



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“ESTRATEGIAS DE ANTIDEPREDACIÓN Y  
DESEMPEÑO LOCOMOTOR DE DOS  
ESPECIES HERMANAS DE *Sceloporus* CON  
DIFERENTE MODO REPRODUCTOR”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

BIOL. ANIBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA  
PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. FAUSTO R. MÉNDEZ DE LA CRUZ

MÉXICO, D. F.

2006



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.**

AL CONACYT POR EL APOYO ECONÓMICO OTORGADO CON EL NUMERO DE REGISTRO 189391 PARA LA REALIZACIÓN DE ESTA INVESTIGACIÓN.

AL PROYECTO PAPIIT IN213405 POR EL APOYO ECONÓMICO BRINDADO PARA LA CULMINACIÓN DE ESTA TESIS.

A MI COMITÉ TUTORAL: DR. FAUSTO MÉNDEZ DE LA CRUZ, DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO Y DR. ANDRÉS GARCÍA, POR ACEPTAR SER PARTE DE ESTE PROYECTO Y POR SUS VALIOSOS COMENTARIOS, SUGERENCIAS Y SU TIEMPO DEDICADO A LA REALIZACIÓN DE ESTA INVESTIGACIÓN.

A MI JURADO ASIGNADO: RAÚL CUEVA DEL CASTILLO, ANDRÉS GARCÍA, GUSTAVO CASAS, RODOLFO COLLAZO Y FAUSTO MÉNDEZ POR SU CONFIANZA AL ACEPTAR SER PARTE DE ESTE TRABAJO, POR SUS VALIOSOS COMENTARIOS Y RELEVANTES OBSERVACIONES QUE SIRVIERON PARA MEJORAR EL ESCRITO.

## **AGRADECIMIENTOS.**

AL DR. FAUSTO MÉNDEZ DE LA CRUZ POR CONFIAR EN MI EN EL MOMENTO MÁS DIFÍCIL DE ESTA ETAPA, POR EL APOYO INCONDICIONAL EN TODO MOMENTO, POR LAS ENSEÑANZAS DE TUTOR Y LOS CONSEJOS DE AMIGO.

A MIS PADRES POR APOYARME TOTALMENTE EN TODOS LOS PROYECTOS QUE REALIZO EN MI VIDA.

A CATALINA ÁLVAREZ POR LA AYUDA EN LA FABRICACIÓN Y DECORACIÓN DE LOS MODELOS DE LAGARTIJAS.

A MIS COMPAÑEROS DE LABORATORIO NORBERTO, ÁNGELA, MARTHA, SAÚL Y RUBI POR SU APOYO, COMPAÑÍA Y BUENOS MOMENTOS EN ESTA ETAPA.

A MIS AMIGOS RAFAEL Y VÍCTOR POR EL APOYO EN LABORATORIO Y EL TRABAJO DE CAMPO, ADEMÁS DE COMPARTIR TANTOS BUENOS MOMENTOS Y VIAJES.

AL VIVARIO DE LA FES-IZTACALA POR APORTAR EL ALIMENTO PARA LOS ORGANISMOS ESTUDIADOS.

A MIS COMPAÑEROS DEL INSTITUTO PATY, LIZ, EDNA, RUTH, NOEMÍ, GASTÓN, JAIME Y CRISTY POR ESOS BUENOS MOMENTOS Y DISCUSIONES DE LA VIDA.

A VÍCTOR AGUIRRE POR COMPARTIR LA TÉCNICA PARA LA CONSTRUCCIÓN DE LOS MODELOS DE LAGARTIJAS.

A LOS “PANELAS” Y A MI CARNAL TELLO, POR LOS “ÁNIMO!! FUERZA!!”, Y POR LOS MOMENTOS DE RELAX Y REFLEXIÓN.

A LA BANDA DE IZTACALA POR LOS BUENOS TIEMPOS, AYUDARME A RECORDAR Y A VALORAR.

## **DEDICATORIA.**

A MIS PADRES RUBÉN DÍAZ DE LA VEGA Y CLARA PEREZ POR SU APOYO INCONDICIONAL, POR SU ALIENTO EN MOMENTOS DIFÍCILES, POR PERDONAR LOS ERRORES Y PROCURAR LOS DETALLES, POR SU AMOR, RESPETO Y LIBERTAD QUE SIEMPRE ME BRINDAN. UNA VEZ MÁS, SIN USTEDES ESTO NO SERIA POSIBLE. MUCHAS GRACIAS LOS AMO.

A CATALINA ÁLVAREZ ELÍAS POR SU APOYO, COMPRENSIÓN, AYUDA Y AMOR EN LOS MOMENTOS NECESITADOS DE LUZ Y PAZ. TE AMO.

A TODA MI FAMILIA POR APOYARME Y ALENTARME EN MIS PROYECTOS.

## INDICE.

<b>RESUMEN.....</b>	<b>2</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>4</b>
<b>INTRODUCCIÓN. ....</b>	<b>6</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>11</b>
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS PARTICULARES. ....	11
<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>12</b>
<b>DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO. ....</b>	<b>13</b>
<i>Sceloporus bicanthalis</i> .....	13
<i>Sceloporus aeneus</i> .....	14
<b>DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO.....</b>	<b>15</b>
LA PLUMA.....	16
EL RÍO.....	17
EL MAPA.....	18
<b>MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>19</b>
TRABAJO DE CAMPO.....	19
• <b>Colecta de Organismos y Toma de Datos. ....</b>	<b>19</b>
• <b>Distancias Críticas de Aproximación y Escape.....</b>	<b>19</b>
• <b>Disponibilidad de Refugio.....</b>	<b>20</b>
• <b>Estimación de Depredación.....</b>	<b>21</b>
TRABAJO DE LABORATORIO.....	22
• <b>Velocidades de Carrera.....</b>	<b>22</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>24</b>
DISTANCIAS CRITICAS DE ESCAPE.....	24
VELOCIDAD DE CARRERA.....	29
ESTIMACIÓN DE DEPREDACIÓN.....	35
DISPONIBILIDAD DE REFUGIO.....	37
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>39</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>48</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>49</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>53</b>

## RESUMEN.

En hembras de especies ectotérmicas se ha encontrado que la masa y el volumen corporal en condiciones de preñez pueden constituir una limitante física y reducir la habilidad locomotora de las hembras, incrementando la vulnerabilidad a los ataques de depredadores, limita el forrajeo, disminuye el desempeño de carrera y la defensa del territorio. La disminución en la actividad locomotora puede deberse a cambios conductuales para contrarrestar las desventajas físicas. La habilidad para determinar el riesgo de depredación y el proceso de decisión son características adaptativas de conductas de escape. Así, las estrategias antidepredatorias de las lagartijas, están influenciadas por presiones ecológicas y fisiológicas, entre las cuales, el modo reproductor se destaca como factor que afecta especialmente a las hembras. *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* son dos especies hermanas de lagartijas que presentan diferente modo reproductor (vivípara y ovípara respectivamente), y son endémicas de México. Se distribuyen a lo largo del eje neovolcánico transversal. Se estudiaron aspectos de conductas de escape, presiones de depredación y disponibilidad de refugios (en campo) y desempeño locomotor de los organismos (en laboratorio). Se tomó en cuenta el sexo de los organismos, la especie y la condición de reproductora de las hembras (preñada o no preñada). Se trabajó con dos poblaciones de *S. bicanthalis* y una de *S. aeneus* dentro del parque nacional “Volcán Nevado de Toluca” en su límite de distribución altitudinal por un periodo de 15 meses.

En ambas especies se observaron conductas de antidepredación similares, siendo la distancia de aproximación siempre mayor que la de escape no importando la condición o el sexo. Se observó un cambio conductual asociado al estado reproductor de las hembras de las dos especies. Las hembras preñadas de *S. bicanthalis* mantienen menor distancia al refugio en comparación con los machos y hembras no preñadas, a su vez las hembras preñadas de *S. aeneus* mantienen mayor distancia del sitio de percha al potencial depredador, por lo que la conducta de antidepredación de las hembras preñadas es particular de cada especie. Se encontraron diferentes presiones de depredación y de disponibilidad de refugio en las tres poblaciones de estudio aunque similares depredadores fueron observados en las poblaciones, no obstante, el pasto amacollado fue el refugio preferido en las tres poblaciones. La temperatura corporal define la velocidad de carrera de los organismos de las dos especies, pero el modo de reproducción no determina la velocidad de carrera de las lagartijas. El desempeño locomotor de las lagartijas de *S. bicanthalis* varía entre poblaciones. Se observó que la condición reproductora de las hembras si afecta el desempeño locomotor de las dos especies.

A pesar de observarse disminuciones en la velocidad de carrera de las hembras vivíparas y ovíparas preñadas, no fueron significativas en todos los casos, no obstante, se observaron cambios conductuales de antidepredación en todas las poblaciones no importando la especie. Por lo anterior, se considera que la disminución en la velocidad de las hembras preñadas no representa una desventaja en la sobrevivencia, ya que ésta no solo depende de la velocidad de carrera, si no de las estrategias conductuales también. Las presiones de depredación y los factores ambientales podrían explicar las variaciones de las conductas intraespecíficas y de las características morfológicas de estas lagartijas.

## ABSTRACT.

In ectotherms females has been verified that pregnancy can constitute a physical limitation and reduce the locomotor ability of the females and the vulnerability to the predators attacks due to the increasing mass and the corporal volume, also limits the race performance and the territorial defense. The diminution in the locomotor activity can be due to behavioral changes to resist the physical disadvantages. The ability to determine the risk of depredation and the process of decision is adaptive characteristic of escape behavior. Thus, the antipredatory strategies of the lizards are influenced by ecological, physiological pressures, and increase in clutch weight affect to females. *Sceloporus bicanthalis* and *S. aeneus* are two sibling species of lizards that present different reproductive mode (viviparous and oviparous respectively), and are endemic to central Mexico. They are distributed throughout the "Eje neovolcanico". Aspects of escape behavior, predation pressures, and availability of refuges were studied (in field) and locomotor performance of the organisms (in laboratory). Analysis discriminate among the sex of the organisms, the species and the reproductive condition of the females (pregnant or non pregnant). Two populations of *S. bicanthalis* and one of *S. aeneus* were studied in the national park "Volcan Nevado de Toluca" in its altitudinal distribution limit during 15 months.

In both species similar conducts of antipredation were observed, being the approach distance always greater than the escape distance independently of sex. A behavioral change was observed associated with the pregnant females of the two species. The pregnant females of *S. bicanthalis* maintain shorter distances to the refuge in comparison with the males and nonpregnant females. The pregnant females of *S. aeneus* as well maintain greater distance between the perch site and the potential predator. Therefore the antipredation behavior of the pregnant females is particular to each species. Predation pressures and availability of refuges in the three study populations were different, although similar predators were observed in the populations, despite the bunch grass was the preferred refuge in the three populations. The corporal temperature defines the speed of race of the organisms of the two species; nevertheless the parity mode does not determine the speed of race of the lizards because the locomotor performance of *S. bicanthalis* is not the same in the two populations. Also, were observed that the reproductive condition of the females affects the locomotor performance of the two species.

In spite of being observed diminutions in the speed of race of the pregnant viviparous and oviparous females, they were not significant in all the cases, nevertheless antipredation behavior changes were observed in all the populations not mattering the species. This diminution in the speed of the pregnant females does not represent a disadvantage in the survivorship, because the lizards not only depend on the race speed but behavioral strategies. The environmental pressures of depredation and factors could explain the intraspecific variations of the behavior and morphologic characteristics of these lizards.

## INTRODUCCIÓN.

Los patrones de actividad en lacertilios heliotérmicos son determinados por el ambiente, principalmente por los niveles de insolación (Avery, 1978; House *et al.*, 1980; Grant y Dunham, 1988). Estas lagartijas termorreguladoras están obligadas a ocupar intervalos de actividad térmica específica, seleccionando sitios donde puedan conseguir precisión en el desempeño termoregulador (Huey y Slatkin, 1976). Estos intervalos les permiten un control en la selección de su temperatura corporal óptima para el desempeño de sus diferentes procesos fisiológicos y actividades diarias.

Así las lagartijas que estén activas por largos periodos de tiempo, podrán tener más acceso a la energía, que se encuentra disponible en el ambiente, a pesar de que dicha estrategia implique un mayor gasto energético. Asumiendo una disponibilidad adecuada de alimento, la asimilación de energía puede incrementarse con el tiempo de actividad, ya que la tasa de digestión es dependiente de la temperatura (Van Damme *et al.*, 1991) y ésta se maximiza a la temperatura corporal óptima que alcanzan las lagartijas en actividad (Avery *et al.*, 1982). De esta manera, puede decirse que existe un balance entre actividad física y consumo de energía siendo ésta una disyuntiva, especialmente en ambientes estacionales, donde dichas fluctuaciones ambientales influyen directamente algunos procesos fisiológicos de las especies de lagartijas como son la reproducción, gestación, crecimiento, desarrollo y conducta en especial en aquellos procesos con mayor dependencia hacia la temperatura ambiental.

Estas actividades esenciales traen consigo costos y uno de los más determinantes es la depredación, la cual en sentido amplio afecta a todos los organismos vivos. Éstos requieren energía para su mantenimiento, crecimiento y reproducción, además se debe tomar en cuenta que esta energía la obtienen mediante la degradación de los componentes químicos de los cuerpos de otros organismos que por tanto se encuentran bajo el riesgo de ser depredados. Este flujo de energía es una característica común de todos los ecosistemas y el escenario donde actúa el riesgo de depredación. En este contexto, el riesgo de depredación ha sido considerado desde hace tiempo como la mayor fuerza selectiva para la evolución de algunas características morfológicas y del comportamiento de los animales.

Muchos organismos viven en conflicto permanente entre diferentes demandas ecológicas, y deben optimizar la búsqueda del alimento y la reproducción, al tiempo que evita la depredación. Por lo

tanto, la depredación debe ser una fuerza selectiva muy fuerte para que evolucionen adaptaciones que minimicen el riesgo de ser depredado mientras se atiende otras actividades (Ydenberg y Hill, 1986; Lima y Hill, 1990; Lima, 1998).

La depredación ha sido reconocida como una de las causas de mayor mortalidad para muchos reptiles, pero el impacto de los depredadores ha sido ignorado en la mayoría de los estudios sobre ecología y comportamiento de estos vertebrados. El riesgo de depredación es un factor esencial para la comprensión de la ecología, comportamiento y evolución de los reptiles. Los saurios utilizan una variedad de tácticas para evitar la depredación, comprenden desde la cripsis hasta elaboradas estrategias de escape, y como última medida la pérdida de la cola. El estudio de los mecanismos antidepredatorios de los reptiles contribuye al entendimiento de los factores que han moldeado el fenotipo de las lagartijas, además comprenden un grupo de organismos lo suficientemente grande y diverso como para que su estudio permita establecer teorías generales.

En vertebrados, se ha comprobado que la masa y el volumen corporal en condiciones de preñez puede limitar la locomoción de las hembras (Shine, 2003a). Esta baja movilidad puede incrementar el riesgo de depredación, limitar la capacidad de forrajeo y la defensa de un territorio, entre otras actividades (Shine, 1980). La disminución en la actividad locomotora, puede estar inducida tanto por la condición de la hembra gestante (no solo por limitantes físicas), como por cambios conductuales que pueden observarse durante la época de gestación, generando así, una disyuntiva entre las expectativas de sobrevivencia de la madre y su reproducción (Shine, 2003b). No obstante se han registrado tasas de sobrevivencia mayores para hembras preñadas de lagartijas del género *Sceloporus* que para las no preñadas a lo largo de cuatro años de muestreo (Cuellar *et al.*, 1995).

Algunos trabajos se han enfocado al estudio de las capacidades y la manera en que los organismos se encuentran adaptados a su ambiente. Implícito en estas observaciones, están los registros en laboratorio del desempeño de los organismos para entender las presiones que están actuando y a su vez determinando la conducta de estos. Sin embargo, se deben realizar las investigaciones no solo bajo condiciones controladas en laboratorio, sino también en el medio natural, ya que existen muchos factores que determinan la actividad y conducta de los organismos. Por medio de la unificación de ambos tipos de estudios, se puede obtener un panorama más amplio de las relaciones del organismo con su ambiente y las características que presentan los diferentes sujetos de la población (Cooper, 2003).

Los estudios de las capacidades locomotoras y conducta de escape de reptiles en laboratorio han registrado características que pueden ser limitantes para el desempeño de los organismos. El cambio de condiciones ya sean externas (temperatura) o internas (cansancio), influyen en la disminución de las capacidades locomotoras. Los organismos responden a esta reducción de capacidades utilizando diferentes estrategias de escape (Anguilleta *et al.*, 2002). La capacidad máxima de carrera de los lacertilios y serpientes está afectada por la temperatura corporal, preñez, pérdida de la cola en lacertilios y el cansancio. Asimismo, las hembras preñadas exhiben menor actividad que las no preñadas, lo cual se puede explicar por cambios conductuales en tácticas de escape para disminuir la detección por un depredador o por limitantes físicas producida por el aumento de peso y volumen durante la gestación ya que debido a la mayor vulnerabilidad de la hembra gestante se esperarían modificaciones conductuales de antidepredación (Bauwens y Thoen, 1981; Cooper *et al.*, 1990).

La disminución en la actividad física también representa una limitante para la termorregulación, la cual es una característica importante para el desarrollo de los embriones. Se sabe que la temperatura corporal de la hembra gestante es determinante para la sobrevivencia de las crías, por lo que se propone que las temperaturas corporales moderadas, influyen positivamente en el éxito de la camada, ya que a mayores temperaturas el desarrollo embrionario se acelera pero también se corre el riesgo de malformaciones en las crías de lagartijas pertenecientes al género *Sceloporus* (Beuchat y Ellner, 1987).

Las interacciones de presa-depredador en lagartijas pueden estar influenciadas por la selección del hábitat, a pesar de esto no hay muchos estudios donde se compara el riesgo de depredación en diferentes hábitats interpoblacionales o interespecificas. Cuando la habilidad de escape no está disminuida, los individuos pueden alterar su conducta huyendo del lugar, no obstante cuando esta habilidad se encuentra limitada dependen de la crisis o presentan conductas agresivas como defensa a un posible ataque de un depredador.

Otra conducta que se ha registrado en lacertilios, es un salto rápido del sitio de percha (lugar de asoleo y/o sitio para asechar presas) hacia los refugios cuando han sido detectados por un posible depredador. Debido a que estos movimientos representan un costo energético, las presas no siempre escapan inmediatamente después de detectar a un depredador, por lo que se han registrado diversas formas conductuales de evadirlo. Por lo que existe una disyuntiva entre el gasto energético por escapar de un depredador y el riesgo de depredación por no hacerlo, así los animales escaparían sólo cuando el ataque del depredador sea inminente. Por eso la conducta para evitar a los

depredadores podría variar con las presiones de depredación, lo que las lagartijas podrían asumir una actitud más cautelosa dependiendo de la situación en la que se encuentre. Se ha sugerido que la habilidad para determinar el nivel de riesgo de depredación y la flexibilidad en el proceso de decisión son características adaptativas de conductas de escape adquiridas por los organismos (Diego-Rasilla, 2002).

Las estrategias antidepredatorias de las lagartijas, están influenciadas por diferentes presiones ecológicas, como lo son características de su historia de vida. Destacándose el modo reproductor, el cual en reptiles puede ser vivíparo u ovíparo, el cual afecta de manera directa a las hembras de lacertilios en una determinada etapa del ciclo de vida. Los diferentes modos de reproducción, a su vez es probable que le confieran características específicas, que se reflejen en las conductas de antidepredación o en el desempeño locomotor de las hembras.

Para poder identificar las presiones de depredación que afectan a los organismos y como resuelven esta situación dependiendo de la especie, sexo, clase de talla, condición reproductora y tipo de paridad, es necesario estudiarlos en su ambiente y determinar las estrategias conductuales particulares presentes en las poblaciones, puesto que éstas son resultados de presiones de selección natural características de un ambiente, no descartando la capacidad física de cada organismo, además de la variación a causa de las condiciones ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento, disponibilidad de refugio, tipo de depredadores, etc.) y por condiciones físicas y fisiológicas (peso, talla, temperatura corporal, cansancio, preñez, etc.).

Es importante relacionar la magnitud de las limitantes producidas por la reproducción ya que este "costo de reproducción", puede ser diferente dependiendo del modo de reproducción y del ambiente habitado. Si los factores con excepción de la reproducción ejercen poco efecto sobre la capacidad locomotora, la influencia de la gestación a este respecto puede aumentar, es decir, si mucha de la variación en el funcionamiento locomotor de un individuo sobre un cierto período biológico es atribuible a su estado reproductivo, denominado "costo significativo de la reproducción" éstas pueden ser fuerzas selectivas significativas en la inversión reproductora.

Por otra parte, es posible considerar una situación en la cual el estado reproductor sea solamente uno de varios factores que afecten la velocidad de una hembra, y en las cuáles es menor la magnitud de efectos reproductores, por lo que los factores generan solamente una proporción pequeña de la variación observada en el funcionamiento locomotor.

Los lacertilios del género *Sceloporus* están ampliamente distribuidos en el continente americano, desde el sur de Canadá hasta centro América, donde se pueden encontrar organismos vivíparos y ovíparos. Hay cinco grupos del género *Sceloporus* donde se tienen organismos vivíparos, los cuales son *megalepidurus*, *gramicus*, *torquatus*, *formosus* y *scalaris*, en este último encontramos también organismos ovíparos. *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* son dos especies hermanas que presentan similares características morfológicas, utilización de hábitats y distribución, además presentan diferente modo reproductor (vivípara y ovípara respectivamente). Se encuentran distribuidas a lo largo del eje neovolcánico transversal y son endémicas de México (Méndez *et al.*, 1998).

Se han registrado depredadores para este género de lagartijas, como son algunas especies de *Crotalus* (serpientes de cascabel). Se tienen registros que *C. transversus* se alimenta de lagartijas de la especie *S. aeneus*, asimismo *C. triseriatus* se sabe que incluye lagartijas en su dieta. Ambas especies de serpientes se distribuyen en ambientes montañosos y parajes con pastos amacollados similares a los utilizados por *S. bicanthalis* y *S. aeneus* (Armstrong y Murphy, 1979). Sin embargo es probable que existan más depredadores de estas lagartijas, como pueden ser aves, mamíferos o incluso otros reptiles.

Estas dos especies de lagartijas representan un modelo para determinar si el modo reproductor ha favorecido la evolución de diferentes estrategias de antidepredación. También es importante diferenciar las presiones asociadas al hábitat y la forma de resolverlas a partir de las capacidades físicas a nivel poblacional.

## OBJETIVOS.

### OBJETIVO GENERAL.

Determinar las estrategias de antidepredación y desempeño locomotor de organismos de dos poblaciones de *Sceloporus bicanthalis* y una población de *Sceloporus aeneus* en su límite de distribución altitudinal en el “Parque Nacional Nevado de Toluca” en el Estado de México.

### OBJETIVOS PARTICULARES.

- Determinar la distancia crítica de aproximación de un posible depredador para los organismos de *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus*.
- Determinar la distancia máxima de separación del sitio de percheo al refugio más cercano, de los organismos de dos especies hermanas del género *Sceloporus*.
- Determinar la velocidad de carrera de los organismos de dos especies del *Sceloporus* con diferente modo reproductor sometidos a diferentes presiones térmicas.
- Determinar si la gestación afecta la velocidad de carrera, de las lagartijas ovíparas y vivíparas.
- Determinar estrategias antidepredatorias inducidas por la gestación de las hembras en tres poblaciones de lagartijas con diferente modo reproductor del género *Sceloporus*.
- Determinar las presiones de depredación en dos poblaciones de *Sceloporus bicanthalis* y una de *S. aeneus*.
- Determinar la disponibilidad de refugios en cada una de las parcelas de estudio.

## **HIPÓTESIS.**

La velocidad de carrera de las lagartijas de las tres poblaciones, se incrementa al aumentar la temperatura corporal debido a que son organismos ectotermicos y presentan una influencia de la temperatura corporal.

Existen diferencias en el desempeño de carrera de las hembras preñadas entre las especies, debido a que el modo reproductor de cada una de éstas trae consigo particularidades fisiológicas a pesar de ser especies hermanas. Por lo que las hembras ovíparas preñadas son más rápidas que las hembras vivíparas.

Las presiones de depredación y los depredadores en cada población son diferentes, y la exhibición de conductas de antidepredación en cada una de estas son determinadas tanto por las presiones de depredación como por la disponibilidad de refugio, ya que los organismos de poblaciones con bajas presiones de depredación y abundancia de refugios se alejan más del sitio de percha.

Las hembras preñadas de las dos especies, muestran velocidades de carrera menores que las hembras no preñadas y que los machos en ambas especies; sin embargo, un cambio conductual sustituye la falta de velocidad viéndose reflejado en las distancias de aproximación de un potencial depredador, las cuales son mayores, permitiendo acercarse menos que las hembras no preñadas y los machos, además la distancia al refugio más cercano es diferente entre sexos y condición reproductora, debido a que las hembras preñadas mantienen una distancia menor del sitio de percha al refugio.

Debido a las presiones de depredación presentes en cada área de estudio, los organismos de las poblaciones con mayores presiones de depredación mantienen menor distancia entre el sitio de percha y el refugio y/o no permiten acercarse al potencial depredador antes de correr, proveyendo habilidades para sobrevivir.

Las hembras preñadas de *Sceloporus bicanthalis* por ser vivíparas, son más lentas que las hembras preñadas de *S. aeneus*, ya que los embriones permanecen un periodo de tiempo mayor dentro de la madre, además el peso de la camada y la masa relativa de la camada son mayores que en *S. aeneus*.

## DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO.

### *Sceloporus bicanthalis*

Es una especie vivípara con tallas de aproximadamente de 45 mm de longitud hocico cloaca y 100 mm de longitud total, con un peso corporal de 3 gr aproximadamente. Son lagartijas de color pardo en la parte dorsal aunque pueden presentar tonalidades cobrizas pálidas o encendidas, cuatro líneas de color amarillo claro, dos de estas desde la nuca hasta la cola y el otro par a lo largo de los costados desde las extremidades anteriores hasta las posteriores (Figura 1), presenta manchas de color negro entre estas bandas. Ventralmente la coloración es clara, generalmente immaculada, aunque existe dimorfismo sexual en esta región del cuerpo, presentándose tonalidades azules o amarillas en los machos. La gestación ocurre en el invierno, aunque existen trabajos donde se reportan hembras gestantes durante todo el año. El tamaño promedio de la camada es de  $5.9 \pm 1.3$  (3-9) embriones, y el peso de la camada es de  $1.44 \pm 0.05$  gr (0.63-3.22), resaltando la masa relativa de camada de  $0.52 \pm 0.18$  (0.27-0.98). Aproximadamente viven de 7 a 8 meses con un máximo de 12 (Hernández, 1995; Hernández *et al.*, 2002; Rodríguez-Romero, 2004).

Esta especie es de hábitos diurnos y se considera termorreguladora. Se alimentan principalmente de insectos como coleópteros, himenópteros, ortópteros y larvas de lepidópteros. La distribución de la especie se restringe a México en los estados de Oaxaca, Veracruz, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla y Estado de México con un intervalo altitudinal que va desde los 1858 hasta los 4250 m s.n.m. Los ambientes donde se encuentran son pastizales de bosques de pino y encino, ocupando por lo general pastos amacollados (Benabib *et al.*, 1997; Andrews *et al.*, 1999).



Figura 1. Organismo macho y hembra de *Sceloporus bicanthalis*.

### *Sceloporus aeneus*

Es una especie ovípara, su actividad reproductora comprende los meses de marzo a agosto, el tamaño de nidada es de  $6.7 \pm 1.2$  (4-9) huevos, con un peso de  $1.18 \pm 0.2$  g (0.69-1.66), estos presentan un tamaño de 10 mm de largo aproximadamente los cuales son depositados en tierra suelta a una profundidad de 3 a 4 cm aproximadamente, la masa relativa de la nidada es de  $0.34 \pm 0.05$  (0.24-0.42) (Rodríguez-Romero *et al.*, 2002). Son organismos termorreguladores y su alimentación es principalmente de insectos. Presentan patrones de coloración y tamaño corporal muy similar a los de *S. bicanthalis*. Son sexualmente dimórficos. La coloración de los machos es más vistosa presentando colores azules, rojos y amarillos en diferentes tonalidades, el vientre es maculado con rayas muy delgadas de color negro en la zona gular (Figura 2).

La distribución de la especie se restringe al eje neovolcánico transversal en México, encontrándose en los estados de Michoacán, Tlaxcala, Morelos, Puebla, Hidalgo, Querétaro, Estado de México y Distrito Federal, con un intervalo altitudinal que va de los 2250 hasta los 3100 m s.n.m. (Benabib *et al.*, 1997; Andrews *et al.*, 1999).



Figura 2. Organismos hembra de la especie *Sceloporus aeneus*.

## **DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO.**

Las tres áreas de estudio se encuentran dentro del Parque Nacional “Nevado de Toluca” perteneciente a la Provincia del Eje Neovolcánico. Esta provincia colinda al norte con la Llanura Costera del Pacífico, la Sierra Madre Occidental, la Mesa Central, la Sierra Madre Oriental y la Llanura Costera del Golfo Norte; al sur, con la Sierra Madre del Sur y la Llanura Costera del Golfo Sur. Por el oeste llega al Océano Pacífico y por el este al Golfo de México. Abarca parte de los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, México, Hidalgo, Colima, Puebla y Veracruz, así como todo el estado de Tlaxcala y el Distrito Federal.

La provincia se caracteriza por ser una enorme masa de rocas volcánicas de todos tipos, acumulada en innumerables y sucesivas etapas, desde mediados del Terciario (aproximadamente 35 millones de años) hasta el presente. Esta integrada por grandes sierras volcánicas, coladas lávicas, conos dispersos o en enjambre, amplios escudo-volcanes de basalto, depósitos de arena y cenizas (INEGI, 2005).

La provincia recibe el nombre debido a la cadena de grandes estrato-volcanes denominada propiamente "Eje Neovolcánico" esta integrado por: Volcán de Colima, Tancítaro, Zinatlécatl (Nevado de Toluca), Popocatepetl, Iztaccíhuatl, Matlacuéyatl (Malinche) y Citlaltépetl (Pico de Orizaba), que casi en línea recta atraviesan el país, más o menos sobre el paralelo 19. Otro rasgo esencial de la provincia es la existencia de las amplias cuencas cerradas ocupadas por lagos (Pátzcuaro, Cuitzeo, Texcoco, el Carmen, etc.) o por depósitos de lagos antiguos (Zumpango, Chalco, Xochimilco, diversos llanos en el Bajío Guanajuatense) (INEGI, 2005).

El clima dominante de la provincia es templado, subhúmedo que pasa a semicálido hacia el poniente y a semiseco al norte. En las altas cumbres se presentan climas semifríos, subhúmedos en los picos más elevados (Iztaccíhuatl, Popocatepetl, y Citlaltépetl) climas muy fríos, al grado de que se dan en ellos tres de los pocos glaciales de la región intertropical del mundo. En áreas reducidas de los extremos este y oeste de la provincia, las condiciones climáticas son cálidas subhúmedas. Los bosques de encinos y de coníferas se dan en las sierras volcánicas del oeste y del sur de la provincia, lo mismo que en la franja colindante con la Sierra Madre Oriental (INEGI, 2005).

## LA PLUMA.

### Ubicación:

Se encuentra entre las coordenadas 19° 07' 30'' latitud N y 99° 46' 15'' longitud O a una altitud de 4150 m s.n.m en el cono volcánico del parque nacional “Nevado de Toluca” en la parcela denominada “La Pluma” la cual es el límite de distribución altitudinal de las lagartijas de la especie *Sceloporus bicanthalis* (Figura 3).

### Climatología y Precipitación:

El clima es frío o glaciario y se caracteriza por tener un régimen térmico promedio de 3.9° C con intervalo de 2.4° C a 5.2° C, la precipitación pluvial media anual fluctúa entre los 1000 y 1400 mm con un promedio de 1229 mm, llegando a ser menor de 1000 mm en verano y otoño (INEGI, 2005).

### Vegetación y Geología:

Estructura volcánica con rocas pertenecientes al cenozoico terciario de tipo ígneas extrusivas y sustrato de tierra con ceniza volcánica (INEGI, 2005). Es una área abierta sin pastos rasos entre la vegetación, se encuentran rocas distribuidas en toda el área de estudio, predomina zacatonal alpino (pastos amacollados) como *Festuca tolucensis*, *Calamagrostis tolucensis* además de algunas “rosas alpinas” (*Eryngium protiflorum*) sin árboles ni arbustos (Rzedowski, 1981).

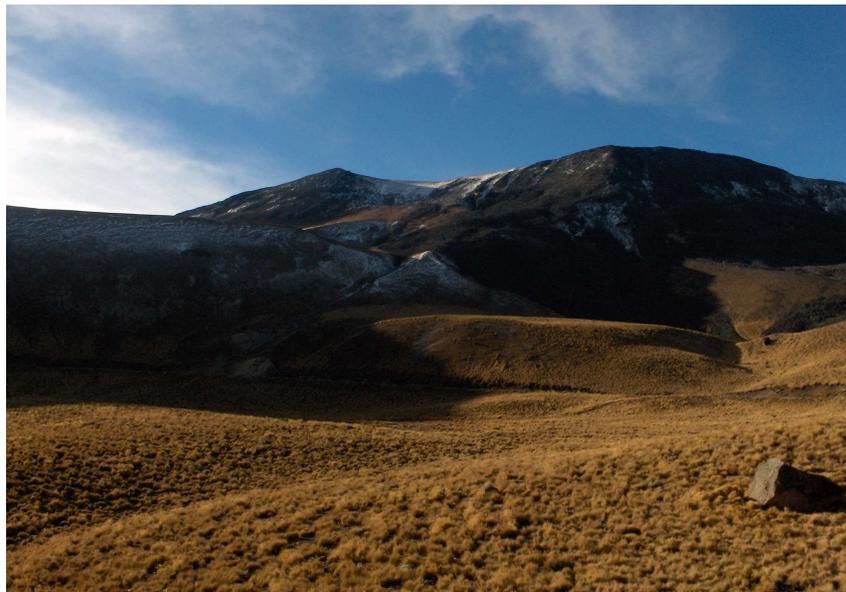


Figura 3. Parcela “La Pluma”.

## EL RÍO.

### Ubicación:

La segunda localidad de *S. bicanthalis* se encuentra a las faldas del mismo volcán entre las coordenadas 19° 08' 51'' latitud N y 99° 48'30'' longitud O a 3400 m s.n.m. en la parcela denominada "El Río" (Figura 4).

### Climatología y Precipitación:

Es un área con clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano (CW), el cual presenta una temperatura anual promedio de 12.0° C con una mínima de 10.2° C y una máxima de 15.9° C. La precipitación anual promedio oscila entre los 900 mm y 1200 mm (García, 1981; INEGI, 2005).

### Vegetación y Geología:

Es un área abierta de zacatonal secundario donde se encuentran pastos rasos, amacollados (*Festuca* y *Calamagrostis*), rosas alpinas y retoños de pinos. Está circundada por un bosque de *Pinus montezumae* y *P. hartegii* no muy denso ubicada en las faldas del volcán. El aprovechamiento es de la vegetación de pastizal para uso ganadero (INEGI, 2005).



Figura 4. Parcela "El Río".

## EL MAPA.

### Ubicación:

La tercera localidad llamada “El Mapa” es una planicie que se encuentra a 4 kilómetros del poblado Buena Vista, sobre la carretera Federal Toluca-Temascaltepec a 3200 m s.n.m. entre las coordenadas 19° 11′ 82″ latitud N y 99° 50′ 77″ longitud O, cercana al volcán Nevado de Toluca, en la que se encuentra *Sceloporus aeneus* (Benabib *et al.*, 1997).

### Climatología y Precipitación:

Presenta clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano (CW) con temperatura promedio anual de 12.0° C con un intervalo de 10.2° C y 15.9° C (García, 1981; INEGI, 2005).

### Vegetación y Geología:

Es un área abierta con pastos rasos y abundantes pastos amacollados (*Festuca* y *Calamagrostis*), rodeada por un bosque de pino muy similar a la población “El Río”, esta localidad es el límite de distribución altitudinal de *Sceloporus aeneus* (Figura 5) y tiene uso de pastizal ganadero (INEGI, 2005).



Figura 5. Parcela “El Mapa”.

## **MATERIAL Y MÉTODOS.**

### **TRABAJO DE CAMPO.**

- **Colecta de Organismos y Toma de Datos.**

Se realizaron 15 visitas a las áreas de estudio en todas las estaciones del año (invierno, primavera, verano y otoño) de diciembre del año 2004 a enero del 2006 con una duración de 3 a 5 días cada una, con el objetivo de recabar información referente al comportamiento de los machos, las hembras preñadas y no preñadas (todos los organismos fueron adultos) pertenecientes a las especies *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* además de capturar organismos para realizar pruebas de laboratorio.

Durante esas salidas al campo se determinaron las distancias de aproximación y escape para las tres poblaciones de estudio, se atraparon a las lagartijas mediante el uso de cañas con un nudo corredizo o con la mano, registrándose datos del individuo como longitud hocico-cloaca (LHC), longitud total (LT), utilizando una regla transparente ( $\pm 0.1$  mm), el peso, mediante un dinamómetro portátil marca pesola ( $\pm 0.1$  gr), la temperatura corporal (TC), temperatura del aire (TA) y la temperatura del sustrato (TS) ambas temperaturas fueron tomadas en el lugar donde se encontró perchando, el cual es el sitio donde termorregula y/o busca alimento, por medio de un termómetro cloacal de lectura rápida ( $\pm 0.1^\circ$  C) (Angilleta *et al.*, 2002), los organismos se sexaron por la presencia o ausencia de hemipenes, coloración ventral y las escamas postcloacales. La condición de las hembras se determinó por palpación, además se registró la hora, fecha, y cualquier eventualidad posible como las condiciones climáticas del momento y cada miembro capturado de la población se marcó definitivamente por ectomización de falanges para evitar la toma de datos repetidos en futuras salidas (Lemos-Espinal y Amaya-Elias, 1986).

- **Distancias Críticas de Aproximación y Escape.**

Para determinar la conducta de escape de los organismos, se caminó lentamente cruzando el área de estudio y ubicando el sitio de percheo de cada uno de éstos. Una vez ubicado el organismo me aproximé de frente y lentamente, cuando él organismo emprendió la carrera al refugio se dejó una marca (saco de tela amarilla relleno de arena) en el lugar donde me encontraba y otra en el sitio de percheo. Se determinó como “distancia de Aproximación” aquella que permite acercarse a un

posible depredador antes de emprender la huida al refugio, a su vez la “distancia de Escape” es cuando emprende la huida debido al asecho del potencial depredador, del sitio de percha al refugio. Después que el organismo escapó al refugio, se capturó para tomar los datos ya mencionados del organismo (Diego-Rasilla, 2002; Whiting, 2002; Cooper, 2003; Smith y Lemos-Espinal, 2005).

Los registros en campo se realizaron en un periodo de las 10:00 a las 17:00 hrs (considerando el tiempo de actividad de los organismos) (Douglas y Baird, 1994; Trujillo-Cornejo, 2001; Diego-Rasilla, 2002).

Todos los datos recavados fueron transformados por medio del logaritmo natural para ajustarlos a la normalidad necesaria con el fin de poder utilizar estadísticos paramétricos, por lo que se calcularon y se cumplieron los preceptos necesarios de los análisis de varianza. Se realizó un análisis de varianza múltiple anidado (MANOVA) en el programa de estadística JMP versión 5.1 teniendo como parámetros las localidades y el sexo de los organismos anidado en la localidad, utilizando la distancia de “Aproximación” y “Escape” como variables de respuesta.

- **Disponibilidad de Refugio.**

Para determinar la disponibilidad de refugio en cada una de las áreas de estudio, se colocaron cinco transectos de 50 m marcados cada 10 m paralelos entre si a lo largo esta. En cada una de las marcas de 10 m se registraba el tipo de sustrato o refugio que se encontraba en un área de 50 cm de radio a partir de la cuerda del transecto, siendo cada una de estas una unidad de muestreo o también llamados parches. Se determinaron como refugios todos los sitios que se observaron que fueron utilizados por los organismos para escapar y ocultarse en cada área de estudio en particular (rocas, troncos, hoyos de ratón, pastos amacollados y rosa alpina).

Los conteos de la disponibilidad de refugio fueron a partir de la marca de cero metros hasta la de 50 m, por lo que se obtuvieron seis registros de cada transecto con un total de 30 parches representando el tipo de sustrato o refugio por cada área de estudio, con estos datos se calcularon los porcentajes de disponibilidad de refugios en cada localidad tomando en cuenta los tipos de refugio presentes en cada una de estas. Se realizó una prueba de  $\chi^2$  para cada área de estudio con los datos de disponibilidad de refugio y las proporciones de utilización que se observaron en campo para determinar si existe una asociación entre los organismos con algún tipo de refugio o si esta utilización es al azar.

- **Estimación de Depredación.**

Se construyeron 60 modelos de lagartijas para cada población de estudio, de las cuales 30 representaban hembras preñadas (Hp) y 30 no preñadas (Hnp) adultas. Los moldes de las lagartijas se construyeron a partir de organismos fijados de la colección del Instituto de Biología de la UNAM, con caucho silicón, posteriormente mediante una técnica de vaciado con jabón artístico se obtuvieron los modelos de las lagartijas. El jabón fue pigmentado con una mezcla de tintes naturales (café chocolate y rojo quemado) para obtener la tonalidad más semejante al organismo de estudio. Una vez secado el modelo se pintaron a mano los patrones y coloración característicos presentados en el dorso de las lagartijas del estudio, para lo cual se utilizó pintura acrílica diluida en agua (rojo oxido, amarillo claro y negro). Se utilizó este material ya que es adecuado para observar las marcas dejadas por los ataques de los depredadores en los modelos (mordidas, picotazos, rasguños) (Whiting, 2002; Diego-Rasilla, 2003; Víctor Aguirre comunicación personal).

Los modelos se colocaron en tres visitas a las áreas de estudio, dejando 10 Hp y 10 Hnp por cada salida. Éstos se colocaron y se ataron con hilo de coser a algún objeto que se encontrara alrededor en los lugares típicos de percheo que se les ha observado utilizar a las lagartijas (macollo, pasto, roca, tronco y rosa alpina), dentro de cada zona de estudio, por un periodo de 48 hrs. Durante el tiempo que los modelos estuvieron en la zona de estudio, no se trabajó dentro ni cerca de ésta para evitar perturbar a los depredadores (Diego-Rasilla, 2003).

Después del tiempo establecido se colectaron los modelos y se llevaron al laboratorio para determinar los ataques de los posibles depredadores. Los modelos se categorizaron en marcados, sin marcas y las desapariciones. Asimismo durante el trabajo en campo se observaron y capturaron organismos que pudieran ser depredadores de las lagartijas del estudio, con el fin de analizar excretas. Estas se disolvieron en agua, y se observaron en un microscopio estereoscópico para buscar restos de lagartijas, indicando su depredación y consumo.

## TRABAJO DE LABORATORIO.

- **Velocidades de Carrera.**

Se realizaron salidas al campo con el fin de capturar organismos de ambas especies, las hembras en los dos posibles estados reproductores (preñadas y no preñadas) y machos. Estos organismos se colectaron de áreas alejadas aproximadamente 1 Km de las zonas de estudio antes mencionadas, para no retirar organismos de la parcela que se utilizaron para la observación en campo, los individuos fueron trasladados al laboratorio de herpetología del Instituto de Biología de la UNAM. Se separaron en encierros por especie, sexo y condición reproductora (hembras preñadas y no preñadas), provisto de temperatura constante (se determinó en base a los datos de campo, de 23° C a 25° C para las dos especies aproximadamente), fotoperiodo en cautiverio de 10:14, luz:oscuridad, agua sin límite, comida tres veces por semana que constó de larvas de palomilla (*Achroia grissella*) y grillos (Andrews *et al.*, 1999).

Se realizaron pruebas de velocidad de carrera en una pista de acrílico de 120 cm de largo y 10 cm de ancho provista de dos sensores ópticos colocados al principio y al final de ésta, los cuales se encontraban conectados a un cronómetro que se activa al pasar la lagartija frente a él y se detenía el conteo del tiempo al cruzar por el segundo sensor, lo que proporcionaba el tiempo para calcular la velocidad (cm/seg). Esta prueba se realizó para todos los organismos de las dos especies tomando en cuenta su estado reproductor, sexo y población (Qualls y Shine, 1998).

Para realizar los estudios de velocidad de carrera, se determinaron tres diferentes temperaturas para poder inferir la influencia de la temperatura corporal en el desempeño de velocidad de carrera de los organismos, estas fueron 20° C, 29° C y 34° C. La temperatura menor seleccionada (20° C) fue el dato de temperatura corporal más bajo registrado por los organismos durante el trabajo de campo, del mismo modo se determinó la mayor (34° C), y la temperatura intermedia (29° C) es el promedio de temperaturas corporales de los organismos de las tres poblaciones.

Cada lagartija fue sometida a la prueba de velocidad de carrera a las tres diferentes temperaturas, realizando dos series de tres repeticiones para descartar posibles cambios en el desempeño de los organismos durante el curso del estudio debido al cansancio provocado por las carreras, y evitar sesgo en el desempeño locomotor (en total seis repeticiones a cada temperatura por organismo). El número de repeticiones se decidió en base al desempeño de los organismos, ya que se realizaron pruebas prospectivas y los organismos reaccionaron satisfactoriamente en las carreras y no se

observaron alteraciones de la velocidad. Se denotó cansancio con mayor número de repeticiones o sin dejar tiempo de descanso. Además se comparo con trabajos anteriores y se considero adecuado para esta especie (Shine 2003a-b, Angilleta *et al.*, 2001).

Antes de cada carrera se colocaron los organismos en un encierro por un periodo de 10 a 15 minutos con la temperatura elegida hasta que presentara la misma, posteriormente se trasladó directamente a la pista de carreras donde se realizaron las pruebas. Los organismos que no corrían inmediatamente, fueron alentados a hacerlo tocándoles la cola con una vara o asustándolos con ruido.

Las lagartijas fueron corridas a una sola temperatura por día y se dieron 24 hrs. de descanso para volver a correrlas a una temperatura diferente (Qualls, 1998; Angilleta *et al.*, 2001; Shine, 2003a). Todos los organismos fueron liberados en el mismo lugar donde se colectaron, después de terminar la investigación. Con los datos recabados se realizó un análisis de varianza anidada de medidas repetidas para determinar las diferencias intra e interpoblacionales.

## RESULTADOS.

### DISTANCIAS CRITICAS DE ESCAPE.

Se obtuvieron los registros de las distancias de “Aproximación” y de las distancias de “Escape” a los refugios más cercanos en campo, de los machos (M), hembras preñadas (Hp) y las hembras no preñadas (Hnp), además de la proporción y tipo de refugio utilizado de cada uno de los organismos. Se registraron un total de 154 organismos para la población de “La Pluma”, 52 en “El Río” y 102 en “El Mapa”.

El MANOVA resultó significativo en lo general (Localidad:  $F=0.9346$ , g.l.= 4,598,  $p=0.00004$ ; Sexo [Localidad]:  $F=0.82011$ , g.l.= 12,598,  $p<0.0001$ ) (Anexo 1). Posteriormente a este análisis se realizaron ANOVAs univariados interpoblacionales para analizar la distancia de “Aproximación” y “Escape”, y se realizaron análisis de contrastes para determinar las diferencias existentes entre poblaciones.

Se observaron diferencias significativas en la distancia de “Aproximación” entre la tres poblaciones ( $F=2.9266$ , g.l.=8,301,  $p=0.0037$ ), basándose en los contrastes se pudo determinar que las poblaciones diferentes entre si son “La Pluma” y “El Río”, esta última permite una mayor aproximación a un potencial depredador (Anexo 2). Así también se encontró que la distancia de “Escape” de las poblaciones fue significativamente diferente entre estas ( $F=7.0081$ , g.l.=8,300,  $p<0.0001$ ). Por medio de los contrastes se determinó que la población “La Pluma” es diferente con respecto a las otras dos ya que las lagartijas se alejan mayor distancia del refugio (Anexo 3), posteriormente se realizaron análisis individuales para cada población con el fin de determinar las diferencias intrapoblacionales.

En la población de “La Pluma” donde se encuentran *Sceloporus bicanthalis* se observa que los Machos son los organismos que permiten acercarse más a un potencial depredador y a su vez las Hp presentan los mayores promedios de esta distancia; sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la distancia de “Aproximación” de los machos, hembras preñadas y hembras no preñadas (Hnp-M:  $t=0.59$ ,  $p=0.554$ ; Hp-M:  $t=1.44$ ,  $p=0.1495$ ; Hnp-Hp:  $t=-0.424$ ,  $p=0.6721$ ).

Por otra parte la distancia de “Escape” mostró diferencias significativas entre las distancias de las Hembras no preñadas y los Machos con respecto a las Hembras preñadas (Hnp-M:  $t=0.29$ ,  $p=0.775$ ; Hp-M:  $t=-3.56$ ,  $p=0.0004$ ; Hp-Hnp:  $t=2.05$ ,  $p=0.0411$ ) ya que éstas mantienen menor distancia entre el sitio de percha y el refugio (Tabla 1).

Tabla 1. Distancias de “Aproximación” y “Escape” en campo de *S. bicanthalis* “La Pluma”.

	M (74)	Hnp (34)	Hp (47)
Aproximación (cm)	130.878 ± 5.847	146.676 ± 9.564	151.021 ± 7.447
Intervalo	30-260	40-370	60-270
Escape (cm)	91.689 ± 6.383	69.764 ± 6.625	57.255 ± 6.938
Intervalo	5-260	15-150	10-180

En la población de “El Río” que también presenta organismos de *S. bicanthalis* se observaron resultados similares a la población de “La Pluma”. No se encontraron diferencias significativas en la distancia de “Aproximación” entre las tres categorías (Hnp-M:  $t=-1.15$ ,  $p=0.2504$ ; Hp-M:  $t=0.50$ ,  $p=0.6193$ , Hnp-Hp:  $t=-0.878$ ,  $p=0.3807$ ), destacando que las Hnp son los organismos que permiten mayor aproximación de un depredador, posteriormente las Hp y los que presentan mayores distancias antes de escapar son los machos. Sin embargo, en las distancias de “Escape” se aprecian diferencias significativas con respecto a las Hembras preñadas (Hnp-M:  $t=0.4492$ ,  $p=0.6536$ ; Hp-M:  $t=-4.35$ ,  $p<0.0001$ ; Hnp-Hp:  $t=3.945$ ,  $p<0.0001$ ) debido a que estas se alejan menos del refugio destacándose por ser el promedio de distancia de “Escape” más pequeño de todos los organismos estudiados (Tabla 2).

Tabla 2. Distancias de “Aproximación” y “Escape” en campo de *S. bicanthalis* “El Río”.

	M (29)	Hnp (14)	Hp (9)
Aproximación (cm)	118.675 ± 10.148	108.57 ± 13.377	116.666 ± 8.660
Intervalo	40-280	40-210	90-150
Escape (cm)	63.034 ± 7.423	63.071 ± 6.331	19.333 ± 4.102
Intervalo	10-180	20-160	7-41

Para la población de “El Mapa” donde habita *S. aeneus* en comparación con lo observado en las dos poblaciones de *S. bicanthalis*, si se encontraron diferencias significativas en la distancia de “Aproximación” entre los sexos y condición de las hembras (Hnp-M:  $t=-2.10$ ,  $p=0.0370$ ; Hp-M:

$t=2.63$ ,  $p=0.0089$ ; Hnp-Hp:  $t=-2.627$ ,  $p=0.0091$ ), siendo las Hnp los organismos que permiten mayor aproximación de un posible depredador, en segundo lugar los M y por último las Hp las cuales emprenden la huida al refugio manteniendo mayor distancia con el depredador. A su vez en la distancia de “Escape”, resalta que las Hnp son los organismos que se alejan menos del refugio, mientras que los machos los que mantienen mayor distancia entre el sitio de percha y el refugio, presentando las Hp un promedio intermedio entre estos dos, sin embargo, no se observaron diferencias significativas (Hnp-M:  $t=-0.70$ ,  $p=0.4827$ ; Hp-M:  $t=-0.37$ ,  $p=0.7134$ ; Hnp-Hp:  $t=-0.122$ ,  $p=0.9027$ ), entre estas categorías de organismos (Tabla 3).

Tabla 3. Distancia de “Aproximación” y “Escape” en campo de *S. aeneus* “El Mapa”.

	M (48)	Hnp (38)	Hp (17)
Aproximación (cm)	124.687 ± 7.586	117.578 ± 7.383	152.529 ± 9.693
Intervalo	50-340	50-220	95-250
Escape (cm)	58.645 ± 7.266	52.894 ± 6.963	57.35 ± 13.966
Intervalo	0-310	5-170	15-190

Para analizar a las poblaciones en conjunto se realizaron análisis de varianzas dentro del modelo ya mencionado, entre las distancias de “Aproximación” y “Escape” registradas en campo de las tres categorías estudiadas entre poblaciones.

Se analizaron en conjunto los machos pertenecientes a las tres poblaciones, no encontrándose diferencias significativas en las distancias de “Aproximación” ( $F= 0.5643$ ,  $g.l.= 2$ ,  $P= 0.45308$ ) sin embargo si se apreciaron diferencias significativas en las distancias de “Escape” entre los machos ( $F= 12.3021$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.00052$ ), de “La Pluma” (Anexo 4 y 5) los cuales mostraron con respecto a las otras poblaciones el mayor promedio de la distancia de “Escape” de todos los organismos del estudio (Tabla 4). Los organismos que presentan mayores promedios de “Aproximación” también presentan los mayores promedios de “Escape” siendo “La Pluma” en este caso.

Tabla 4. Medias de las distancias registradas en campo de los machos de las tres poblaciones.

	Machos		
	La Pluma (74)	El Río (29)	El Mapa (48)
Aproximación (cm)	130.878 ± 5.847	118.675 ± 10.148	124.687 ± 7.586
Escape (cm)	91.689 ± 6.383	63.034 ± 7.423	58.645 ± 7.266

Se encontraron diferencias significativas entre la distancia de “Aproximación” de las hembras no preñadas de las tres poblaciones ( $F= 9.3153$ ,  $g.l.= 2$ ,  $P= 0.00247$ ). En “La Pluma” la distancia de “Escape” de las hembras ante un posible depredador que permiten a un posible depredador es significativamente menor que en las otras dos poblaciones (Anexo 4 y 5), sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre la distancia de “Escape” de las Hnp de las tres poblaciones ( $F= 1.576$ ,  $g.l.= 2$ ,  $P= 0.21031$ ), siendo también las Hnp de “La Pluma” los organismos que más se alejan del refugio, cabe señalar en esta comparación, que se observa que las Hnp de “El Mapa” son las que se mantienen más cerca del refugio en comparación con las otras Hnp de las dos poblaciones restantes (Tabla 5).

Similares resultados a los anteriores se observaron las Hnp de “La Pluma” presentan los mayores promedios en las dos categorías.

Tabla 5. Distancias promedio de las hembras no preñadas de las tres poblaciones.

	Hembras No Preñadas		
	La Pluma (34)	El Río (14)	El Mapa (38)
Aproximación (cm)	146.676 ± 9.564	108.57 ± 13.377	117.578 ± 7.383
Escape (cm)	69.764 ± 6.625	63.071 ± 6.331	52.894 ± 6.963

Para las hembras preñadas de las tres poblaciones no se observaron diferencias en la distancia de “Aproximación” ( $F= 0.8501$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p= 0.3572$ ), a pesar de que las Hp de “El Río” presentan menor promedio de esta distancia, a pasar de esto, se observaron diferencias significativas en las distancias de “Escape” ( $F= 6.7169$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p= 0.0100$ ). Las Hp de “El Río” son las que difieren (Anexo 4 y 5) puesto que se alejan muy poco del refugio, en comparación con las Hp de las otras

dos poblaciones (Tabla 6). Similar a lo observado anteriormente, los promedios más grandes de las distancias registradas por categoría de organismos, los presenta una población, en este caso “El Mapa”.

Tabla 6. Promedio de las distancias registradas en campo de las hembras preñadas de las tres poblaciones.

	Hembras Preñadas		
	La Pluma (47)	El Río (9)	El Mapa (17)
Aproximación (cm)	151.021 ± 7.447	116.666 ± 8.660	152.529 ± 9.693
Escape (cm)	57.255 ± 6.938	19.333 ± 4.102	57.35 ± 13.966

Aquellos organismos que no permiten a un potencial depredador acercarse y huyen del sitio de percha a la menor provocación, también son los organismos que se alejan más del refugio, por lo que deben huir y mantener mayor distancia entre el depredador y el sitio de percha para evitar ser depredados, esto se observó en las comparaciones interpoblacionales por categorías.

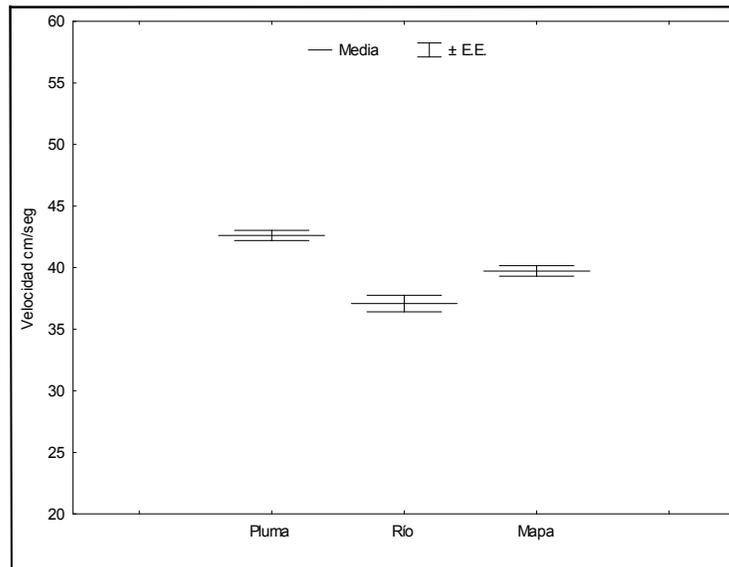
Las hembras preñadas de la población “La Pluma” donde se encuentra *Sceloporus bicanthalis* presentó mayor promedio de distancia de “Aproximación” de un posible depredador que los machos y hembras no preñadas, así también registra el menor promedio de distancia de “Escape” al lugar de refugio lo cual se esperaba por las condiciones reproductoras de las hembras. Similares resultados para las hembras preñadas en ambas distancias se aprecian en “El Río”. La especie *S. aeneus* de la población “El Mapa” presenta una estrategia diferente a la encontrada en *S. bicanthalis* ya que las diferencias se encuentran en la distancia de “Aproximación” y no en la de “Escape”, lo que sugiere que mantienen similares distancias de “Escape” no importando el sexo o la condición reproductora de las hembras, manteniendo a una distancia prudente al depredador.

Se debe destacar que las lagartijas que permiten un mayor acercamiento de un potencial depredador en las tres categorías que se estudiaron, son las pertenecientes a “El Río”, además las hembras preñadas de esta población, presentaron el menor promedio en la distancia de “Escape” (19.33 cm) resaltando éste no sólo entre su población, sino con respecto a todos los promedios de esta distancia de las tres poblaciones de estudio.

## VELOCIDAD DE CARRERA.

Se capturaron un total de 67 organismos en “La Pluma” (M:27, Hnp:16, Hp:24), 20 cerca de “El Río” (M:10, Hnp:6, Hp:4), y 72 para “El Mapa” (M:31, Hnp:13, Hp:28), los cuales fueron sometidos a las pruebas de velocidad de carrera.

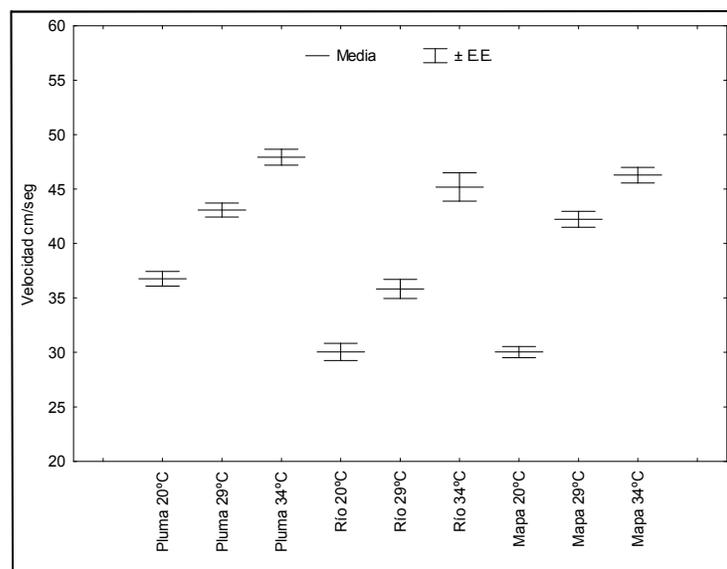
La mayoría de los organismos corrieron seis veces en cada temperatura, salvo algunas excepciones donde los organismos se rehusaron a correr (seis organismos no realizaron las repeticiones completas) (Anexo 6). Se encontraron diferencias significativas entre las velocidades promedios de las tres poblaciones ( $F=12.247$ ,  $g.l.=2,440$ ,  $p<.0001$ ) (Gráfica 1), y por medio de un análisis de contrastes se determinó que la población “La Pluma” mostró significativamente animales más rápidos sin importar la condición reproductora de las hembras o el sexo (Anexo 7), en comparación con las otras poblaciones (Pluma-Río:  $t= 15.107$ ,  $p<0.0001$ ; Pluma-Mapa:  $t=16.8051$ ,  $p<0.0001$ ; Río-Mapa:  $t=1.283$ ,  $p=0.2579$ ).



Gráfica 1. Velocidad de carrera por población.

No se encontraron diferencias significativas entre las repeticiones de carreras de las lagartijas (Anexo 8), por lo que no se aprecia un efecto en la velocidad de carrera entre las seis repeticiones debido al cansancio acumulado por las series realizadas. Esto indica que las pruebas de carrera influyen de manera similar en el desempeño de los organismos y no hay diferencia entre las primeras y las últimas carreras por cada temperatura, evitando el sesgo de la acumulación de cansancio entre las pruebas de carrera sometidas el mismo día en series diferentes.

Se encontraron diferencias significativas en la velocidad de carrera de los organismos entre las tres diferentes temperaturas a las cuales fueron sometidas ( $F=74.448$ ,  $g.l.=2,440$ ,  $p<0.0001$ ) sin tomar en cuenta las categorías de sexo o condición reproductora de las hembras (Grafica 2), posteriormente se realizó un análisis de contrastes entre las tres temperaturas a las cuales se sometieron las pruebas de velocidad, observándose que la velocidad que pueden desarrollar las lagartijas en cada una de las temperaturas son diferentes entre si ( $20^{\circ} C-29^{\circ} C$ :  $t=49.80$ ,  $p<0.0001$ ;  $20^{\circ} C-34^{\circ} C$ :  $t=147.97$ ,  $p<0.0001$ ;  $29^{\circ} C-34^{\circ} C$ :  $t=28.177$ ,  $p<0.0001$ ) alcanzando mayores velocidades de carrera a  $34^{\circ} C$  (Anexo 9).

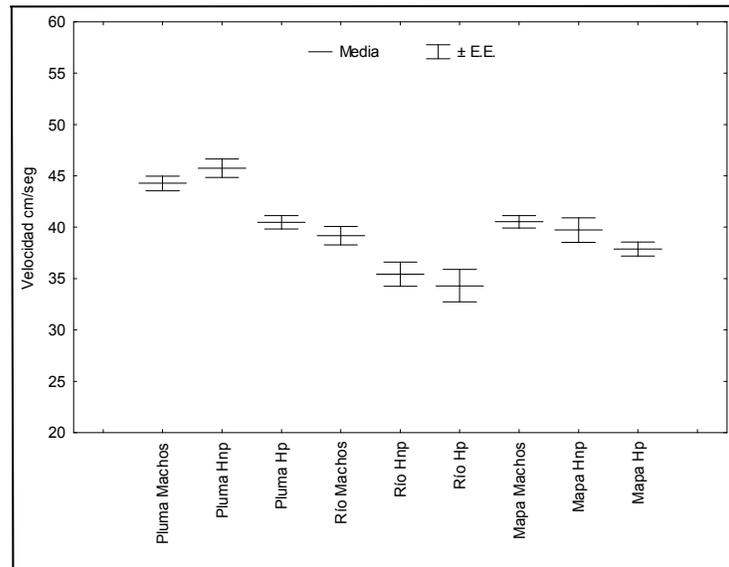


Grafica 2. Velocidad de carrera de las poblaciones sometidas a tres temperaturas.

Se encontraron diferencias significativas entre los sexos y las condiciones reproductoras de las hembras, de todas las poblaciones ( $F=3.0383$ ,  $g.l.=6,440$ ,  $p=0.0064$ ), por lo que se analizó por separado cada población para determinar las diferencias intrapoblacionales, basado en las tres categorías antes mencionadas.

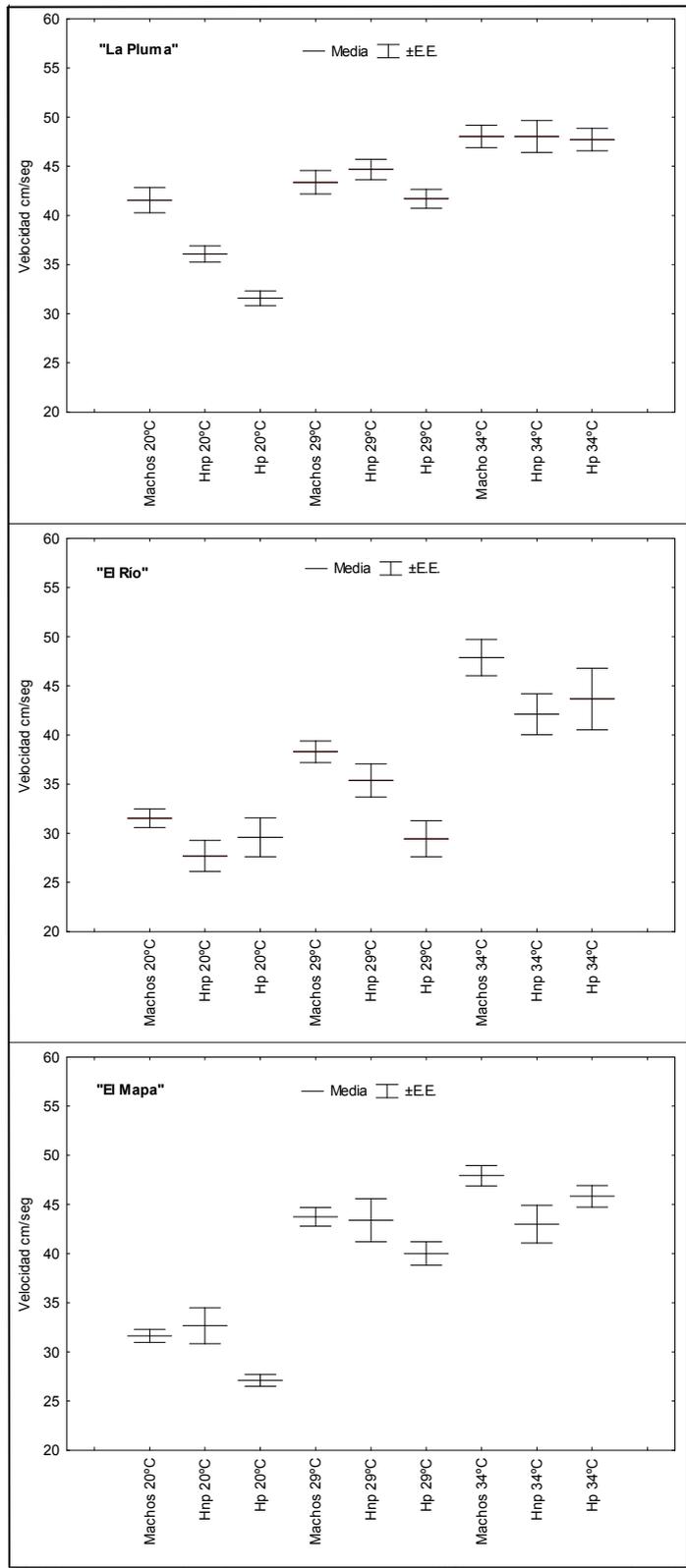
En la población de “La Pluma” con los análisis entre sexos, tomando todas las carreras de los organismos, únicamente se observaron diferencias significativas entre las velocidades de carrera de los machos y las hembras preñadas ( $t=6.381$ ,  $p=0.0119$ ) (Grafica 3), mientras que en la población de “El Río” no se encontraron diferencias significativas entre los sexos ni la condición de las hembras (Anexo 10) presentando velocidades de carrera similares, a su vez en la población “El

Mapa” se observaron diferencias significativas entre los machos y las hembras en sus dos condiciones reproductoras (Machos-Hp:  $t=5.4106$ ,  $p=0.0205$ ; Machos-Hnp:  $t=6.862$ ,  $p=0.0091$ ; Hp-Hnp:  $t=0.8403$ ,  $p=0.3598$ ).



Grafica 3. Velocidad de carrera por sexo y condición de las hembras.

Se obtuvieron los promedios de la velocidad de carrera de las poblaciones sometidas a tres diferentes temperaturas, donde se observa la tendencia de aumentar la velocidad de carrera a mayores temperaturas corporales de los organismos independientemente de la especie, sexo o condición reproductora de las hembras (Grafica 4).



Grafica 4. Velocidad de carrera por de cada sexo y expuesto a tres diferentes temperatura de cada población.

En la población de “La Pluma” se pudo observar que los machos son los organismos más rápidos de las tres categorías (Tabla 8), y a su vez las hembras preñadas son los organismos que presentan menores promedios de velocidad de la población, encontrándose diferencias significativas únicamente entre estos dos ( $t=6.381$ ,  $p=0.0119$ ) (Anexo 10).

Tabla 8. Promedio de velocidad de carrera con tres temperaturas de *Sceloporus bicanthalis* de “La Pluma”.

	M(29)	Hp(25)	Hnp(16)
	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg
20° C	41.55	31.58	36.08
29° C	43.37	41.70	44.68
34° C	48.04	47.72	48.04

En la población de “El Río”, también los machos son los organismos más veloces de la población, y las Hp fueron los organismos más lentos, similar a lo encontrado en “La Pluma” (Tabla 9), aunque estas diferencias no son relevantes ya que no se encontraron diferencias significativas entre los sexos ni entre las condiciones reproductoras de las hembras para esta población (Anexo 10).

Tabla 9. Promedios de velocidad de carrera con tres temperaturas de *Sceloporus bicanthalis* de “El Río”

	M(11)	Hp(4)	Hnp(6)
	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg
20° C	31.54	29.58	27.70
29° C	38.30	29.44	35.37
34° C	47.88	43.66	42.11

En la población de “El Mapa” similar a lo registrado para la “La Pluma” y “El Río” se observa una vez más que los machos son los organismos más rápidos de la población, y las hembras preñadas los más lentos (Tabla 10), además en esta población si se encontraron diferencias significativas entre los machos y las hembras en sus dos estados de reproducción (Anexo 10), observándose la misma tendencia al aumento de velocidad a mayores temperaturas corporales.

Tabla 10. Promedios de velocidad de carrera con tres temperaturas diferentes de *Sceloporus aeneus* de “El Mapa”.

	M(33)	Hp(28)	Hnp(13)
	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg
20° C	31.63	27.11	32.67
29° C	43.74	39.99	43.39
34° C	47.93	45.83	42.99

Se determinó que la población con el mayor promedio de velocidad de carrera tomando en cuenta las tres temperaturas a las que fueron sometidas es “La Pluma”, la cual presentó a los organismos más rápidos de cada categoría, subsecuentemente la población de “El Mapa” y la más lenta es la población de “El Río” presentando los promedios de velocidad de carrera más bajos en las tres categorías (anexo 11).

También se pudo observar que las hembras preñadas de las tres poblaciones presentan los promedios de velocidad más bajos, en segundo lugar las hembras no preñadas y los organismos más veloces son los machos (Tabla 11).

Tabla 11. Velocidad de carrera promedio por población.

	La Pluma	El Río	El Mapa
	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg	Velocidad cm/seg
M	44.27	39.18	41.37
Hnp	43.08	36.43	39.73
Hp	40.47	34.30	37.87
μ	42.62	37.08	39.73

## ESTIMACIÓN DE DEPREDACIÓN.

Los 60 modelos que se distribuyeron en cada parcela se colocaron en tres salidas al campo. Los 40 modelos que se distribuyeron en la población de “La Pluma” en las dos primeras salidas, desaparecieron todos sin dejar rastros, a pesar que estos fueron atados con hilo de coser a algún objeto cercano (rocas, macollo, rosas alpinas, troncos) en algunas ocasiones se encontró el hilo pero sin rastros de los modelos ni algún indicio de un depredador. Se tomó la decisión de disminuir el tiempo de permanencia de los modelos en esta población para la tercer salida, por lo que se dejaron en el área de estudio durante 24 hrs, como resultado de esta última prueba se registraron solamente dos desapariciones y diez modelos que presentaban marcas de picotazos de aves, por lo que este ajuste de la prueba permitió la observación de resultados diferentes.

No se encontraron diferencias significativas entre la depredación que sufrieron los modelos de tipo preñados y no preñados de ninguna de las poblaciones de estudio (La Pluma:  $\chi^2=0$ , g.l=1,  $p=1$ ; El Río:  $\chi^2= 0.07$ , g.l=1,  $p=0.208$ ; El Mapa:  $\chi^2=2.857$ , g.l=1,  $p=0.909$ ). Sin embargo si se observaron diferencias significativas entre las presiones de depredación de las tres poblaciones ( $\chi^2=16.201$ , g.l.=2,  $p=0.00033$ ), para poder hacer este análisis se unificaron los datos de los modelos que presentaron marcas de picotazos de aves y las desapariciones caracterizándolos a ambos como depredados.

Los modelos de la población de “El Río” presentaron menor número de ataques, sin embargo sufrieron de más desapariciones en comparación con “El Mapa” y un número reducido de modelos sin marcas. A su vez los modelos de la población de “El Mapa” fueron los que presentaron mayor número de marcas, sobre todo en los modelos preñados, aunque fue la población menos atacada y con menor número de desapariciones (Tabla 12). La población con mayor presión de depredación fue “La Pluma” con un total de 52 modelos depredados y 8 no depredados, en segundo lugar “El Río” con 39 depredados y 21 no depredados, a su vez “El Mapa” fue el que presentó menores presiones de depredación solo con 18 modelos depredados y 42 no depredados.

Tabla 12. Proporción de modelos de hembras preñadas y hembras no preñadas de cada población.

	La Pluma		El Río		El Mapa	
	HP	HNP	HP	HNP	HP	HNP
Con marca	5	5	4	3	9	3
Desapariciones	21	21	16	16	3	3
Sin marca	4	4	10	11	18	24

Se capturaron dos serpientes de la especie *Crotalus triseriatus* dentro de la parcela de estudio en la población de “El Río”, cuatro en la parcela “El Mapa” y se encontró una muda en “La Pluma”. Los organismos se trasladaron al laboratorio de herpetología del Instituto de Biología y se revisaron las excretas, encontrándose gran cantidad de escamas, huesos y falanges de lagartijas del género *Sceloporus* en todas las serpientes colectadas en “El Río” y en una serpiente de “El Mapa”.

Durante el trabajo de campo en las tres poblaciones se observaron diversas aves con regularidad, algunas de estas pertenecen a la especie *Falco sparverius*, las cuales son típicos depredadores de reptiles. En la población de “El Mapa” se capturaron diez serpientes del género *Thamnophis* no encontrando restos de reptiles en ninguna de las excretas.

Además de los registros de observación, es probable que se encuentren distribuidos en las tres poblaciones de estudio organismos pertenecientes al género *Geococcyx* (corre caminos), esto por información obtenida de los habitantes de la región y observaciones personales de Méndez-de la Cruz.

## DISPONIBILIDAD DE REFUGIO.

Por medio de los conteos y registros realizados a lo largo de los transectos en las parcelas de estudio, se caracterizó a los parches como “Refugio” dependiendo de las características que éstos tuvieran (protección para los organismos) y a la observación previa en caso de que las lagartijas lo utilizaran para escapar de un potencial depredador, como son: pastos amacollados, pasto no amacollado que alcanza los 15cm de altura y se distribuye en algunas partes del área de estudio, rocas, troncos, acumulaciones de ramas, rosas alpinas (solo en el caso de las parcelas donde se encuentran *S. bicanthalis*) y agujeros de roedor, los parches con pastos rasos y/o tierra fueron catalogados como “No Refugio”.

Se determinó en las tres poblaciones que la abundancia de los parches categorizados como “Refugio” se encuentra en mayor proporción que el de los “No Refugio” (Tabla 13).

Tabla 13. Disponibilidad de refugios en cada localidad.

	La Pluma	El Río	El Mapa
REFUGIO	66.33%	55.33%	66.66%
NO REFUGIO	36.6%	46.66%	33.33%

La proporción de “Macollo” fue predominante en las localidades de estudio que se encuentran en los extremos (4200 y 3100 m s.n.m.), a su vez la parcela con menor disponibilidad de refugio fue “El Río”, también presentando la menor proporción de pastos amacollados, el cual es el refugio más utilizado por los organismos de las tres parcelas (Tabla 14).

Tabla 14. Proporción y tipos de parche de los transectos.

	La Pluma		El Río		El Mapa	
	Conteos	%	Conteos	%	Conteos	%
MACOLLO	15	50	6	20	12	40
OTRO REFUGIO	4	13.3	10	33.3	8	26.6
NO REFUGIO	11	36.3	14	46.6	10	33.3

En las tres poblaciones se encontró que el refugio más frecuentado es el “tipo 1” (macollo), teniendo en segundo lugar el refugio “tipo 2” (pasto, planta espinosa, ramas, rocas, hoyo de ratón y troncos) (Tabla 15).

Mediante la prueba de  $\chi^2$  basándose las frecuencias de utilización de los refugios y la disponibilidad de estos se encontraron diferencias significativas en las tres poblaciones (Pluma:  $\chi^2 = 18.04$ , g.l=1,  $p=0.00002$ ; Río:  $\chi^2=27.11$ , g.l=1,  $p<0.00001$ ; Mapa:  $\chi^2=5.68$ , g.l.=1,  $p=0.017$ ) lo que nos indica que los organismos si existe una asociación entre los organismos y el refugio, encontrándose que en las tres poblaciones de estudio, los pastos amacollados están siendo seleccionados.

Tabla 15. Porcentaje de utilización y tipo de refugio de las tres poblaciones.

	REFUGIO 1 (MACOLLO)	REFUGIO 2
LA PLUMA (154)	92.20%	7.79%
EL RIO (52)	73.07%	26.92%
EL MAPA (102)	71.56%	28.43%

Durante el trabajo de campo, se pudo observar que en las poblaciones “El Río” y “El Mapa” se llevan a cabo actividades de pastoreo e incluso existe la práctica por parte de los pobladores, en la población “El Mapa”, de quemar anualmente algunas áreas del pastizal para que el ganado consuma los renuevos de las hierbas.

## DISCUSIÓN.

Tomando en cuenta que las especies estudiadas en este trabajo presentan características muy similares entre sí, tanto morfológicas como de hábitos, y resalta principalmente como diferencia diacrítica para identificar estas especies las escamas cantales. Sin embargo el modo reproductor es mucho más determinante ya que se ha observado variación en número de estas escamas.

Por lo que es importante observar el desempeño de cada una de éstas y determinar si el modo reproductor influye en las estrategias de antidepredación además del costo de reproducción de las especies, ya que se han realizado trabajos referentes a las estrategias de antidepredación y las capacidades locomotoras de los lacertilios (Cooper *et al.*, 1990; Anguilleta *et al.*, 2002; Diego-Rasilla, 2002; Shine, 2003ab); sin embargo, no entre especies hermanas ni determinando si el modo reproductor, confiere diferencias en estas características.

Los efectos y actividades de la reproducción son constantes y pueden ser medidos sobre los rasgos tales como gastos energéticos o desempeño locomotor, además de la variación espacial y temporal en factores como presión de depredación y disponibilidad de refugio, además de los niveles del recurso, los cuales pueden generar la variación en el costo de la reproducción.

Se han registrado diferentes estrategias de escape en trabajos anteriores para lacertilios, destacando principalmente dos tipos: una de éstas es huir del sitio de percha cuando se aproxima un depredador y la segunda estrategia es mantenerse en el mismo sitio y depender de la crisis. En *Podarsis muralis* una vez que detectan al depredador, lo vigilan y emprenden la carrera para mantenerlo a distancia; sin embargo, no buscan refugio (Diego-Rasilla, 2002), a diferencia de *Holbrookia propinqua*, ya que estos organismos realizan sus actividades diarias asociados a refugios, y cuando observan a un potencial depredador estas lagartijas huyen a los arbustos o a pastos para evitar la depredación (Cooper, 2003). En este trabajo se encontró que el principal mecanismo de defensa que presentan las dos especies frente a un potencial depredador, consiste en efectuar carreras hasta los refugios, utilizando la autotomía caudal como último recurso si es capturado. Similares resultados se han observado en *Urosaurus bicarinatus*, *S. anahuacus* y *S. mucronatus* los cuales dependen de un refugio para escapar del depredador ya sean rocas o vegetación (Smith y Lemos-Espinal, 2005).

Las especies que utilizan el escape como estrategia para evitar la depredación pueden exhibir diferentes combinaciones de conductas de antidepredación, basadas en las distancias de

“Aproximación” y la de “Escape” que presentan, las cuales varían dependiendo de la especie. *Platysaurus broadleyi* presenta mayores distancias de “Aproximación” (482 cm) que de “Escape” (198 cm), ya que se mantienen cerca de las grietas que utiliza como refugio (Whiting, 2002), a su vez se destaca la distancia de “Aproximación” tan grande que se ha registrado para *S. mucronatus* (700 cm) y la relativa cercanía que mantiene con su refugio (55 cm) (Smith y Lemos-Espinal, 2005), sin embargo también en *Podarsis muralis* se aprecian los promedios mayores de la distancia de “Aproximación” que los de “Escape” (Diego-Rasilla, 2003). De la misma forma en el presente trabajo se observaron siempre promedios mayores en las distancias de “Aproximación” que en la distancia de “Escape”.

Los organismos de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* coinciden con los antecedentes registrados, lo cual parece ser una característica de los lacertilios en general o por lo menos todos aquellos que no se basan en sus características crípticas y que dependen de un refugio para evitar ser depredados.

En un estudio comparativo de dos poblaciones de *P. muralis*, se encontraron diferencias significativas en la distancia de “Aproximación”. A su vez en el presente, no se encontraron distancias de “Aproximación” ni de “Escape” propias de cada especie, ya que los promedios de distancias de *S. aeneus* (aproximación:125.6 cm, escape:56.31 cm) se encuentran entre los promedios de las dos poblaciones de *S. bicanthalis* (“La Pluma”-aproximación:140.4 cm, escape:76.43 cm; “El Río”-aproximación:115.6 cm, escape:55.4 cm) no distinguiéndose distancias de antidepredación características de las especies. Así coinciden estos resultados con los registrados para *P. muralis*, lo que nos indica que las diferencias en la cautela entre las dos poblaciones de *S. bicanthalis* puede explicarse por las diferencias de presiones de depredación de cada población, lo cual es consistente con la hipótesis que plantea que las presiones de depredación pueden contribuir a la variación intraespecífica de conductas de antidepredación (Blázquez *et al.*, 1997).

Para algunas especies del mismo género que las estudiadas en este trabajo como son *S. anahuacus* y *S. mucronatus* y también en otros géneros como *P. broadleyi* no se han encontrado diferencias significativas entre las distancias de “Aproximación” y de “Escape” entre las hembras preñadas y las no preñadas o machos. Sin embargo, en esta investigación si se encontraron estas diferencias entre las hembras gestantes y las hembras no gestantes de igual forma con respecto a los machos en las dos especies. Estas diferencias entre sexos y condición reproductora, se atribuyen a cambios en las estrategias de antidepredación asociados a la época de reproducción cuando las hembras de las dos especies se encuentran gestantes. A pesar de esto, este cambio en las estrategias de

antidepredación producido por la gestación de las hembras, si es diferente entre las especies, distinguiéndose que *S. bicanthalis* modifica la conducta en la distancia de “Escape” alejándose menos del refugio y *S. aeneus* la de “Aproximación” manteniendo a mayor distancia al depredador y huyendo después de percatarse de su presencia.

La estrecha relación entre la temperatura corporal y la velocidad de carrera (hipótesis esperada en el trabajo), es una característica importante que se ha observado en muchos grupos de lagartijas (*Holbrookia*, *Sceloporus*, *Anolis* y *Lampropholis*) (Cooper, 2000; Angilletta *et al.*, 2001; Perry *et al.*, 2002 y Shine, 2003b) y de reptiles en general, también fue registrada en *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, la cual, se cumplió independientemente de la especie, sexo y condición reproductora de la hembra. Esto se debe a la dependencia térmica que presentan todos los organismos ectotérmicos, lo cual puede determinar o influir en la sobrevivencia de las lagartijas, ya que un organismo frío y por lo tanto más lento puede ser una presa fácil de capturar en comparación con un organismo caliente y rápido, siempre y cuando estos organismos solo dependan de la velocidad de carrera para sobrevivir.

En algunos trabajos referentes al estudio del desempeño locomotor de los lacertilios tanto síncidos como del género *Sceloporus* (Angilletta, 2002), se ha observado que las hembras preñadas presentan menores velocidades de carrera, coincidiendo con las hembras preñadas de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* ya que son más lentas que las hembras no preñadas y los machos. La disminución en la velocidad de carrera, se atribuye a la ganancia de peso y volumen corporal debido a la condición reproductora (Angilletta *et al.*, 2001; Bennett, 1989; Shine, 2003a; Shine, 2003b). Sin embargo a pesar de presentar menores promedios de velocidad sólo se observaron diferencias significativas entre los machos y las hembras preñadas de las poblaciones “La Pluma” y “El Mapa”, por lo que esta característica no se puede atribuir a una especie en particular, o al modo reproductor que presenta.

Con base en el desempeño locomotor de las hembras preñadas de las dos especies, se observan costos asociados a la etapa reproductora de las dos especies, sin embargo; no se pudo diferenciar costos asociados al modo reproductor, ya que no está representando un costo de reproducción diferencial entre estos, puesto que no se observan capacidades de velocidad de carrera de las hembras propias de alguna de estas especies durante la época de gestación. Entendiendo por costo de reproducción, a la disminución de ciertas características fisiológicas de los organismos (Hp) asociadas al evento de reproducción.

Tomando en cuenta que la velocidad de las hembras preñadas fue menor pero con mínimas diferencias con respecto a las hembras no preñadas para las dos poblaciones de *S. bicanthalis* y de *S. aeneus*, se puede concluir que la condición gestante, tanto ovíparas como vivíparas no limita significativamente el desempeño locomotor de las hembras pero es suficiente para modificar conductas durante la época de reproducción.

La disminución en la velocidad de carrera que presentan las hembras durante la gestación se puede asociar al cambio de estrategias antidepredatorias de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*. A pesar de esto, cada especie resuelve esta limitante física de manera diferente, las hembras preñadas de *S. bicanthalis* se alejan menos del refugio que el resto de los organismos de su población, y a su vez las hembras gestantes de *S. aeneus* mantienen mayor distancia entre el depredador y el sitio de percha antes de correr. La cual puede ser una característica conductual de antidepredación atribuible a cada especie.

De acuerdo a los resultados obtenidos se determinó que los organismos de *S. bicanthalis* de “La Pluma” son los más veloces en cada categoría estudiada, a pesar de esto, no parece ser una característica de la especie, ya que las lagartijas de la población “El Río” son las más lentas también en las tres categorías. Por lo que se pueden encontrar poblaciones con organismos lentos y rápidos de *S. bicanthalis*, sin ser una característica general para la especie. Lo cual explica una vez más estas respuestas de los organismos de la misma especie debido a las variantes ambientales y biológicas presentes en cada población, las cuales han participado en la selección de características fisiológicas y conductuales de los organismos para poder sobrevivir en cada población, demostrando plasticidad conductual y fisiológica en *S. bicanthalis*, acentuándose en las hembras gestantes.

Por su parte los organismos de *S. aeneus*, presentaron velocidades de carrera intermedias, sin embargo, no se puede determinar si esta es una velocidad de carrera típica de la especie, o tiene la capacidad de desarrollar mayores velocidades de carrera en otras poblaciones a menores altitudes, ya que esta población se encuentra en su límite altitudinal superior y cabe la posibilidad de encontrar poblaciones con diferentes desempeños de locomoción a menores altitudes donde las características ambientales sean más favorables para los organismos ovíparas.

No obstante aun en la misma especie se encontraron diferencias, *S. bicanthalis* de acuerdo a las características de presiones de depredación, disponibilidad de refugio presente en las diferentes

poblaciones, y a las características físicas y fisiológicas de los organismos que habitan las localidades, varía la distancia que se alejan del refugio. Esta influencia que tiene el ambiente sobre una especie se puede observar en la población “El Río” la cual presenta los organismos más lentos destacando las hembras preñadas (34 cm/seg), la menor disponibilidad de refugio y la menor densidad. Por lo que las hembras preñadas deben compensar este bajo desempeño locomotor conductualmente, siendo los organismos que menos se alejan del refugio (19.33cm). A diferencia de lo registrado para las hembras gestantes de *P. muralis* en cuanto a la distancia de “Aproximación” ya que permiten que un depredador se acerque mucho más que el resto de los individuos de la población, lo que sugiere una estrategia de antidepredación basada en la crípsis compensando la capacidad de locomoción disminuida (Braña, 2000).

Sin embargo, en este trabajo se mostró que estas dos especies de *Sceloporus* no dependen exclusivamente de su velocidad si no también presentan conductas de antidepredación eficientes, las cuales se reflejan en la distancia que permite acercarse a un potencial depredador antes de huir e invertir todo lo que este escape representa para un organismo, y las conductas de antidepredación en la distancia que se alejan del refugio, ya que ésta también puede ser determinante para evitar la depredación, sobre todo en organismos con velocidades de carrera disminuidas como las hembras preñadas.

Con anterioridad se había descrito la utilización de los pastos amacollados por parte de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, como sitios de percha y refugio (Trujillo-Cornejo, 2001; Rodríguez-Romero, 2004). Las presentes observaciones y registros en campo apoyan estas aseveraciones, ya que éste refugio es el más utilizado por todas las lagartijas, presentando valores mayores al 70% de ocupación de este tipo de refugio, no importando especie, sexo ni condición reproductora. Cabe destacar que no fue el único disponible ni el predominante en todas las poblaciones. Por lo tanto, esta elección deliberada del tipo de refugio se debe a que le brinda mayor protección y éxito al evitar ser depredado, a pesar que esto signifique un mayor gasto de energía al buscar un sitio adecuado para perchar, el cual debe estar asociado o cercano a este tipo de refugio.

Los modelos de lagartijas se han usado con anterioridad para determinar presiones de depredación, los cuales ayudan a registrar los potenciales depredadores que existen en cada población. Para *P. muralis* se registraron diferencias en las presiones de depredación siendo más conspicuas en la zona cercana al bosque que en una zona abierta con mayores formaciones rocosas. En comparación con este estudio se realizaron modelos de lagartijas preñadas y no preñadas de *S. aeneus* y *S.*

*bicanthalis*, no encontrándose diferencias significativas en la depredación de los modelos de las lagartijas en las poblaciones, con lo cual se observa que los depredadores no prefieren aquellas de mayores dimensiones. Sin embargo, entre las poblaciones si se mostraron diferencias, hallando que las poblaciones presentan mayores presiones de depredación a mayores alturas en el volcán, no coincidiendo con lo encontrado para las poblaciones de *P. muralis*, ya que la zona más alta en el volcán es un páramo de altura sin árboles y las zonas bajas son pastizales rodeados de bosque de pino.

Con estos resultados se reafirma que las tácticas y estrategias para evitar ser depredado son variables, ya que no es indispensable ser veloz para sobrevivir, puesto que se puede obtener los mismos resultados modificando la conducta. Con lo cual se observa que ambas estrategias son eficaces para cada especie, pudiendo variar dentro de la misma especie cuando se encuentra en condiciones ambientales y fisiológicas diferentes.

Observando estos resultados, se apoya el postulado que la gestación no incrementa el riesgo de mortalidad en la naturaleza, corroborando predicciones previas que plantean que la selección natural puede favorecer adaptaciones morfológicas y conductuales compensando la vulnerabilidad a la depredación. Esto coincide con lo registrado para *S. grammicus*, otra lagartija vivípara de montaña, para la cual se han registrado mayores tasas de sobrevivencia en hembras preñadas que en no preñadas (Cuellar *et al.*, 1996), lo cual podría ser explicado mediante un cambio conductual en época de reproducción.

Se debe recordar y comprender que los organismos están sujetos a selección natural y las características de los organismos que se observan son las que han logrado permanecer bajo las presiones a las cuales están expuestas; sin embargo, a pesar de las diferencias que se encuentran en las dos poblaciones de la misma especie, aun conservan rasgos en común, aparte de los morfológicos, como es la conducta de antidepredación basada en la distancia de “Escape” de las hembras preñadas en *S. bicanthalis*.

Analizando a la población de “La Pluma” por si sola, podemos observar que concuerda con características de una población altamente presionada por depredación, ya que presenta el 86.6 % de modelos depredados siendo el mayor en este trabajo. Por lo que las lagartijas adoptan estrategias de antidepredación para sobrevivir, ya que dejan mayor distancia entre los potenciales depredadores y su sitio de percha emprendiendo el escape al refugio una vez detectada la presencia del depredador.

Así también son los organismos que se alejan más de su refugio en busca de alimento y sitios adecuados para termorregular. A pesar de esto, el alejarse demasiado del refugio no representa mayor riesgo para ellos, ya que son los organismos más veloces del estudio, la cual parece ser una característica que ha sido seleccionada en esta población.

Cabe señalar que esta población presenta la mayor disponibilidad de refugio preferido (macollo), así aprovechando la velocidad y haciendo uso del abundante refugio, se observa un gran éxito en la estrategia de antidepredación de esta población, ya que es la población con mayor abundancia. Destacando las hembras preñadas al observarse un cambio conductual no permitiendo un mayor acercamiento del depredador y manteniendo una distancia menor al refugio, asegurando la permanencia de la especie en este hábitat.

Es importante destacar que las condiciones climáticas presentes en “La Pluma” son las más agrestes, presentando temperaturas extremas desde 8° C hasta 37° C durante el día. Lo que puede afectar a los organismos ya que se ha observado en otras lagartijas que el tiempo que permanece dentro de un refugio varía en función de su percepción del riesgo de depredación, de su temperatura corporal y de las características térmicas del refugio. Por lo que la huida hacia un refugio con condiciones térmicas desfavorables representa costos importantes para las lagartijas, ya que afecta negativamente su condición corporal (Martín, 1999). Sin embargo, faltan trabajos de ecología térmica de estas especies para poder determinar los requerimientos de los organismos y la disponibilidad presente en los ambientes.

A su vez en la población “El Río” que también presenta *S. bicanthalis*, se observan características muy diferentes tanto en el hábitat como los organismos, en comparación con los habitantes de “La Pluma”. Los organismos de la población “El Río” son los que permiten un mayor acercamiento a un posible depredador a pesar de ser la población con organismos más lentos, por lo que la estrategia conductual es diferente ya que mantienen una distancia reducida entre el sitio de percha y el refugio. Así resuelven la falta de rapidez y de disponibilidad de refugio, sobre todo las hembras preñadas que presentan una considerable disminución en velocidad de carrera con respecto a las hembras preñadas de las otras poblaciones la cual decrece la probabilidad de sobrevivencia ante un ataque depredador.

Se observan claras presiones de depredación por diferentes depredadores registrados en los modelos y por capturas de serpientes en el área de estudio. En esta población no cabe duda que los causantes

de las marcas en los modelos son aves y probablemente también los causantes de las desapariciones que son más del 50% de todos los modelos, lo que indica fuertes presiones de depredación, que estaría explicando la baja densidad en esta población, y probablemente que la estrategia y las características que presentan los organismos no dan mejor resultado que en “La Pluma”.

Por su parte *S. aeneus* habitando la parcela “El Mapa” presenta una densidad intermedia, sus organismos se mantienen en un punto medio en cuanto a las distancias de “Aproximación” y “Escape” en comparación con las dos poblaciones de *S. bicanthalis*, así también en la velocidad de carrera, ya que a pesar de la presencia de depredadores potenciales en la parcela, ésta es la que presenta menores presiones de depredación teniendo el 70 % de los modelos intactos y el mayor porcentaje de refugio total (66.66 %) de las tres poblaciones de estudio, representado en su mayor parte por pasto amacollado. Las condiciones ambientales del área son más homogéneas y presentan promedios de temperaturas más elevadas que en las poblaciones de *S. bicanthalis*, por lo que este ambiente favorable le proporciona temperaturas idóneas para la carrera en caso de ser inminente el ataque de un depredador.

Así con la ventaja de un ambiente térmico estable, disponibilidad de recursos, buen desempeño locomotor, bajas presiones de depredación y un cambio conductual durante la gestación de las hembras para contrarrestar la disminución de velocidad, las lagartijas que habitan este sitio pueden evitar la depredación exitosamente.

La búsqueda de áreas adecuadas para termorregular, y la movilidad entre cada una de estas, representan un costo de locomoción e incrementa la conspicuosidad para los potenciales depredadores (Huey, 1976). Por otra parte, el tiempo dedicado a la termorregulación reduce el tiempo de interacciones sociales, alimentación y tiempo para eludir depredadores (DeWitt, 1967).

También cabe destacar las actividades ganaderas que se realizan en los pastizales alpinos (naturales e inducidos) los cuales albergan gran cantidad de organismos que habitan estas áreas. Estos parajes son destinados a pastoreo, y los someten a quemas anuales para alimentar al ganado con los renuevos, lo cual afecta tanto al hábitat como a los organismos residentes. Así la dependencia estricta a factores inestables o estructuras de remoción sencilla, parece ser perjudicial para los animales. Por lo que las características ambientales además de los hábitos y conductas son determinantes para su sobrevivencia.

Así se puede observar que la deforestación anual promueve la formación de pastizales, pero esto no produce más poblaciones de lagartijas endémicas que habiten estos parajes, ya que las prácticas de pastoreo disminuyen la disponibilidad de refugios y aunque las presiones de depredación sean bajas la abundancia de lagartijas es menor. Por lo que las prácticas antropogénicas en pastizales afectan directamente a las poblaciones de lagartijas.

## CONCLUSIONES.

El mecanismo de defensa que presentaron los organismos de las dos especies no importando el sexo o la condición reproductora fue huir al refugio, principalmente pastos amacollados. También se observaron similares conductas de antidepredación en los machos y hembras no preñadas de las dos especies, manteniendo similares distancias de “Aproximación” y “Escape”. A pesar de esto, no se encontraron distancias de “Aproximación” y “Escape” características de cada especie, ya que dependen de las presiones de depredación y características abióticas presentes en cada población. Sin embargo, se observó que estas presiones contribuyen a la variación intraespecífica de conductas de antidepredación de lagartijas de la especie *S. bicanthalis*.

A su vez, existe un cambio conductual particular de cada especie asociado al evento de reproducción en las hembras preñadas, debido a la disminución del desempeño locomotor durante la gestación provocado por el aumento de volumen y peso durante esta etapa. Por lo que las estrategias de antidepredación son eficaces para la sobrevivencia de las hembras preñadas de cada especie. Por ende, las limitantes del desempeño locomotor no determinan en su totalidad la sobrevivencia de los organismos ya que los cambios de estrategias conductuales compensan las limitantes físicas de los organismos no importando el modo reproductor, debido a que éste no confiere características particulares en el desempeño locomotor de las lagartijas.

Se reafirmó la relación existente entre la temperatura corporal y el desempeño locomotor de los lacertilios de las dos especies no importando sexo ni condición de reproducción. Sin encontrar un desempeño locomotor típico de cada especie ni un costo diferencial asociado al modo de reproducción.

Las actividades de pastoreo realizadas en los pastizales alpinos ya sean naturales o inducidos, afectan a las poblaciones de *S. bicanthalis* y *S. aeneus*, ya que su principal refugio son los pastos amacollados, y estos son consumidos por el ganado, además de ser quemados anualmente por los pobladores para que el ganado aproveche los renuevos. Estas prácticas alteran de manera directa a los organismos residentes. Además se debe tomar en cuenta que las poblaciones de *S. bicanthalis* y *S. aeneus* que habitan en el volcán Nevado de Toluca y áreas próximas, son depredadas por serpientes de cascabel (*C. triseriatus*) y diversas aves locales. Observándose también que a mayores alturas aumentan las presiones de depredación en las poblaciones de lagartijas, sin encontrar ninguna relación entre las presiones de depredación y las actividades de pastoreo.

## REFERENCIAS.

Andrews R. M., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz and F. Rodríguez-Romero. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Herpetology*. 33(1):93-100.

Angilleta M. J., T. Hill, and M. A. Robson. 2002. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Thermal Biology*. 27:199-204.

Armstrong B. L. and J. B. Murphy. 1979. The natural history of Mexican rattlesnakes. University of Kansas publications. USA. 53-61 pp.

Avery R. A. 1978. Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*) from central Italy. *Animal Ecology*. 47:143-158.

Baird T. A., S. F. Fox and J. K. McCoy. 1997. Population differences in the roles of size and coloration in intra- and intersexual selection in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*: influence of habitat and social organization. *Behavioral Ecology*. 8 (5):506-507.

Bauwens D. and C. Thoen. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lucerta vivipara*. *Animal Ecology*. 50:733-743.

Benabib M., K. M. Kjer and J. W. Sites. 1997. Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and evolution of viviparity in the sceloporus scalaris group (reptilia: squamata). *Evolution*. 51(4) 1262-1275.

Bennett A. F. 1989. Integrated studies of locomotor performance. *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. 191-202.

Beuchat C. A. and S. Ellner. 1987. A quantitative test of life history theory: Thermoregulation by viviparous lizard. *Ecological Monographs* 57 (1):45-60.

Blázquez M. C., R. Rodríguez-Estrella and M. Delibes. 1997. Escape behaviour and predation risk of mainland and island spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Ethology* 103:990-998.

Braña F. and J. Xiang. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*. 286:422-433.

Broom M. and G. D. Ruxton. 2005. You can run-or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. *Behavioral Ecology*. 16:534-540.

Brown G. P. and R. Shine. 2004. Effects of reproduction on the antipredator tactics of snakes (*Tropidonophis mairii*, colubridae). *Behaviour Ecology Sociobiology*. 56:257-262.

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

Cooper W. E. 2000. Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behaviour*. 137:1299-1315.

Cooper W. E. 2003. Sexual dimorphism in distance from cover but not escape behavior by the keeled earless lizard *Holbrookia propinqua*. *Journal of Herpetology*. 37(2):374-378.

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

DeWitt C. B. 1967. Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.* 40:49-66.

Diego-Rasilla F. J. 2002. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. *Behavioural Processes*. 63:1-7.

Douglas A. E. and M. A. Eifler. 1998. Foraging behavior and spacing patterns of the lizard *Cnemidophorus uniparens*. 32(1):24-33.

Douglas E. R. and D. I. Baird. 1994. Intraspecific variation in behavior: comparisons between populations at different altitudes of the lizard *Sceloporus jarrovi*. *Herpetology*. 28(1):70-78.

Downes S. and A. M. Hoefler. 2004. Antipredatory behaviour in lizards: interactions between group size and predation risk. *Animal Behaviour*. 67:485-492.

Fox S. S. and T. A. Baird. 1992. The dear enemy phenomenon in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*. *Animal Behaviour*. 44:780-782.

García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Offset Larios. México, D.F. pp.252.

García A. and D. M. Whalen. 2003. Lizard community response to a desert shrubland-intertidal transition zone on the coast of Sonora, México. *Journal of Herpetology*. 37(2):378-382.

Grant B. W. and A. E. Dunham. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*. 69:167-176.

Hernández G. O. 1995. Estudio comparativo del patrón reproductor de los machos de dos especies de lagartijas emparentadas con distinto modo reproductor: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 89p.

Hernández-Gallegos O., F. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz and R. M. Andrews. 2002. Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: phrynosomatidae) from high elevation habitat of central Mexico. *Herpetologica*. 58(4):415-421.

House S. M., P. J. Taylor and I. F. Spellerberg. 1980. Patterns of daily behavior in two lizard species *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara*. *Oecologia*. 44:396-402.

Huey R. B. and M. Slatkin. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51:363-384.

Huey R. B., A. F. Bennet, J. H. Alder and K. A. Nagy. 1984. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*. 32:41-50.

Husak J. F. 2006. Does speed help you survive? A test with collared lizards of different ages. *Functional Ecology*. 20:174-179.

INEGI. 2005. [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)

Lemos-Espinal J. A. y J. J. Amaya-Elias. 1986. Aspectos generales sobre la dinámica poblacional de la lagartija *Sceloporus grammicus microlepidotus* (Sauria: Iguanidae), en la vertiente oriental del volcán Iztaccihuatl, Puebla. *Ciencias Forestal*. 59(1):127-151.

- Lima S. L. y L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. zool.* 68:619-640.
- Lima S. L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Stud. Behaviour.* 27:215-290.
- Mahrt L. A. 1998. Response to intruders and the dear enemy phenomenon in female tree lizards, *Urosaurus ornatus*, in relation to age and reproductive condition. *Herpetology.* 32(2):162-168.
- Mahrt L. A. 1998. Territorial establishment and maintenance by female tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Herpetology.* 32(2):176-182.
- Martín J. Evolución de estrategias antidepredatorias en reptiles. Capítulo 29. <http://www.ugr.es/~sesbe/recursos/evolucion/29.pdf>
- Martín J. and P. López. 1999. An experimental test of the costs of antidepredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos.* 84:499-505.
- Melville J. and R. Swain. 1997. Daily and seasonal activity patterns in two species of high altitude skink, *Niveoscincus microlepidotus* and *N. metallicus*, from Tasmania. *Herpetology.* 31(1):29-37.
- Méndez-de la Cruz F. R., M. Villagrán-Santa Cruz, R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica.* 54(4):521-532.
- Paterson A. V. 1999. Effects of prey availability on perch height of female bark anoles, *Anolis distichus*. *Herpetologica.* 55(2):242-247.
- Perry G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *The American Naturalist.* 153(1):98-109.
- Perry G., K. Levering, I. Girard and T. Garland. 2003. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour.* 67:37-47.
- Qualls C. P. and R. Shine. 1998. Cost of reproduction in conspecific oviparous and viviparous lizards, *Lerista bongainvillii*. *Oikos.* 82:539-551.
- Rodríguez-Romero F., F. Méndez-de la Cruz, R. García-Collazo y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (sauria:phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana.* 85:181-188.
- Rodríguez-Romero F. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis doctoral, Instituto de Biología, UNAM. México.
- Sartorius S. S., J. P. Do Amaral, R. D. Durstche, C. M. Deen and W. I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Zool.* 80:1966-1976.
- Shine R. 1980. Cost of reproduction in reptiles. *Oecologia.* 46:92-100.
- Shine R. and L. Guillelte Jr. 1988. The evolution of viviparity in reptiles: a physiological model and its ecological consequences. *Theor. Biol.* 132:43-50.
- Shine R. 2002. Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles?. *The American Naturalist.* 160(5):582-593.

- Shine R. 2003a. Locomotor speed of gravid lizards: placing “cost of reproduction” within an ecological context. *Functional Ecology*. 17:526-533.
- Shine, R. 2003b. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Behavioral Ecology*. 136:450-456.
- Smith G. R. 1996. Habitat use and its effect on body size distribution in a population of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *Herpetology*. 30(4):528-530.
- Smith G. R. and J. A. Lemos-Espinal. 2005. Comparative escape behavior of four species of Mexican phrynosomatid lizards. *Herpetologica*. 61(3):225-232.
- Stapley J. 2006. Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology*. 31:362-369.
- Stankowich T. and R. G. Coss. 2005. Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology*. 17:246-254.
- Trujillo-Cornejo F. J. 2001. El medio ambiente térmico y la efectividad de la termorregulación en relación con la evolución del tipo de paridad de las lagartijas *Sceloporus bicanthalis* y *Sceloporus aeneus*. Tesis de licenciatura, FES. Iztacala. UNAM. México.
- Van Dame R., D. Bauwers and R. F. Verheyen. 1991. The thermal dependence of feeding behavioral, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*. 5:507-517.
- Vanhooydonck B., R. Van Damme and P. Aerts. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*. 14:358-368.
- Vanhooydonck B., R. Van Damme and P. Aerts. 2001. Speed and Stamina Trade-off in lacertid lizards. *Evolution*. 55(5):1040-1048.
- Vanhooydonck B. and R. Van Damme. 2003. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*. 17:160-169.
- Vaughan R. K., J. R. Dixon and J. L. Cooke. 1996. Behavioral interference for perch sites in two species of introduced house geckos. *Herpetology*. 30 (1):46-51.
- Whiting J. M. 2002. Field experiments on intersexual differences in predation risk and escape behaviour in the lizard *Platysaurus broadleyi*. 23:119-124.
- Ydenberg R. C. and L. M. Dill. 1986. The economics of fleeing from predators. *Adv. Stud Behaviour*. 16:229-249.

## ANEXOS

### ANEXO 1.

#### MANOVA

##### Identity

##### Whole Model

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.7686931	5.2540	16	598	<.0001
Pillai's Trace	0.243193	5.1911	16	600	<.0001
Hotelling-Lawley	0.2854466	5.3164	16	596	<.0001
Roy's Max Root	0.2127748	7.9791	8	300	<.0001

##### Intercept

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.0095117	15568.048	2	299	<.0001
Pillai's Trace	0.9904883	15568.048	2	299	<.0001
Hotelling-Lawley	104.1341	15568.048	2	299	<.0001
Roy's Max Root	104.1341	15568.048	2	299	<.0001

#### POBLACIÓN

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9346352	5.1394	4	598	0.0004
Pillai's Trace	0.0656572	5.0914	4	600	0.0005
Hotelling-Lawley	0.0696234	5.1869	4	596	0.0004
Roy's Max Root	0.0647958	9.7194	2	300	<.0001

#### SEXO[POBLACIÓN]

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.8201123	5.1946	12	598	<.0001
Pillai's Trace	0.1839845	5.0656	12	600	<.0001
Hotelling-Lawley	0.2143498	5.3230	12	596	<.0001
Roy's Max Root	0.1877421	9.3871	6	300	<.0001

## ANEXO 2.

Ln APROXIMACIÓN

## Summary of Fit

RSquare	0.072171
RSquare Adj	0.047511
Root Mean Square Error	0.396883
Mean of Response	4.807277
Observations (or Sum Wgts)	310

PARAMETROS ESTIMADOS

Term	Estimate	Std Error	t Ratio	Prob> t
Intercept	4.7965069	0.02744	174.80	<.0001
localida[MAPA-RÍO]	0.0146937	0.03703	0.40	0.6918
localida[PLUMA-RÍO]	0.0939552	0.033578	2.80	<b>0.0055</b>
localida[MAPA]:sex[H-M]	-0.119191	0.05689	-2.10	<b>0.0370</b>
localida[MAPA]:sex[HP-M]	0.1850343	0.070308	2.63	<b>0.0089</b>
localida[PLUMA]:sex[H-M]	0.0305371	0.051652	0.59	0.5548
localida[PLUMA]:sex[HP-M]	0.0683981	0.047337	1.44	0.1495
localida[R O]:sex[H-M]	-0.100049	0.086883	-1.15	0.2504
localida[R O]:sex[HP-M]	0.0488168	0.098144	0.50	0.6193

ANALISIS DE VARIANZA

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio
Model	8	3.687946	0.460993	2.9266
Error	301	47.412233	0.157516	Prob>F
C Total	309	51.100179		0.0037

EFEECTO DE LA PRUEBA

Sum of Squares	F Ratio	DF	Prob>F
1.3767226	4.3701	2	0.0135

Level	Least Squares Means		
	Least Sq Mean	Std Error	Mean
MAPA	4.811200677	0.0430663043	4.76708
PLUMA	4.890462146	0.0335208139	4.87067
RÍO	4.687858024	0.0616301216	4.69794

CONTRASTES POBLACIONALES

MAPA	1
PLUMA	-1
RÍO	0
Estimate	-0.079
Std Error	0.0546
t Ratio	-1.452
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.1474</b>
SS	0.3323

Sum of Squares 0.3322555163  
 Numerator DF 1  
 F Ratio 2.1093482442  
 Prob > F 0.1474432507

CONTRASTES DE SEXOS

[MAPA]H	1	0	0
[MAPA]HP	-1	0	0
[MAPA]M	0	0	0
[PLUMA]H	0	1	0
[PLUMA]HP	0	-1	0
[PLUMA]M	0	0	0
[RÍO]H	0	0	1
[RÍO]HP	0	0	-1
[RÍO]M	0	0	0
Estimate	-0.304	-0.038	-0.149
Std Error	0.1158	0.0894	0.1696
t Ratio	-2.627	-0.424	-0.878
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0091</b>	<b>0.6721</b>	<b>0.3807</b>
SS	1.0871	0.0283	0.1214

Sum of Squares 1.2367633712  
 Numerator DF 3  
 F Ratio 2.6172273224  
 Prob > F 0.0511528095

## ANEXO 3.

Ln ESCAPE

## Summary of Fit

RSquare	0.157458
RSquare Adj	0.13499
Root Mean Square Error	0.759157
Mean of Response	3.906134
Observations (or Sum Wgts)	309

PARAMETROS ESTIMADOS

Term	Estimate	Std Error	t Ratio	Prob> t
Intercept	3.7725048	0.052517	71.83	<.0001
localida[MAPA-R O]	-0.087123	0.070919	-1.23	0.2202
localida[PLUMA-R O]	0.2575888	0.064253	4.01	<.0001
localida[MAPA]:sex[H-M]	-0.076577	0.108949	-0.70	0.4827
localida[MAPA]:sex[HP-M]	-0.049476	0.134591	-0.37	0.7134
localida[PLUMA]:sex[H-M]	0.0282563	0.0988	0.29	0.7751
localida[PLUMA]:sex[HP-M]	-0.322362	0.090546	-3.56	0.0004
localida[R O]:sex[H-M]	0.4635456	0.16619	2.79	0.0056
localida[R O]:sex[HP-M]	-0.816104	0.187729	-4.35	<.0001

EFECTO DE LA PRUEBA

Source	Nparm	DF	Sum of Squares	F Ratio	Prob>F
localidad	2	2	9.384250	8.1415	0.0004
sex[localidad]	6	6	22.826125	6.6011	<.0001

ANALISIS DE VARIANZA

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio
Model	8	32.31144	4.03893	7.0081
Error	300	172.89573	0.57632	Prob>F
C Total	308	205.20716		<.0001

EFFECTO DE LA PRUEBA

Sum of Squares	F Ratio	DF	Prob>F
9.3842500	8.1415	2	0.0004

Level	Least Squares Means		
	Least Sq Mean	Std Error	Mean
MAPA	3.685381550	0.0825493278	3.70669
PLUMA	4.030093535	0.0641186105	4.07896
RÍO	3.602039226	0.1178860924	3.78221

CONTRASTES POBLACIONALES

MAPA	1
PLUMA	-1
RÍO	0
Estimate	-0.345
Std Error	0.1045
t Ratio	-3.298
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0011</b>
SS	6.268

Sum of Squares	6.2680285424
Numerator DF	1
F Ratio	10.875968866
Prob > F	0.0010913906

CONTRASTES DE SEXOS

[MAPA]H	1	0	0
[MAPA]HP	-1	0	0
[MAPA]M	0	0	0
[PLUMA]H	0	1	0
[PLUMA]HP	0	-1	0
[PLUMA]M	0	0	0
[R O]H	0	0	1
[R O]HP	0	0	-1
[R O]M	0	0	0
Estimate	-0.027	0.3506	1.2796
Std Error	0.2215	0.1709	0.3243
t Ratio	-0.122	2.0514	3.9453
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.9027</b>	<b>0.0411</b>	<b>9.9e-5</b>
SS	0.0086	2.4253	8.9707

Sum of Squares	11.404578206
Numerator DF	3
F Ratio	6.596217437
Prob > F	0.000249145

## ANEXO 4.

Ln APROXIMACIÓN INTRASEXUALESEFEECTO DE LA PRUEBA

Sum of Squares	F Ratio	DF	Prob>F
2.2770958	2.4094	6	0.0273

## Least Squares Means

Level	Least Sq Mean	Std Error
[MAPA]H	4.692009349	0.0643828443
[MAPA]HP	4.996234979	0.0962581469
[MAPA]M	4.745357703	0.0572850555
[PLUMA]H	4.920999291	0.0680647884
[PLUMA]HP	4.958860259	0.0578912635
[PLUMA]M	4.791526889	0.0461366543
[R O]H	4.587809026	0.1060713117
[R O]HP	4.736674797	0.1322941689
[R O]M	4.739090250	0.0736992313

CONTRASTES MACHOS

[MAPA]H	0
[MAPA]HP	0
[MAPA]M	0.5
[PLUMA]H	0
[PLUMA]HP	0
[PLUMA]M	-1
[R O]H	0
[R O]HP	0
[R O]M	0.5
Estimate	-0.049
Std Error	0.0656
t Ratio	-0.751
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.4531</b>
SS	0.0889

Sum of Squares	0.0889009413
Numerator DF	1
F Ratio	0.5643940742
Prob > F	0.4530821567

CONTRASTES HEMBRAS NO PREÑADAS

[MAPA]H	0.5
[MAPA]HP	0
[MAPA]M	0
[PLUMA]H	-1
[PLUMA]HP	0
[PLUMA]M	0
[R O]H	0.5
[R O]HP	0
[R O]M	0
Estimate	-0.281
Std Error	0.0921
t Ratio	-3.052
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0025</b>
SS	1.4673

Sum of Squares	1.467312788
Numerator DF	1
F Ratio	9.3153416615
Prob > F	0.002475093

CONTRASTES DE HEMBRAS NO PREÑADAS

[MAPA]H	1	0	-1
[MAPA]HP	0	0	0
[MAPA]M	0	0	0
[PLUMA]H	-1	1	0
[PLUMA]HP	0	0	0
[PLUMA]M	0	0	0
[R O]H	0	-1	1
[R O]HP	0	0	0
[R O]M	0	0	0
Estimate	-0.229	0.3332	-0.104
Std Error	0.0937	0.126	0.1241
t Ratio	-2.444	2.6437	-0.84
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0151</b>	<b>0.0086</b>	<b>0.4017</b>
SS	0.9409	1.1009	0.1111

Sum of Squares	1.4693909163
Numerator DF	2
F Ratio	4.664267405
Prob > F	0.0101178932

CONTRASTES HEMBRAS PREÑADAS

[MAPA]H	0
[MAPA]HP	0.5
[MAPA]M	0
[PLUMA]H	0
[PLUMA]HP	-1
[PLUMA]M	0
[R O]H	0
[R O]HP	0.5
[R O]M	0
Estimate	-0.092
Std Error	0.1002
t Ratio	-0.922
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.3572</b>
SS	0.1339

Sum of Squares	0.133919673
Numerator DF	1
F Ratio	0.8501987576
Prob > F	0.3572345872

## ANEXO 5.

Ln ESCAPE INTRASEXUALEFECTO DE LA PRUEBA

Sum of Squares	F Ratio	DF	Prob>F
22.826125	6.6011	6	<.0001

Level	Least Squares Means	
	Least Sq Mean	Std Error
[MAPA]H	3.608804946	0.1231515002
[MAPA]HP	3.635905343	0.1841225768
[MAPA]M	3.811434362	0.1107344049
[PLUMA]H	4.058349803	0.1301943226
[PLUMA]HP	3.707731209	0.1107344049
[PLUMA]M	4.324199592	0.0882501892
[RÍO]H	4.065584867	0.2028931978
[RÍO]HP	2.785934970	0.2530522774
[RÍO]M	3.954597840	0.1409718847

CONTRASTES DE HEMBRAS NO PREÑADAS

[MAPA]H	0.5
[MAPA]HP	0
[MAPA]M	0
[PLUMA]H	-1
[PLUMA]HP	0
[PLUMA]M	0
[RÍO]H	0.5
[RÍO]HP	0
[RÍO]M	0
Estimate	-0.221
Std Error	0.1762
t Ratio	-1.255
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.2103</b>
SS	0.9083

Sum of Squares	0.9082903746
Numerator DF	1
F Ratio	1.576019919
Prob > F	0.2103118769

CONTRASTES DE HEMBRAS PREÑADAS

[MAPA]H	0
[MAPA]HP	0.5
[MAPA]M	0
[PLUMA]H	0
[PLUMA]HP	-1
[PLUMA]M	0
[RÍO]H	0
[RÍO]HP	0.5
[RÍO]M	0
Estimate	-0.497
Std Error	0.1917
t Ratio	-2.592
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.01</b>
SS	3.8711

Sum of Squares	3.8710826633
Numerator DF	1
F Ratio	6.7169085526
Prob > F	0.0100175338

CONTRASTES

[MAPA]H	0	0	0
[MAPA]HP	1	0	-1
[MAPA]M	0	0	0
[PLUMA]H	0	0	0
[PLUMA]HP	-1	1	0
[PLUMA]M	0	0	0
[RÍO]H	0	0	0
[RÍO]HP	0	-1	1
[RÍO]M	0	0	0
Estimate	-0.072	0.9218	-0.85
Std Error	0.2149	0.2762	0.3129
t Ratio	-0.334	3.3372	-2.716
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.7384</b>	<b>0.001</b>	<b>0.007</b>
SS	0.0644	6.4183	4.2513

Sum of Squares	6.4942933174
Numerator DF	2
F Ratio	5.6342860798
Prob > F	0.0039618423

CONTRASTES DE MACHOS

[MAPA]H	0
[MAPA]HP	0
[MAPA]M	0.5
[PLUMA]H	0
[PLUMA]HP	0
[PLUMA]M	-1
[RÍO]H	0
[RÍO]HP	0
[RÍO]M	0.5
Estimate	-0.441
Std Error	0.1258
t Ratio	-3.507
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0005</b>
SS	7.0899

Sum of Squares	7.0899492328
Numerator DF	1
F Ratio	12.30212444
Prob > F	0.0005216695

CONTRASTES

[MAPA]H	0	0	0
[MAPA]HP	0	0	0
[MAPA]M	1	0	-1
[PLUMA]H	0	0	0
[PLUMA]HP	0	0	0
[PLUMA]M	-1	1	0
[R O]H	0	0	0
[R O]HP	0	0	0
[R O]M	0	-1	1
Estimate	-0.513	0.3696	0.1432
Std Error	0.1416	0.1663	0.1793
t Ratio	-3.621	2.2223	0.7986
<b>Prob&gt; t </b>	<b>0.0003</b>	<b>0.027</b>	<b>0.4251</b>
SS	7.5576	2.8462	0.3676

Sum of Squares	8.2370351394
Numerator DF	2
F Ratio	7.1462451966
Prob > F	0.0009291537

## ANEXO 6.

MANOVA ANIDADA DE MEDIDAS REPETIDAS

Between Subjects					
Sum					
All Between					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.6249145	18.8640	14	440	<.0001
Pillai's Trace	0.3750855	18.8640	14	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.600219	18.8640	14	440	<.0001
Roy's Max Root	0.600219	18.8640	14	440	<.0001
Intercept					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.0875275	4586.9888	1	440	<.0001
Pillai's Trace	0.9124725	4586.9888	1	440	<.0001
Hotelling-Lawley	10.424975	4586.9888	1	440	<.0001
Roy's Max Root	10.424975	4586.9888	1	440	<.0001
POBLACION					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9472669	12.2471	2	440	<.0001
Pillai's Trace	0.0527331	12.2471	2	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.0556687	12.2471	2	440	<.0001
Roy's Max Root	0.0556687	12.2471	2	440	<.0001
TEMPERATURA					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.7471598	74.4484	2	440	<.0001
Pillai's Trace	0.2528402	74.4484	2	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.3384018	74.4484	2	440	<.0001
Roy's Max Root	0.3384018	74.4484	2	440	<.0001
POBLACION*TEMPERATURA					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9912869	0.9669	4	440	0.4254
Pillai's Trace	0.0087131	0.9669	4	440	0.4254
Hotelling-Lawley	0.0087896	0.9669	4	440	0.4254
Roy's Max Root	0.0087896	0.9669	4	440	0.4254
SEXO[POBLACION]					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9602165	3.0383	6	440	0.0064
Pillai's Trace	0.0397835	3.0383	6	440	0.0064
Hotelling-Lawley	0.0414318	3.0383	6	440	0.0064
Roy's Max Root	0.0414318	3.0383	6	440	0.0064

## ANEXO 7.

CONTRASTES DE POBLACIONESCONTRASTE

S.A.MAPA	1
S.B.PLUMA	-1
S.B.RIO	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9632116	16.8051	1	440	<.0001
Pillai's Trace	0.0367884	16.8051	1	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.0381935	16.8051	1	440	<.0001
Roy's Max Root	0.0381935	16.8051	1	440	<.0001

CONTRASTE

S.A.MAPA	0
S.B.PLUMA	1
S.B.RIO	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9668057	15.1070	1	440	0.0001
Pillai's Trace	0.0331943	15.1070	1	440	0.0001
Hotelling-Lawley	0.034334	15.1070	1	440	0.0001
Roy's Max Root	0.034334	15.1070	1	440	0.0001

CONTRASTE

S.A.MAPA	-1
S.B.PLUMA	0
S.B.RIO	1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9970916	1.2834	1	440	0.2579
Pillai's Trace	0.0029084	1.2834	1	440	0.2579
Hotelling-Lawley	0.0029169	1.2834	1	440	0.2579
Roy's Max Root	0.0029169	1.2834	1	440	0.2579

## ANEXO 8.

Within Subjects Contrast					
All Within Interactions					
Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.8330103	1.1624	70	2079.9	0.1712
Pillai's Trace	0.1783002	1.1622	70	2200	0.1712
Hotelling-Lawley	0.1872929	1.1623	70	2172	0.1712
Roy's Max Root	0.0748639	2.3529	14	440	0.0038
Time					
Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9498427	4.6047	5	436	0.0004
Pillai's Trace	0.0501573	4.6047	5	436	0.0004
Hotelling-Lawley	0.0528059	4.6047	5	436	0.0004
Roy's Max Root	0.0528059	4.6047	5	436	0.0004
Time*POBLACION					
Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9798561	0.8918	10	872	0.5404
Pillai's Trace	0.0201856	0.8911	10	874	0.5410
Hotelling-Lawley	0.0205154	0.8924	10	870	0.5398
Roy's Max Root	0.0181709	1.5881	5	437	0.1620
Time*TEMPERATURA					
Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9787633	0.9409	10	872	0.4944
Pillai's Trace	0.0213206	0.9417	10	874	0.4937
Hotelling-Lawley	0.0216119	0.9401	10	870	0.4952
Roy's Max Root	0.0163846	1.4320	5	437	0.2114
Time*POBLACION*TEMPERATURA					
Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9488811	1.1537	20	1447	0.2871
Pillai's Trace	0.0519295	1.1548	20	1756	0.2857
Hotelling-Lawley	0.0530226	1.1519	20	1738	0.2885
Roy's Max Root	0.0271089	2.3802	5	439	0.0379
Time*SEXO[POBLACION]					
Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9357184	0.9748	30	1746	0.5054
Pillai's Trace	0.0657845	0.9777	30	2200	0.5007
Hotelling-Lawley	0.067107	0.9717	30	2172	0.5101
Roy's Max Root	0.0283575	2.0795	6	440	0.0544

## ANEXO 9.

CONTRASTES DE TEMPERATURACONTRASTE

20	1
29	-1
34	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.8983206	49.8029	1	440	<.0001
Pillai's Trace	0.1016794	49.8029	1	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.1131883	49.8029	1	440	<.0001
Roy's Max Root	0.1131883	49.8029	1	440	<.0001

CONTRASTE

20	1
29	0
34	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.7483253	147.9796	1	440	<.0001
Pillai's Trace	0.2516747	147.9796	1	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.3363173	147.9796	1	440	<.0001
Roy's Max Root	0.3363173	147.9796	1	440	<.0001

CONTRASTE

20	0
29	1
34	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9398141	28.1777	1	440	<.0001
Pillai's Trace	0.0601859	28.1777	1	440	<.0001
Hotelling-Lawley	0.0640402	28.1777	1	440	<.0001
Roy's Max Root	0.0640402	28.1777	1	440	<.0001

## ANEXO 10.

CONTRASTES INTERSEXUALES INTRAPOBLACIONALESCONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	1
[S.A.MAPA]HP	-1
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.998094	0.8403	1	440	0.3598
Pillai's Trace	0.001906	0.8403	1	440	0.3598
Hotelling-Lawley	0.0019097	0.8403	1	440	0.3598
Roy's Max Root	0.0019097	0.8403	1	440	0.3598

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	1
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	-1
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9846422	6.8628	1	440	0.0091
Pillai's Trace	0.0153578	6.8628	1	440	0.0091
Hotelling-Lawley	0.0155974	6.8628	1	440	0.0091
Roy's Max Root	0.0155974	6.8628	1	440	0.0091

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	1
[S.A.MAPA]M	-1
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9878525	5.4106	1	440	0.0205
Pillai's Trace	0.0121475	5.4106	1	440	0.0205
Hotelling-Lawley	0.0122969	5.4106	1	440	0.0205
Roy's Max Root	0.0122969	5.4106	1	440	0.0205

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	1
[S.B.PLUMA]HP	-1
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9954401	2.0155	1	440	0.1564
Pillai's Trace	0.0045599	2.0155	1	440	0.1564
Hotelling-Lawley	0.0045808	2.0155	1	440	0.1564
Roy's Max Root	0.0045808	2.0155	1	440	0.1564

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	1
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	-1
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9986029	0.6156	1	440	0.4331
Pillai's Trace	0.0013971	0.6156	1	440	0.4331
Hotelling-Lawley	0.0013991	0.6156	1	440	0.4331
Roy's Max Root	0.0013991	0.6156	1	440	0.4331

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	-1
[S.B.PLUMA]M	1
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9857049	6.3810	1	440	0.0119
Pillai's Trace	0.0142951	6.3810	1	440	0.0119
Hotelling-Lawley	0.0145024	6.3810	1	440	0.0119
Roy's Max Root	0.0145024	6.3810	1	440	0.0119

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	1
[S.B.RIO]HP	-1
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9999942	0.0025	1	440	0.9599
Pillai's Trace	0.0000058	0.0025	1	440	0.9599
Hotelling-Lawley	0.0000058	0.0025	1	440	0.9599
Roy's Max Root	0.0000058	0.0025	1	440	0.9599

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	1
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9957961	1.8575	1	440	0.1736
Pillai's Trace	0.0042039	1.8575	1	440	0.1736
Hotelling-Lawley	0.0042217	1.8575	1	440	0.1736
Roy's Max Root	0.0042217	1.8575	1	440	0.1736

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	-1
[S.B.RIO]M	1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9964614	1.5625	1	440	0.2120
Pillai's Trace	0.0035386	1.5625	1	440	0.2120
Hotelling-Lawley	0.0035511	1.5625	1	440	0.2120
Roy's Max Root	0.0035511	1.5625	1	440	0.2120

## ANEXO 11.

CONTRASTES INTRASEXUALES INTERPOBLACIONALESCONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	1
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	-1
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9900927	4.4028	1	440	0.0364
Pillai's Trace	0.0099073	4.4028	1	440	0.0364
Hotelling-Lawley	0.0100064	4.4028	1	440	0.0364
Roy's Max Root	0.0100064	4.4028	1	440	0.0364

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	1
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9980075	0.8785	1	440	0.3491
Pillai's Trace	0.0019925	0.8785	1	440	0.3491
Hotelling-Lawley	0.0019965	0.8785	1	440	0.3491
Roy's Max Root	0.0019965	0.8785	1	440	0.3491

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	1
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	-1

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.986926	5.8288	1	440	0.0162
Pillai's Trace	0.013074	5.8288	1	440	0.0162
Hotelling-Lawley	0.0132472	5.8288	1	440	0.0162
Roy's Max Root	0.0132472	5.8288	1	440	0.0162

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	1
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	-1
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9937158	2.7825	1	440	0.0960
Pillai's Trace	0.0062842	2.7825	1	440	0.0960
Hotelling-Lawley	0.006324	2.7825	1	440	0.0960
Roy's Max Root	0.006324	2.7825	1	440	0.0960

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	1
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	-1
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9981859	0.7997	1	440	0.3717
Pillai's Trace	0.0018141	0.7997	1	440	0.3717
Hotelling-Lawley	0.0018174	0.7997	1	440	0.3717
Roy's Max Root	0.0018174	0.7997	1	440	0.3717

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	-1
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	1
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9933116	2.9627	1	440	0.0859
Pillai's Trace	0.0066884	2.9627	1	440	0.0859
Hotelling-Lawley	0.0067334	2.9627	1	440	0.0859
Roy's Max Root	0.0067334	2.9627	1	440	0.0859

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	1
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	-1
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	0
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9781656	9.8216	1	440	0.0018
Pillai's Trace	0.0218344	9.8216	1	440	0.0018
Hotelling-Lawley	0.0223218	9.8216	1	440	0.0018
Roy's Max Root	0.0223218	9.8216	1	440	0.0018

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	1
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	0
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	-1
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.999877	0.0541	1	440	0.8161
Pillai's Trace	0.000123	0.0541	1	440	0.8161
Hotelling-Lawley	0.000123	0.0541	1	440	0.8161
Roy's Max Root	0.000123	0.0541	1	440	0.8161

CONTRASTE

[S.A.MAPA]HNP	0
[S.A.MAPA]HP	0
[S.A.MAPA]M	0
[S.B.PLUMA]HNP	1
[S.B.PLUMA]HP	0
[S.B.PLUMA]M	0
[S.B.RIO]HNP	-1
[S.B.RIO]HP	0
[S.B.RIO]M	0

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9827748	7.7119	1	440	0.0057
Pillai's Trace	0.0172252	7.7119	1	440	0.0057
Hotelling-Lawley	0.0175271	7.7119	1	440	0.0057
Roy's Max Root	0.0175271	7.7119	1	440	0.0057