) de las hembras y la Masa Relativa de Camada de ambos índices (MRC₁ 2a, MRC₂ 2b) en Nopala (cuadros cafés); Ajusco (círculos negros); Gaviones (triángulos grises) y Cima (rombos azules) respectivamente. Para cada sitio se muestra la línea de tendencia.

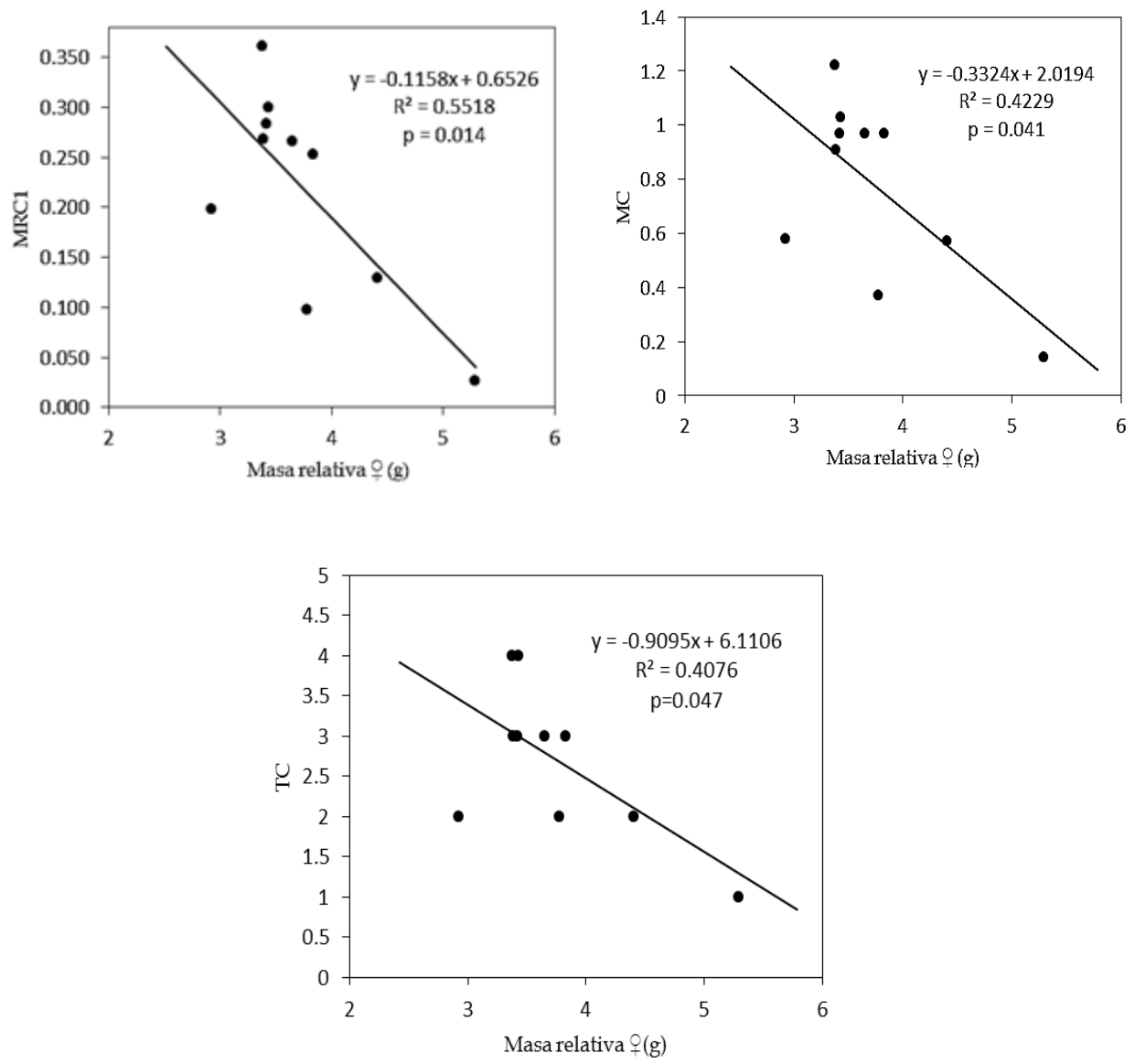


Figura 6. Relación entre la masa relativa de la hembra y atributos de camada (MRC₁: Masa Relativa de Camada, MC: masa de camada, TC: Tamaño de Camada) de las hembras pertenecientes al sitio Gaviones.

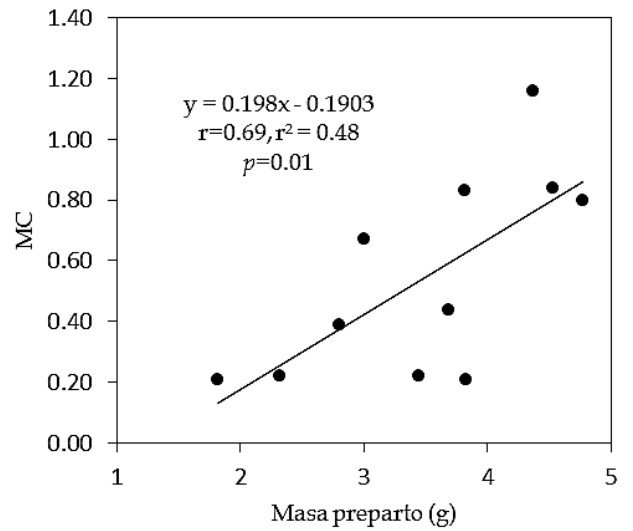
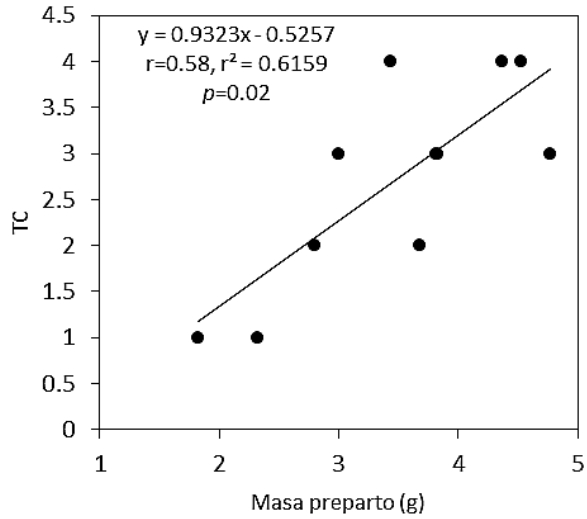
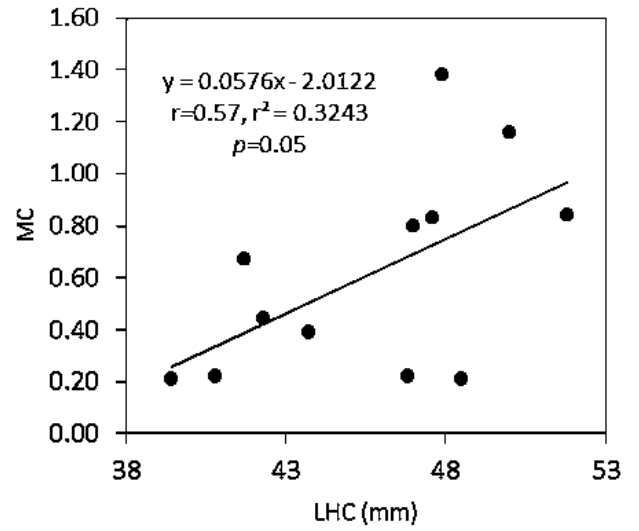
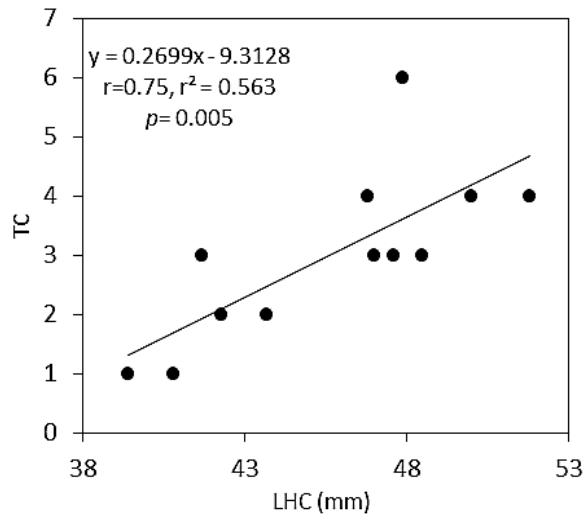


Figura 7. Gráficos de correlación lineal de las características reproductivas que presentaron significancia estadística, pertenecientes al sitio Ajusco. LHC: longitud hocico-cloaca, Masa preparto: masa total de la hembra y la crías, MC: masa de camada, TC: Tamaño de Camada.

Atributos de los neonatos

Las crías de las hembras del sitio Nopala presentaron una talla promedio mayor que el resto de las demás (22.84 ± 0.19 mm), las más pequeñas corresponden al Ajusco con 20.32 ± 0.15 mm (tabla 3, figura 8); al comparar estas tallas entre los cuatro sitios obtuvimos diferencias significativas ($H=44.15$, $p<0.01$) a excepción de los sitios Cima y Gaviones, de tal manera que estos son estadísticamente similares en cuanto a la LHC de los neonatos ($U=216$, $p=0.59$).

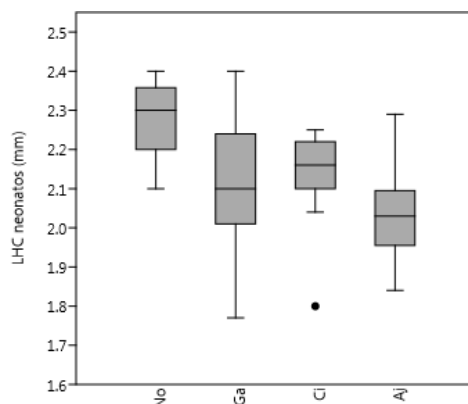


Figura 8. Diagrama de caja de longitud hocico-cloaca (LHC) de los neonatos de cada sitio de estudio. El punto representa valor atípico. No:Nopala, Ga:Gaviones, Ci:Cima, Aj:Ajusco.

El valor medio general para la masa de los neonatos fue de 0.27 ± 0.05 g, siendo los individuos de Nopala los más pesados (0.31 ± 0.04 g) y los de Ajusco los más ligeros con 0.24 ± 0.03 g (tabla 3). Al comparar este atributo entre sitios, obtuvimos diferencias significativas ($H=36.99$; $p<0.01$), específicamente para el sitio Nopala con el resto de los sitios (Ajusco $p<0.01$, Gaviones $p<0.01$, y Cima $p<0.01$).

Tabla 3. Valores promedio (\pm desviación estándar) e intervalo (entre paréntesis) de los parámetros registrados para los neonatos de los cuatro sitios. n=: tamaño de muestra.

	Nopala	Ajusco	Gaviones	Cima	<i>S. grammicus</i>
Masa (g) crías	0.31 ± 0.04 (0.25-0.4) n=22	0.24 ± 0.03 (0.17-0.31) n=41	0.28 ± 0.04 (0.14-0.36) n=34	0.29 ± 0.06 (0.14-0.38) n=16	0.27 ± 0.05 (0.14-0.4) n=113
LHC (mm) crías	22.84 ± 0.90 (21-24) n=22	20.32 ± 0.97 (18.4-22.9) n=41	21.22 ± 1.54 (17.7-24) n=33	21.32 ± 1.3 (18-22.5) n=15	21.22 ± 1.48 (17.7-24) n=111

Respecto a la variación dentro de camadas individuales, la LHC mostró ser menos variable que la masa de los neonatos en los cuatro sitios. El CV promedio de LHC de los neonatos de los cuatro sitios no mostró variación considerable (Nopala 1.97% n=7; Ajusco 3.64% n=13; Gaviones 4.58% n=14; Cima 3.05% n=7). En cuanto a la variación de la masa de las crías, únicamente el sitio Nopala no indicó un porcentaje considerable (CV=4.59% n=7) en comparación con el resto de los sitios (Ajusco 7.86% n=13; Gaviones 7.76% n=14; Cima 16.79% n=7). No encontramos relación significativa entre el número de crías (TC) o la masa promedio de las mismas y la condición corporal de las hembras (Tabla 4).

Tabla 4. Relación entre la condición corporal de las hembras con TC y masa de los neonatos. Se observan coeficientes de correlación (r), entre paréntesis se indica el valor de *p*. En ninguna relación se observa significancia estadística (*p*>0.05 en todos los casos). TC: Tamaño de Camada, LHC: longitud hocico-cloaca, Masa prep: masa preparto de la hembra, Masa posp: masa de la hembra después del parto.

Condición corporal ♀ (Residuos)	Sitio	TC	Masa media de neonatos
LHC vs Masa prep.	N	0.79 (0.11)	-0.60 (0.29)
	A	0.10 (0.78)	0.49 (0.12)
	G	0.38 (0.31)	0.06 (0.87)
	C	0.30 (0.51)	- 0.08 (0.87)
LHC vs Masa posp.	N	0.60 (0.23)	-0.60 (0.28)
	A	-0.19 (0.57)	-0.28 (0.42)
	G	0.17 (0.65)	0.06 (0.88)
	C	- 0.36 (0.43)	0.18 (0.70)
LHC vs Masa relativa	N	0.29 (0.64)	-0.72 (0.17)
	A	0.04 (0.91)	0.07 (0.85)
	G	-0.33 (0.38)	- 0.38 (0.31)
	C	0.09 (0.84)	- 0.17 (0.71)

Relación entre el tamaño y el número de crías

Gráficamente, los individuos de Nopala y Cima muestran una relación negativa entre la masa media de las crías y el número de estas (Figura 9a y 9c), contrario a lo que ocurre en el sitio Ajusco (Figura 9b). Únicamente el sitio Ajusco presentó significancia estadística ($r^2=0.4$, $p=0.33$; $r^2=0.2$, $p=0.25$; $r^2=0.11$, $p=0.002$ respectivamente). En los individuos del sitio Gaviones no observamos relación entre ambos atributos ($r^2=0.01$ $p=0.74$), sin presentar significancia estadística. (Figura 9d).

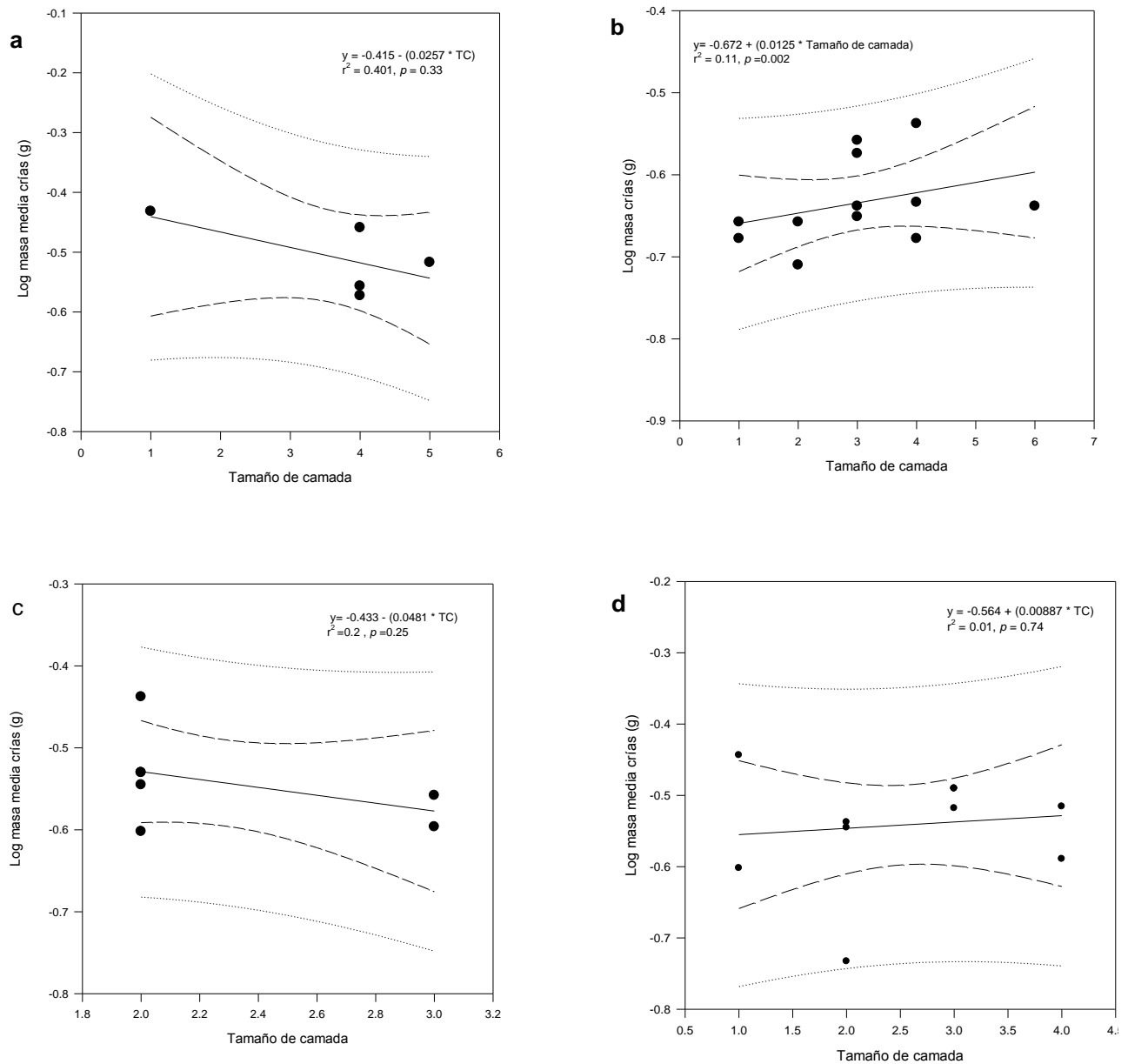


Figura 9. Relación de la masa media de las crías (g) con el Tamaño de Camada en los cuatro sitios de estudio, donde: (a) Nopala, (b) Ajusco; (c) Cima; (d) Gaviones. Se observan línea de regresión (línea sólida), límites de confianza (líneas discontinuas) y límites de predicción (punteados).

DISCUSIÓN

En el grupo de los reptiles es sabido que las poblaciones de elevaciones más bajas a menudo exhiben mayores tamaños corporales tanto en masa como en talla, así como tasas de crecimiento más rápidas (Leyte-Manrique *et al.*, 2005; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008). Los resultados aquí presentados son consistentes con esta idea, de manera que las hembras gestantes del sitio con menor elevación (Nopala) presentan mayores tallas. En varios grupos de animales el tamaño corporal suele presentar una variación sustancial que frecuentemente está relacionada con variaciones en las características reproductivas (Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1992). Este patrón observado en las hembras de *Sceloporus grammicus* es conocido como la regla de Bergmann (1847) inversa, en la que sitios más bajos y potencialmente más cálidos permiten a los animales ectotermos alcanzar mayores tallas (Díaz-Marín, *et al.* 2018).

Tamaño de Camada. El valor general de Tamaño de Camada aquí reportado es relativamente bajo para las hembras de *S. grammicus*, 2.87 ± 0.18 individuos por hembra gestante con respecto a la media 5.20 ± 0.25 individuos estimada para algunas lagartijas de zonas templadas en México (Rodríguez-Romero *et al.*, 2005).

Sin embargo, en el caso de los individuos del sitio Ajusco y Gaviones, el número de crías es consistente con reportes previos de poblaciones de *S. grammicus* de altitud similar (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). En las hembras de Nopala, el valor medio anteriormente reportado corresponde a 2.57 crías (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013) ligeramente menor a la media 3.29 aquí presentada, que en comparación con otros sitios similares, representan valores bajos (Hernández-Salinas *et al.*, 2010). Se sabe que el tamaño de camada en *S. grammicus* puede variar considerablemente desde 4 hasta 12 crías (Méndez-de la Cruz *et al.*, 2018), y suele aumentar conforme incrementa la LHC de las hembras (Ramírez-Bautista *et al.*, 2011).

Dentro del sitio Ajusco, las hembras de *S. grammicus* más grandes, tanto en talla como masa, presentan mayor tamaño de camada; reportes similares en donde el número de crías incrementa con el tamaño corporal de las hembras han sido observados en otros grupos de reptiles como *Plestiodon* (e. g. *P. dugesii*, Muñoz-Nolasco, 2011; *P. indubitatus*, Lagunas-Cortés, 2014) y miembros de la familia Phrynosomatidae (Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018) incluyendo algunas especies del género *Sceloporus* (*S. aeneus*, *S. bicanthalis* Rodríguez-Romero *et al.*, 2002; *S. mucronatus*, *S. bicanthalis* Rodríguez-Romero *et al.*,

2005), así como en *S. grammicus* (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Hernández-Salinas *et al.*, 2010). Este es uno de los principales patrones encontrados en lagartijas de zonas templadas (Tinkle, 1970). No obstante, para los sitios Nopala y Cima esta relación no resultó significativa. Cabe mencionar que reportes intraespecíficos en la lagartija *Uta stansburiana* han señalado que, a pesar de la relación positiva entre la talla de las hembras y su TC, las poblaciones suelen diferir en el grado de correlación (Tinkle *et al.*, 1970).

Masa Relativa de Camada. Los valores medios de MRC aquí presentados ($MRC_1 = 0.24$ y $MRC_2 = 0.29$) se encuentran en el intervalo para lagartijas señalado por Roff (1992), quien considera de 5 a 40% con una media general de 21%; la Masa Relativa de Camada o Nidada en lagartijas generalmente corresponde a menos de la mitad de la masa del cuerpo de las hembras, es decir menos de 0.5 (Shine, 1980). Particularmente, los resultados aquí presentados son consistentes con los intervalos observados por Bastiaans *et al.*, (2013) para dos poblaciones de *S. grammicus* (0.14-0.74 y 0.09-0.76).

No observamos correlaciones significativas entre la MRC_2 y las características morfométricas de las hembras en ninguno de los cuatro sitios y únicamente encontramos relación negativa entre la masa relativa de las hembras y el índice de MRC_1 para las hembras del sitio Gaviones. En la mayoría de los reptiles, la MRC es relativamente constante con la edad de las hembras dentro de una misma especie (Shine y Schwarzkopf, 1992) y la fecundidad suele aumentar con la talla de estas (Tinkle, 1969), particularmente dentro del género *Sceloporus* se han reportado algunas relaciones positivas entre MRC y LHC de las hembras (Rodríguez-Romero *et al.*, 2002). Pese a las generalidades, algunos de los reportes en el grupo de los reptiles no consistentes con esta idea (Muñoz-Nolasco, 2015). Específicamente en *S. grammicus* esta relación parece ser un tanto lábil, ya que por un lado Rodríguez-Romero *et al.* (2005) no favorecen la relación de MRC con los atributos de las hembras como su masa y LHC, sin embargo, en otras poblaciones existe dicha relación, donde las hembras gestantes de este complejo grupo invierten proporcionalmente más en sus camadas (Bastiaans *et al.*, 2013).

En el caso de las hembras del sitio Gaviones, una relación negativa entre masa de la hembra y su MRC_2 sugiere que las hembras con menor masa presentan mayor MRC, es decir, invierten más en su descendencia que las de mayor masa. Aunque no es una relación frecuente dentro de los lacertilios, la disminución de la MRC al incrementar la talla o masa corporal ha sido observada con anterioridad para algunas poblaciones de *Phrynosoma* como *P. cornutum* (Ballinger, 1974) y *P. orbiculare* (Suárez-Rodríguez *et al.*,

2018) e incluso al discriminar entre clases de edad en *P. douglassii* la MRC parece disminuir con la edad (Powell y Russell, 1991).

Es de destacar que dicho patrón de senilidad en la reproducción es considerado como uno de los criterios para medir la senescencia en el grupo de los vertebrados (Comfort, 1979). Esto resulta particularmente importante debido a que en los reptiles son escasos los estudios detallados sobre envejecimiento (Patnaik 1994, Hoekstra, *et al.*, 2019). Aunque son limitados, los estudios con datos de campo sugieren que, de hecho, el envejecimiento puede estar bien representado entre los reptiles (Ferguson, 1985, Hoekstra, *et al.*, 2019). Los datos aquí presentados para las hebras del sitio Gaviones, podrían contribuir a señalar un patrón de senescencia reproductiva.

Comparación TC y MRC entre sitios. El menor valor promedio del Tamaño de Camada corresponde al sitio de mayor elevación (Cima), podemos observar una disminución en los valores medios de dicho atributo en los sitios restantes; algunos reportes previos sugieren que las poblaciones de *S. grammicus* de elevaciones altas tienden a presentar camadas menores (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Hernández-Salinas *et al.*, 2010); pese a esta tendencia, nuestros datos no mostraron significancia estadística.

Diferencias en atributos reproductivos incluyendo MRC y TC han sido ampliamente reportadas en comparaciones interpoblacionales de reptiles (Tinkle *et al.*, 1970; Stearns, 1992; Jenkis *et al.*, 2009; Du *et al.*, 2014) y en el caso de algunas poblaciones de *S. grammicus* estas variaciones comprenden el desarrollo folicular, tamaño de la cría al nacer, periodo reproductivo y por supuesto el Tamaño de Camada (Leyte-Manrique *et al.*, 2005) que frecuentemente se relacionan con variaciones genéticas o condición fisiológica y su capacidad de respuesta a factores ambientales como disponibilidad de alimentos, temperatura o carga parasitaria (Stearns, 1992). No obstante, los datos aquí presentados señalan similitud entre los cuatro sitios respecto a su TC y MRC.

Se sugiere que cada especie tiene una MRC característica que suele ser moldeada principalmente por el modo de forrajeo, la morfología de la hembra o la estrategia de escape frente al depredador (Vitt y Price 1982, Shine, 1992; Suárez-Varón, 2017), sin embargo se reconoce que la MRC puede ser afectada por factores extrínsecos como la disponibilidad de recursos.

Se ha propuesto que las hembras grávidas corren un mayor riesgo de mortalidad que las hembras no gestantes porque la masa de la descendencia reduce la movilidad, de tal manera que las hace más susceptibles a ataques de depredadores (Vitt y Price 1982, Shine y Schwarzkopf, 1992). Sin embargo, se ha demostrado que las hembras grávidas de algunas lagartijas y serpientes exhiben actividad reducida o se vuelven menos conspicuas en la superficie (Sánchez-Trejo *et al.*, 1996, Cooper *et al.*, 1990). Particularmente en el caso de *S. grammicus*, análisis de supervivencia entre hembras gestantes y no gestantes no evidencian diferencias significativas (Sánchez-Trejo *et al.*, 1996). Este fenómeno ha sido explicado desde un enfoque etológico, de tal manera que dichas adaptaciones conductuales compensan la vulnerabilidad adicional a la depredación.

En conjunto, los datos aquí presentados indican que las hembras gestantes de Ajusco se ajustan a los patrones anteriormente reportados para los lacertilios y específicamente los de zonas templadas. Por otro lado, y menos frecuente son las relaciones negativas entre medidas morfométricas de las hembras y sus atributos de camadas como lo observado para los individuos del sitio Gaviones. En el caso de los dos sitios restantes (Nopala y Cima), las complejidades del muestreo en dichas zonas, se ven reflejadas en el tamaño muestral poco adecuado, de tal manera que esto puede ser el factor principal en no observar relaciones significativas.

Atributos de la descendencia. Nuestros resultados indican que los neonatos del sitio Nopala son los más grandes de los cuatro sitios tanto en talla como en masa; las variaciones interpoblacionales observadas en los atributos reproductivos son a menudo influenciados de manera importante por factores a escalas microgeográficas (Jenkins *et al.*, 2009). Cabe mencionar que, en lo que respecta a la talla de los neonatos, los sitios ubicados dentro del Parque Nacional La Malinche (Cima y Gaviones) son estadísticamente similares de tal manera que la altitud parece no ser un elemento determinante para moldear dicho atributo.

De manera intrapoblacional, la talla de los neonatos no presentó variación considerable en ninguno de los sitios de estudio, por lo que la idea general es que una hembra gestante de *S. grammicus* da a luz a neonatos de tallas similares, sugiriendo que este es un atributo optimizado dentro de las camadas y en los cuatro sitios. Sin embargo, no ocurre lo mismo con la masa dentro de las camadas (entre los neonatos de una sola hembra), ya que encontramos variación para tres de los cuatro sitios estudiados (únicamente el sitio Nopala no indicó variación en este atributo). Si bien es cierto que la masa corporal dada una LHC

puede ser muy variable a causa de la comida ingerida (Warne y Charnov, 2008), podemos descartar este escenario ya que la revisión constante de las hembras nos permitió detectar los alumbramientos casi inmediatamente, impidiendo la oportunidad de ocurrir la alimentación (ver materiales y métodos), por esta razón sugerimos que para los sitios Ajusco, Gaviones y Cima no existe una optimización para la masa de la descendencia, favoreciendo así una mayor variación en este atributo; observaciones similares han sido reportadas para algunos otros reptiles (Castro-Franco *et al.*, 2011; Pérez-Mendoza *et al.*, 2018). La falta de optimización a menudo es interpretada como una adaptación que facilita el ajuste de diferentes fenotipos en ambientes locales heterogéneos, tal y como sucede en el caso de *Ctenosaura pectinata*, Castro-Franco *et al.* (2011) sugieren que la falta de optimización en la talla y masa de los huevos en las nidadas puede estar estrechamente relacionada con la sequía extrema del sitio.

Una de las hipótesis propuestas en relación a la canalización del esfuerzo reproductivo refiere que la talla de las crías se ha optimizado mediante selección natural de tal manera que presenta estabilidad en los individuos de cada especie, así que un incremento en la inversión materna por parte de las hembras más grandes podemos verlo traducido en un mayor número de crías o huevos, es decir, se favorece el aumento en el Tamaño de Camada o Nidada y no en la producción de individuos más grandes (crías o huevos) (Brockelman 1975, Smith y Fretwell 1974; Rodríguez-Romero *et al.*, 2002).

Tamaño versus número de crías. La relación que existe entre el tamaño y el número de crías que una hembra es capaz de producir ha sido analizada ampliamente desde enfoques teóricos (Warne y Charnov, 2008; Schroderus *et al.*, 2012) y experimentales (Cox y Colsbeek 2006; Wang *et al.*, 2011) así como sus comparaciones (Uller y Olsson, 2005). La naturaleza de la que surge esta disyuntiva (trade off) está dada por la disponibilidad de los recursos finitos (Roff, 1992). La fracción de recursos destinada a la reproducción es inevitablemente dirigida a la producción de muchas crías pequeñas o pocas grandes (Smith y Fretwell, 1974; Shine 2005).

Los resultados aquí presentados sugieren que en *S. grammicus* existen variaciones interpoblacionales en la correlación talla-número de la descendencia, ya que encontramos una tendencia de disyuntiva (trade off) entre la masa de las crías y el número de estas para los sitios Nopala y Cima, mientras que los individuos de Ajusco y Gaviones no se observó tal correlación. En lacertilios se conoce una amplia gama de correlaciones fenotípicas entre estos dos atributos de la descendencia (Muñoz- Nolasco, 2015; Ljungström *et al.*, 2016)

siendo las correlaciones negativas las más frecuentemente reportadas (Amat, 2008; Warne y Charnov, 2008; Ljungström *et al.*, 2016). Particularmente nuestros resultados son consistentes con un reporte previo para dos poblaciones de *S. grammicus* (Bastiaans *et al.*, 2013). Esta variación podría deberse a las distintas respuestas locales por parte de los individuos dada una variabilidad en las condiciones ambientales de cada sitio.

Sin embargo, esta disyuntiva (trade off) a menudo es enmascarado por distintos elementos que hacen complicada la observación de esta correlación (Uller y Olsson, 2005). Entre los principales factores bióticos se encuentran la edad de las hembras (Uller y Olsson, 2005), el limitado espacio abdominal materno y el tamaño pélvico (Schroderus *et al.*, 2012); por otro lado, se reconoce la alta variación en la adquisición de recursos (Ljungström *et al.*, 2016) y la disponibilidad de estos (Charnov y Warne 2008) como factores abióticos. Además, algunos lacertilios ovíparos se ha demostrado que la frecuencia de puesta puede afectar importantemente la disyuntiva (trade off) talla- número de descendencia (e. g. *Eremias argus* en Wang *et al.*, 2011). Adicionalmente se propone que algunas hembras de reptiles, incluyendo *S. grammicus*, tienen la capacidad de ajustar su inversión reproductiva en respuesta a las condiciones cambiantes durante una temporada reproductiva (Bastiaans *et al.*, 2013; Ramírez-Bautista *et al.*, 2020), lo que representaría una fuente de variación adicional.

CONCLUSIONES

Las hembras de *Sceloporus grammicus* de los sitios aquí presentados exhiben diferencias en cuanto a la relación de sus variables morfométricas (masa y talla) y el Tamaño de Camada y Masa Relativa de Camada.

Los valores de Masa Relativa de Camada y Tamaño de Camada son similares entre las hembras gestantes de *Sceloporus grammicus* de los cuatro sitios de estudio, por lo que estos atributos parecen estar bien optimizados entre las hembras de tales sitios, sin embargo se sugiere la incorporación de un mayor tamaño de muestra para respaldar los datos aquí presentados.

La condición corporal de las hembras de *S. grammicus* no se correlaciona con el número de crías o la masa promedio de las mismas en los cuatro sitios de estudio.

La talla de neonatos de las hembras de *S. grammicus* no es variable entre camadas ni sitios de estudios, por lo que este atributo parece estar conservado.

Se sugiere que en *S. grammicus* existen variaciones interpoblacionales respecto a la correlación talla-número de la descendencia; únicamente las hembras de dos sitios (Nopala y Cima) presentaron una tendencia a esta disyuntiva (trade off).

LITERATURA CITADA

Amat, F. (2008). Exploring female reproductive tactics: trade-offs between clutch size, egg mass and newborn size in lacertid lizards. *The Herpetological Journal*, 18(3), 147-153.

Ballinger, R. E. (1974). Reproduction of the Texas horned lizard, *Phrynosoma cornutum*. *Herpetologica*, 321-327.

Bastiaans, E., De La Cruz, F. M., Hernández, K. R., Aguirre, C. F., & Sinervo, B. (2013). Female reproductive investment in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex (Squamata: Phrynosomatidae). *The Southwestern Naturalist*, 58(3), 335-343.

Begon, M., Townsen, C. y Harper, J. (2006). ECOLOGY From Individuals to Ecosystems. E.U.A.: Blackwell Publishing.

Bell, G. (1980). The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist*, 116(1), 45-76.

Böhning-Gaese, K., Halbe, B., Lemoine, N., & Oberrath, R. (2000). Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds. *Evolutionary Ecology Research*, 2(7), 823-839.

Brockelman, W. Y. (1975). Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *The American Naturalist*, 109(970), 677-699.

Castro-Franco, R., & Bustos-Zagal, M. G. (2011). Variation in parental investment and relative clutch mass of the spiny-tail iguana, *Ctenosaura pectinata* (Squamata: Iguanidae) in central México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(1), 199-204.

Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212-229.

Comfort A. 1979. The Biology of Senescence, ed 3. New York, Elsevier, pp 21-44.

CONABIO. (2017). Regiones terrestres prioritarias de México. RTP-108.

CONAFOR. (2010). Estudio Regional Forestal UMAFOR 1304 "Valle Del Mezquital". Hidalgo, México.

Cooper, W. E., Vitt, L. J., Hedges, R., & Huey, R. B. (1990). Locomotor impairment and defense in gravid lizards (*Eumeces laticeps*): behavioral shift in activity may offset costs of reproduction in an active forager. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(3), 153-157

Cox, R. M., & Calsbeek, R. (2010). Severe costs of reproduction persist in Anolis lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(5), 1321-1330.

Mendez-De La Cruz, F. R., Cruz, M. V. S., & Andrews, R. M. (1998). Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica*, 521-532.

Díaz-Marín C. A., Lozano A., Ramírez-Bautista A., Hernández-Salinas U., & Cruz-Elizalde E. (2018). Efecto de la latitud y la elevación sobre la fecundidad de *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en México. UAEM.

Du, W., Robbins, T. R., Warner, D. A., Langkilde, T., & Shine, R. (2014). Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology*, 9(3), 360-371.

Ferguson, M. W. J. (1985). Reproductive biology and embryology of the crocodylians. In 'Biology of the Reptilia.' (Eds C Gans, F Billett, PFA Maderson.) Vol. 14 pp. 329-491.

Goodman, D. (1974). Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *The American Naturalist*, 108(961), 247-268.

Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., & Smith, G. R. (2010). Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, México. *Herpetologica*, 66(1), 12-22.

Hoekstra, L. A., Schwartz, T. S., Sparkman, A. M., Miller, D. A., & Bronikowski, A. M. (2020). The untapped potential of reptile biodiversity for understanding how and why animals age. *Functional ecology*, 34(1), 38-54.

INAFED. (2010). Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México, recuperado de <http://inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM13hidalgo>

INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Nopala de Villagrán, Hidalgo. México.

Jenkins, C. L., Peterson, C. R., Doering, S. C., & Cobb, V. A. (2009). Microgeographic variation in reproductive characteristics among western rattlesnake (*Crotalus oreganus*) populations. *Copeia*, 2009(4), 774-780.

Krebs, J.R. & Davies, N. (1993). Sexual conflict and sexual selection. Capítulo 8. An Introduction to Behavioral Ecology. Blackwell, Oxford.

Lagunas-Cortés. A. I. (2014). Ciclos reproductivos y de lípidos de la lagartija vivípara *Plestiodon indubitus* (Scincidae) al Noroeste del Estado de Morelos. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México.

Lemos-Espinal, J. A., Ballinger, R. E., & Smith, G. R. (1998). Comparative demography of the high-altitude lizard, *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *The Great Basin Naturalist*, 375-379.

Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Chávez-Calzada E., Sánchez M., Marshall, J. C., & Ramírez-Bautista, A. (2006). El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. *Boletín de la Sociedad Herpetología Mexicana*, 14, 18-24.

Mesquita, D. O., Faria, R. G., Colli, G. R., Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2016). Lizard life-history strategies. *Austral Ecology*, 41(1), 1-5.

Ljungström, G., Stjernstedt, M., Wapstra, E., & Olsson, M. (2016). Selection and constraints on offspring size-number trade-offs in sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of evolutionary biology*, 29(5), 979-990.

Méndez- de la Cruz F.R., Díaz de la Vega-Pérez A., Centenero A & Jiménez-Arcos V.H. (2018). Anfibios y reptiles del Parque Nacional La Malinche. Tlaxcala, México: Universidad

Autónoma de Tlaxcala.

Méndez-de la Cruz, F. R., Cruz, M. V. S., & Andrews, R. M. (1998). Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica*, 521-532.

Muñoz-Nolasco, F.J. (2015). Esfuerzo reproductor y ecología térmica de dos especies vivíparas del género *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) de México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Jalisco.

Droge, D., Jones, S. & Ballinger, R. (1982). Reproduction of *Holbrookia maculata* in Western Nebraska. *Copeia*. 1(2): 356-362

PAOT. (2009). Estudio sobre la superficie ocupada en áreas naturales protegidas del Distrito Federal. México: EOT-03-2009.

Parker, W. S. (1973). Notes on Reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas, and Utah. *Herpetologica*. 29(3): 258-264.

Patnaik, B. K. (1994). Ageing in reptiles. *Gerontology*, 40(2-4), 200-220.

Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Zurita-Gutiérrez, Y. H., Fornoni, J., Solano-Zavaleta, I., Hernández-Rosas, A. L., & Molina-Moctezuma, A. (2013). Demographic importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*, 69(4), 411-435.

Pérez-Mendoza, H. A., Sanabria-Tobón, S. R., Jaramillo-Alba, J. L., Solano-Zavaleta, I., Vázquez-Vega, L. F., & de la Vega-Pérez, A. H. D. (2018). Reproductive traits of dusky rattlesnakes (*Crotalus triseriatus*) in Central Mexico. *Journal of Herpetology*, 52(1), 6-11.

Pérez Mendoza, H. A., & Zúñiga Vega, J. J. Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias*, 99(099).

Peters, R. H., & Peters, R. H. (1986). *The ecological implications of body size* (Vol. 2). Cambridge university press.

Ramírez-Bautista A., Hernández-Salinas U. & Leyte-Manrique A. (2009). Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas. Capítulo: Ciclo reproductivo de algunas poblaciones de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* en Hidalgo, México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 15-21.

Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Marshall, J. C., & Smith, G. R. (2011). Effects of elevation on litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist*, 71(2), 215-221.

Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Stephenson, B. P., & Hernández-Salinas, U. (2021). Geographic variation in female body size and clutch size of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico. *Acta Zoologica*.

Pincheira-Donoso, D., Hodgson, D. J., & Tregenza, T. (2008). The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards?. *BMC Evolutionary biology*, 8(1), 1-13.

Powell, G. L., & Russell, A. P. (1991). Parturition and clutch characteristics of short-horned lizards (*Phrynosoma douglassii brevirostre*) from Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 69(11), 2759-2764.

Rodríguez-Romero, F., Méndez-de la Cruz, F.R. & López-González, L. (2005). Análisis comparado del esfuerzo reproductor en algunos lacertilios mexicanos de ambientes tropical y templado. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 2(1): 168-177.

Rodríguez-Romero, F., Méndez-de la Cruz, F. R., García-Collazo, R., & Cruz, V. S. (2002). Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta zoológica mexicana*, (85), 181-188.

Roff, D.A., (1992). *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman and Hal. New York

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*, 6, e420.

Ruiz, M., Wang, D., Reinke, B. A., Demas, G. E., & Martins, E. P. (2011). Trade-offs between reproductive coloration and innate immunity in a natural population of female sagebrush lizards, *Sceloporus graciosus*. *The Herpetological Journal*, 21(2), 131-134.

Sánchez-Trejo, R., Villagran-Santa Cruz, M., de la Cruz, F. R. M., & Cuéllar, O. (1996). Pregnancy does not increase the risk of mortality in wild viviparous lizards (*Sceloporus grammicus*). *Amphibia-Reptilia*, 17(1), 77-80.

Schroderus, E., Koivula, M., Koskela, E., Mappes, T., Oksanen, T. A., & Poikonen, T. (2012). Can number and size of offspring increase simultaneously? a central life-history trade-off reconsidered. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 1-7.

Seigel, R. A., & Fitch, H. S. (1984). Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia*, 61(3), 293-301.

Shine, R. & Schwarzkopf, L., (1992). The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*. 46(1): 62-75.

Shine, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, 46(1), 92-100.

Shine, R. (2005). Life-History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36(1): 23-46.

Shine, R. (1992). Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized?. *Evolution*. 43(3): 828-833.

Sites Jr, J. W., Barton, N. H., & Reed, K. M. (1995). The genetic structure of a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae) in central Mexico. *Evolution*. 49(1): 9-36.

Smith, C. C., & Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*. 108(962): 499-506.

Stearns, S.C. (1976). The evolution of life histories. *The Quarterly Review of Biology*. 51(1): 3-47.

Stearns, S.C. (1977). The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8(1): 145-171.

Stearns, S.C. (1989). Trade offs in life-history evolution. *Functional Ecology*. 3(3):259-268.

Stearns, S.C. (1992). Life-history tactics: a review of the ideas. *Oxford University Press*. E.U.

Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Chávez-Siles, F., Pérez-Arriaga, F., Andrade-Soto, G., Aguilar-Isaac, L., Sherbrooke, W. & Hernández-Gallegos, O. (2018). Masa Relativa de la Camada en *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 89(1): 282-289.

Suárez-Varón, G. (2017). Características de la nidada y de las crías de *Basiliscus vittatus* (Squamata: Corytophanidae). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UAEM. México

Tinkle, D. W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*. 103(1):501-516.

Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24(1): 55-74.

Uller, T., & Olsson, M. (2005). Trade-offs between offspring size and number in the lizard *Lacerta vivipara*: a comparison between field and laboratory conditions. *Journal of Zoology*. 265(3): 295-299.

Vitt, L. & Ohmart, R. (1975). Ecology, reproduction, and reproductive effort of the iguanid lizard *Urosaurus graciosus* on the Lower Colorado River. *Herpetologica*. 31(1): 56-65.

Vitt, L. & Price, H. (1982). Ecological and Evolutionary Determinants of Relative Clutch Mass in Lizards. *Herpetologica*. 38(1): 237-255.

Wang, Z., Xia, Y., & Ji, X. (2011). Clutch frequency affects the offspring size-number trade-off in lizards. *PLoS One*. 6(1): e16585.

Warne, R. W., & Charnov, E. L. (2008). Reproductive allometry and the size-number trade-off for lizards. *The American Naturalist*, 172(3): E80-E98.

Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*. 100(1): 687-690.