



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE
HIDALGO**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS**

**Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos
de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus*
(Squamata: Phrynosomatidae) durante un ciclo anual en dos
ambientes contrastantes**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

P R E S E N T A

EDGAR ABRAHAM LOZANO MENDOZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA
CODIRECTORA: DRA. MARÍA DEL CARMEN URIBE ARANZÁBAL

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO.

MARZO 2013



Sceloporus grammicus



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "ESTUDIO COMPARADO DE LA REPRODUCCIÓN Y CAMBIOS HISTOLÓGICOS DE LAS GÓNADAS DE LA LAGARTIJA VIVÍPARA *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) DURANTE UN CICLO ANUAL EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES" que presenta el alumno de la Maestría en Biodiversidad y Conservación, Biol. Edgar Abraham Lozano Mendoza, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE: Dr. Numa P. Pavón Hernández


SECRETARIO: Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal

VOCAL: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

PRIMER SUPLENTE: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

A T E N T A M E N T E
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma, Hgo., a 13 de Febrero del 2013.


DR. ORLANDO AVILA POZOS
DIRECTOR I.C.B.I.



Dedico esta obra a mi Mamá, ya que sin ella no hubiera podido salir adelante en mi carrera como lo he hecho... Gracias por todo Mamá, desde lo más profundo de mi corazón.

A mis hermanas y hermanos, Oscar, Tony, Manuel, Janeth y Lupita...

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, por todo el apoyo recibido desde el principio para realizar este trabajo. Aurelio, muchas gracias por el seguimiento que diste a mi trabajo y estar siempre ahí para cualquier cosa, gracias por todos tus consejos y apoyo en todo lo académico y en lo personal. Te considero una gran persona, gracias por tu amistad y confianza, ser tu alumno ha sido una grata experiencia.

A la Dra. Mari Carmen Uribe Aranzábal, por haber dado seguimiento desde un principio a mi trabajo, por su ayuda y correcciones al manuscrito que sin duda fueron de gran ayuda para mejorar la calidad del trabajo. Muchas gracias Dra., por su atención y constante motivación para adentrarme al campo de la histología.

Al Dr. Numa Pavón Hernández, por su ayuda y asesoramiento en los análisis estadísticos que se realizaron en este estudio, además de los comentarios y sugerencias hechos al manuscrito, muchas gracias Doc.

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas, por sus comentarios y observaciones al manuscrito, que fueron de ayuda para enriquecer este trabajo, gracias Doc.

A Marcela Aguilar Morales†, gracias por tu ayuda en la capacitación para la elaboración de las técnicas histológicas, se te recordará con mucho respeto, descansa en paz.

A Gabino de la Rosa Cruz y Adriana García Alarcón, por el apoyo recibido en las diferentes actividades realizadas durante mi estancia en el Laboratorio de Biología de la Reproducción Animal, de la Facultad de Ciencias, UNAM.

A todos mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecología de Poblaciones, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Raciél Cruz Elizalde (el buen Raz), Christian Berriozabal (Chris), Jorge Tomás, Luis Manuel Badillo, Ricardo Luria (el Richard), Itzel Magno, Uriel, Dinora, Gustavo, Diego, Daniel Lara, Raquel, gracias por su amistad, compañerismo y por su ayuda en mis salidas de campo, fue un placer compartir el espacio de laboratorio con todos ustedes.

Agradezco a CONACYT por la beca otorgada para realizar mis estudios de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación.

A los proyectos SEP-PROMEP 1103.5/03/1130 y FOMIX 2012/191908 por el apoyo económico brindado para realizar mis salidas de campo.

A las personas de las localidades del Municipio de Zacualtipán y Tizayuca, se les agradece enormemente por brindarme su ayuda, por permitirme ingresar a sus hogares y poder trabajar sin problemas en todas mis salidas de campo, muchas gracias.

ÍNDICE

	<i>PÁGINA</i>
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	6
<i>Estrategias reproductoras de lagartijas</i>	6
<i>Características del ovario</i>	8
<i>El testículo en reptiles</i>	10
<i>Descripción de la especie</i>	12
JUSTIFICACIÓN	13
OBJETIVOS	14
<i>General</i>	14
<i>Particulares</i>	14
HIPÓTESIS	15
MÉTODOS	15
<i>Área de estudio</i>	15
<i>Trabajo en campo</i>	18
<i>Análisis morfológico</i>	18
<i>Análisis reproductor</i>	18
<i>a) Análisis macroscópico</i>	18
<i>b) Análisis microscópico</i>	19
<i>Trabajo de laboratorio</i>	19
<i>a) Machos</i>	19
<i>b) Hembras</i>	20
<i>Análisis estadísticos</i>	20
RESULTADOS	21
<i>Dimorfismo sexual</i>	21
<i>I. Análisis macroscópico</i>	22

<i>a) Ciclo reproductor de los machos</i>	22
<i>b) Ciclo reproductor de las hembras</i>	23
<i>Tamaño de la camada</i>	25
II. Análisis microscópico	29
<i>Aspectos generales de la estructura del testículo</i>	29
<i>Características del epidídimo</i>	29
<i>Ciclo espermatogénico</i>	30
<i>Cambios histológicos del sistema reproductor de los machos durante el ciclo anual</i>	32
<i>Aspectos generales de la estructura del ovario</i>	35
<i>Morfología de la ovogénesis</i>	35
<i>Cuerpo lúteo</i>	38
<i>Atresia folicular</i>	39
<i>Cambios histológicos del sistema reproductor de las hembras durante el ciclo anual</i>	40
DISCUSIÓN	65
<i>Dimorfismo sexual</i>	65
<i>Morfología del testículo y reproducción de los machos</i>	66
<i>Morfología del ovario y reproducción de las hembras</i>	70
<i>Conclusiones</i>	80
LITERATURA CITADA	82

FIGURAS

	<i>PÁGINA</i>
Figura 1. <i>Sceloporus grammicus</i> (macho)	13
Figura 2. Área de estudio donde se muestran las localidades de muestreo: Zacualtipán y Tizayuca, Hidalgo, México	16
Figura 3. Tipos de vegetación	17
Figura 4. Datos mensuales de temperatura, precipitación y fotoperiodo de Zacualtipán, Hidalgo, México	17
Figura 5. Datos mensuales de temperatura, precipitación y fotoperiodo de Tizayuca, Hidalgo, México	17
Figura 6. Variación mensual en la masa de las gónadas, cuerpos grasos e hígado en machos de <i>Sceloporus grammicus</i> de Zacualtipán y Tizayuca, Hidalgo, México	27
Figura 7. Variación mensual en la masa de los ovarios, cuerpos grasos e hígado en hembras de <i>Sceloporus grammicus</i> de Zacualtipán y Tizayuca, Hidalgo, México	28
Figura 8. <i>Sceloporus grammicus</i>	41
Figura 9. Secciones panorámicas del testículo de <i>Sceloporus grammicus</i> que muestran la sincronía en todos los túbulos seminíferos durante la espermatogénesis	42
Figura 10. <i>Sceloporus grammicus</i> durante el Estadio I del ciclo espermatogénico	43
Figura 11. <i>Sceloporus grammicus</i> durante el Estadio II del ciclo espermatogénico	44
Figura 12. <i>Sceloporus grammicus</i> en Estadio IV del ciclo espermatogénico	45
Figura 13. <i>Sceloporus grammicus</i> . Estadio V del ciclo	46
Figura 14. <i>Sceloporus grammicus</i> . Túbulos seminíferos durante el Estadio VI del ciclo espermatogénico	47
Figura 15. <i>Sceloporus grammicus</i> . Conductos deferentes en Estadio VI del ciclo espermatogénico	48
Figura 16. <i>Sceloporus grammicus</i> . Estadio VII del ciclo espermatogénico	49
Figura 17. <i>Sceloporus grammicus</i> . Estadio VIII del ciclo espermatogénico	50
Figura 18. <i>Sceloporus grammicus</i>	51

Figura 19. <i>Sceloporus grammicus</i>	52
Figura 20. <i>Sceloporus grammicus</i>	53
Figura 21. <i>Sceloporus grammicus</i>	54
Figura 22. <i>Sceloporus grammicus</i>	55
Figura 23. <i>Sceloporus grammicus</i>	56
Figura 24. <i>Sceloporus grammicus</i>	57
Figura 25. <i>Sceloporus grammicus</i>	58
Figura 26. <i>Sceloporus grammicus</i>	59
Figura 27. <i>Sceloporus grammicus</i>	60
Figura 28. <i>Sceloporus grammicus</i>	61
Figura 29. <i>Sceloporus grammicus</i>	62
Figura 30. <i>Sceloporus grammicus</i> en posición ventral	63

TABLAS

	PÁGINA
Tabla 1. Estadísticas descriptivas de las características morfológicas de machos y hembras de <i>Sceloporus grammicus</i> de Zacualtipán y Tizayuca	25
Tabla 2. Pruebas de <i>t</i> de Student y <i>U</i> de Mann-Whitney de diferencias en las características morfológicas en adultos de <i>Sceloporus grammicus</i> de Zacualtipán y Tizayuca	26
Tabla 3. Estadios del ciclo espermatogénico anual de lagartijas adultas de <i>Sceloporus grammicus</i> de acuerdo a la clasificación de Mayhew y Wright (1970)	30
Tabla 4. Porcentaje de machos adultos de <i>Sceloporus grammicus</i> durante los estadios del ciclo espermatogénico	34
Tabla 5. Características reproductoras de hembras y patrón de apareamiento de machos y hembras de diferentes poblaciones de <i>Sceloporus grammicus</i>	64

RESUMEN

Sceloporus grammicus (Squamata: Phrynosomatidae) es una lagartija que se distribuye de manera continua del sur de Estados Unidos hasta el sureste de México. Habita en una gran diversidad de climas y tipos de vegetación. La variación genética entre los linajes del centro de México es sustancial, particularmente en el estado de Hidalgo. Se cree que el grado de esta variación correspondiente con las características de historias de vida permanece oculto. Para resolver parte de este enigma y comprender mejor la evolución de las diferentes estrategias reproductoras de esta especie, se realizó un estudio sobre las características reproductoras y los cambios histológicos de las gónadas de machos y hembras de *S. grammicus* durante un ciclo anual en dos poblaciones que habitan ambientes contrastantes, Zacualtipán y Tizayuca en Hidalgo, México.

Los resultados de este estudio mostraron que la actividad reproductora de machos y hembras en ambas poblaciones fue sincrónica. En Zacualtipán, las observaciones histológicas revelaron una marcada estacionalidad en la actividad reproductora de los dos sexos. En contraste, en Tizayuca el examen histológico de los testículos y epidídimo de los machos demostró espermiogénesis a lo largo del año, lo cual indica que los machos en esta población pueden aparearse en cualquier época. Las hembras en esta población poseen folículos vitelogénicos y embriones a lo largo del año. La morfología general del testículo de los machos y del ovario de las hembras de *S. grammicus* no mostró diferencias entre las dos poblaciones; sin embargo, las observaciones en los cambios histológicos ocurridos en el ovario durante la ovogénesis en *S. grammicus*, mostraron que la composición y estructura del vitelo difiere de lo descrito para todos los reptiles, siendo hialino y homogéneo durante la vitelogénesis tardía.

Este estudio aporta una importante información para el conocimiento de la biología reproductora de *S. grammicus*, en donde la reproducción continua de esta especie parece haber evolucionado en el altiplano de Hidalgo, principalmente en matorral xerófilo. Además, los datos obtenidos de este trabajo sugieren que los machos y las hembras de ambas poblaciones están respondiendo de diferente manera a las presiones de selección del ambiente en el que habitan, y estas diferencias encontradas en las estrategias reproductoras podrían ser el resultado de adaptación local o interacciones entre los genes y el ambiente, que a su vez pueden indicar que cada población se encuentra en una etapa temprana de un proceso de especiación.

INTRODUCCIÓN

La biología de la reproducción es un área esencial en el estudio de las especies animales, ya que los conocimientos generados en esta disciplina contribuyen a la identificación de los factores que influyen en la reproducción de las especies y sus patrones de reproducción, esto puede ser de ayuda en programas de conservación para las especies que se encuentran en peligro de extinción, conservación de fauna silvestre y un mejor manejo de aquellas especies que son de importancia económica (Wildt, 1989; Sutherland, 1998).

La reproducción involucra costos y beneficios en la adecuación de un organismo, aspectos que interactúan en la evolución de las diferentes estrategias reproductoras. El beneficio es la producción de crías más grandes; sin embargo, implica costos como estrés fisiológico, gasto metabólico debido a la asignación de la energía, o incluso incrementar los riesgos de muerte cuando el tamaño de la puesta (especies ovíparas) o camada (especies vivíparas) afecta la locomoción de la hembra (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982).

La estrategia reproductora más eficiente es la que utiliza una especie para poder reproducirse y sobrevivir. Los ciclos reproductores son indicadores de estas estrategias, y los reptiles presentan una gran variedad de ellas (Fitch, 1970), las cuales se expresan en diferencias como sincronía y asincronía en la gametogénesis (formación de espermatozoides y óvulos), formación de estructuras almacenadoras de espermatozoides y los modos de reproducción: oviparidad y viviparidad (Shine, 1983; Blackburn, 2000). Estas diferencias implican adaptaciones estructurales específicas, como la formación de los gametos y la estructura de los conductos reproductores, particularmente de las hembras. Con base en lo anterior se ha considerado a los reptiles como modelos biológicos en el estudio de la reproducción (Fitch, 1970; Shine, 1983; Guraya, 1989; Méndez-de la Cruz et al., 1998).

Estudios intraespecíficos de patrones reproductores en lagartijas han sido un importante recurso de investigación. Tales estudios han revelado variación geográfica en una variedad de características de historias de vida, tal como tamaño de la camada, tamaño del huevo, fecundación y edad a la madurez sexual entre poblaciones de la misma especie (Benabib, 1994; Michaud y Echernacht, 1995; Ramírez-Bautista et al., 2004).

El género *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae) ha sido un excelente modelo en la identificación del rol del ambiente y las características de historias de vida (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993; Méndez-de la Cruz et al., 1998; Ramírez-Bautista et al., 2004, 2011), tal como la longitud de la estación reproductora, el tamaño de la camada, el periodo de gestación y el tamaño del cuerpo a la madurez sexual (p. ej., *S. jarrovi*: Goldberg, 1971; *S. variabilis*: Benabib, 1994). Se ha sugerido que la variación en estas características se relaciona con la disponibilidad del alimento (Ballinger, 1977; Dunham, 1982), la duración apropiada de las condiciones ambientales (Mayhew, 1964; Benabib, 1994), o la historia filogenética (Dunham y Miles, 1985).

El grupo *Sceloporus grammicus* (considerado como complejo), consiste de ocho especies y dos subespecies de lagartijas confinadas a lo largo del Altiplano Mexicano y rangos de montaña asociados (Lara-Góngora, 2004; Wiens et al., 2010). La mayoría de las especies de este grupo de lagartijas (considerado como complejo) están restringidas a relativamente pequeñas áreas en el centro de México (Arévalo et al., 1991). Bajo la actual taxonomía, *S. grammicus* tiene la distribución más amplia del grupo del género *Sceloporus*, y está desde la parte sur del Altiplano Mexicano hasta el Valle Río Grande del sur de Texas (Sites et al., 1992). A lo largo de este intervalo de distribución, habita diversos tipos de hábitats, desde los 300 msnm hasta los 4000 msnm. Esta especie exhibe una alta variación en patrones de coloración, como también una gran variación en las características morfométricas, merísticas, de comportamiento y ecología (Leyte-Manrique, 2011).

Debido a la amplia distribución geográfica de *S. grammicus* (Sites et al., 1992), la investigación de las características de historias de vida en general, y los patrones de actividad reproductora han sido bien estudiados en esta lagartija (ver Ramírez-Bautista et al., 2004, 2011; Hernández-Salinas et al., 2010). Sin embargo, hasta el momento no hay estudios que definan los ciclos reproductores a nivel histológico, en relación a la estructura de las gónadas de machos y hembras. Los estudios más cercanos en el género describen características histológicas del ovario y la ovogénesis en *S. jarrovi* (Goldberg, 1970; Guillette et al., 1981), *S. scalaris* (Newlin, 1976), *S. aeneus* (Guillette y Jones, 1985), *S. mucronatus* (Estrada-Flores et al., 1990) y *S. torquatus torquatus* (Uribe et al., 1995); y características del testículo y espermatogénesis en *S. malachiticus* (Marion y Sexton, 1971), *S. scalaris* (Newlin, 1976), *S. undulatus* (McKinney y Marion, 1985), *S. mucronatus*

(Estrada-Flores et al., 1990; Méndez-de la Cruz et al., 1994) y *S. bicanthalis* (Hernández-Gallegos et al., 2002; Gribbins et al., 2011).

La mayoría de las poblaciones previamente estudiadas de *S. grammicus* a nivel macroscópico exhiben el mismo patrón de reproducción otoñal (Guillette y Casas-Andreu, 1980), en el que la reproducción es asincrónica entre machos y hembras. Específicamente, la gametogénesis en el macho ocurre en el verano, seguida del cortejo y apareamiento, la vitelogénesis es en el otoño, el desarrollo embrionario en el invierno, y el periodo de nacimientos ocurre en la primavera (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Jiménez-Cruz et al., 2005). Además, el mismo patrón general ha sido documentado en poblaciones distribuidas a través de un gradiente altitudinal (Ramírez-Bautista et al., 2004). No obstante, existen varias razones del porqué esperar variación geográfica en las características reproductoras de esta especie (Ramírez-Bautista et al., 2004; Leyte-Manrique, 2011). Primero, *S. grammicus* habita en una gran diversidad de climas y tipos de vegetación (Sites et al., 1992). Segundo, los métodos moleculares han revelado variación genética en esta especie (Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006). Esta variación parece ser más extensa en poblaciones del centro de México, algunas de las cuales pueden representar linajes evolutivos independientes (Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006; Leyte-Manrique, 2011).

Trabajos anteriores han encontrado evidencia de diferencias entre poblaciones de montaña (> 2700 m) y poblaciones bajas (≤ 2700 m) de *S. grammicus* en aspectos fisiológicos, comportamiento de reproducción (como inicio y duración de la vitelogénesis, ovulación y tiempo de gestación) y características morfológicas (tamaño del cuerpo a la madurez sexual, tamaño de camada: Ramírez-Bautista et al., 2004; Leyte-Manrique, 2011). Sin embargo, la variación conocida de las características de historias de vida en esta especie es incompleta; debido a que las características reproductoras pueden ser influenciadas tanto por factores bióticos (depredación, alimento, espacio), como abióticos (temperatura, precipitación y fotoperiodo) (Mayhew, 1964; Licht, 1973; Marion, 1982; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997) y genéticos (Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006). Por otro lado, la falta de información de otras áreas o campos de estudio, como es la histología, limita la capacidad para caracterizar la magnitud de las variaciones de las estrategias reproductoras en *S. grammicus*.

En términos generales, es de gran importancia probar hipótesis en el contexto de variación geográfica en las características de historias de vida, realizar estudios comparativos entre múltiples poblaciones de ambientes contrastantes en el mismo tiempo de colecta de los individuos, para entender mejor el efecto de los factores ambientales en la ecología reproductora y evolución de las características de historia de vida en lagartijas de amplia distribución (Benabib, 1994; Hernández-Salinas et al., 2010); así como también analizar las variaciones morfológicas e histológicas de las gónadas, conductos reproductores y órganos accesorios durante el ciclo reproductor en hembras y machos. Estos avances generarán conocimientos básicos que contribuyan a interpretar los eventos reproductores de los reptiles.

Por lo anterior, el objetivo de este trabajo comprende tres aspectos: 1) describir los ciclos reproductores a nivel macroscópico de los machos y las hembras de *S. grammicus* en dos poblaciones que habitan ambientes contrastantes (Tizayuca y Zacualtipán en el Estado de Hidalgo, México) y comparar estos datos con previos estudios para establecer diferencias en las características reproductoras de esta especie; 2) describir las características estructurales de las gónadas y sus cambios en un ciclo anual en machos y hembras a nivel microscópico de las dos poblaciones; 3) integrar la información adquirida de los dos niveles para interpretar la evolución de las diferentes estrategias reproductoras en esta especie. Con base en lo anterior, se espera que las dos poblaciones de *S. grammicus* que habitan ambientes contrastantes, presenten variaciones en los ciclos reproductores y sus cambios estructurales, esto como consecuencia de los diferentes ambientes en que habitan las poblaciones.

ANTECEDENTES

Estrategias reproductoras de lagartijas

Una estrategia reproductora es el conjunto de adaptaciones que promueve la manera más eficiente de una población para sobrevivir y reproducirse en las condiciones específicas de un cierto ambiente (Tinkle, 1969; Ballinger, 1977).

Las estrategias reproductoras se ven reflejadas por las variaciones morfológicas e histológicas de las gónadas, permitiendo la caracterización de tres tipos de ciclos reproductores: continuos (Wilhoft, 1963; Inger y Greenberg, 1966); continuos con variación en el comportamiento reproductor (Sexton et al., 1971; Ruibal et al., 1972), y discontinuos (Marion y Sexton, 1971; Ferreira et al., 2002; Ferreira et al., 2009).

Los ciclos continuos no presentan variación en la actividad reproductora en ambos sexos durante el año. Las hembras presentan huevos en los oviductos o folículos vitelogénicos a lo largo del año. Histológicamente, los ciclos continuos de los machos son caracterizados por la presencia de todos los tipos de células germinales en espermatogénesis dentro de los túbulos seminíferos a lo largo del año. Este patrón ha sido descrito en especies de lagartijas como *Anolis lineatopus* (Gribbins et al., 2009) y *S. bicanthalis* (Hernández-Gallegos et al., 2002; Gribbins et al., 2011).

Los ciclos continuos con variación en el comportamiento reproductor muestran en los machos cambios estacionales en el tamaño de los testículos y/o actividad espermatogénica (Benabib, 1994) y las hembras producen múltiples puestas por estación reproductora. Este tipo de patrón ha sido observado en especies como: *Anolis acutus* (Ruibal et al., 1972), *Anolis oculatus* y *Ameiva fuscata* (Somma y Brooks, 1976), *Sceloporus variabilis* (Benabib, 1994), y *Cnemidophorus* (= *Aspidoscelis*) *lineatissimus* (Ramírez-Bautista et al., 2000).

En los ciclos discontinuos, se observan espermatogonias en los túbulos seminíferos durante algún período del año, mientras que en otras épocas son registrados abundantes espermatozoides llenando todos los túbulos seminíferos (Hernández-Franyutti y Uribe, 2012).

Las especies de lagartijas ovíparas que habitan regiones tropicales que muestran una marcada estacionalidad (sequía-precipitación), presentan un patrón reproductor como el

reportado para *Anolis sp.* (Sexton et al., 1971; Gorman y Licht, 1974), *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Casas-Andreu y Valenzuela-López, 1984; Ferreira et al., 2002).

En especies vivíparas, se han encontrado diferentes patrones reproductores. En algunas especies, la vitelogénesis es generalmente restringida a la estación húmeda (julio-noviembre), seguida de la ovulación y fertilización (noviembre-diciembre), desarrollo embrionario durante la estación seca (diciembre-febrero), y los nacimientos en marzo (Guillette y Bearce, 1986; Ramírez-Bautista et al., 2005; Jiménez-Cruz et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010). Este patrón (reproducción otoñal) es característico de la mayoría de las especies vivíparas de altas elevaciones (montaña), como especies del género *Sceloporus* que habitan regiones templadas y tienen una característica importante de esta estrategia reproductora, la asincronía entre hembras y machos (p.ej., *S. jarrovii*: Goldberg, 1970, 1971; Ballinger, 1973; Ramírez-Bautista et al., 2002; *S. grammicus microlepidotus*: Guillette y Casas-Andreu, 1980; *S. bicanthalis*: Guillette, 1982). Otra característica importante que tienen las especies además de la actividad reproductora otoñal, es la sincronía entre machos y hembras, coincidiendo el periodo de actividad testicular con la actividad ovárica de la hembra (*S. grammicus disparilis*: Guillette y Bearce, 1986; *S. torquatus*: Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993, Feria-Ortiz et al., 2001; Ramírez-Bautista et al., 2012). Finalmente, otro tipo de patrón es en el que la actividad reproductora es bianual como ocurre en las hembras de *Barisia monticola* (Vial y Stewart, 1985).

La influencia de la estacionalidad en la reproducción es común entre lagartijas de zonas templadas, de modo que la temperatura del ambiente, el fotoperiodo y la precipitación son los determinantes de más peso en la actividad reproductora (Mayhew, 1964; Licht, 1973; Marion, 1982). En relación a los trópicos donde la temperatura y el fotoperiodo tienen poca variación, y donde la sequía es comparable al frío prolongado de las zonas templadas (Pianka, 1970), la precipitación es aparentemente el factor que tiene mayor influencia en los ciclos reproductores (Sexton et al., 1971; Ruibal et al., 1972).

Estas diferencias en las estrategias reproductoras son importantes considerando que son mecanismos de evolución que operan en la diferenciación morfológica, fisiológica, genética, ecológica, y como consecuencia, la supervivencia de los individuos de las poblaciones de lagartijas. El conocimiento de esta diferenciación morfológica revela con

mayor precisión patrones actuales de comportamiento en la reproducción, fisiología y distribución geográfica de las especies.

Características del ovario

El ovario de los reptiles se sitúa en la región abdominal, en posición dorsal al tubo digestivo, son pareados y se encuentran suspendidos de la pared dorsal del cuerpo por mesovarios. Los ovarios son asimétricos en su posición, el derecho se sitúa más cefálicamente que el izquierdo, esta diferencia es más acentuada en las serpientes (Vitt y Caldwell, 2009). El ovario cambia notablemente de forma y tamaño de acuerdo con la etapa del ciclo reproductor en que se encuentre, también al número de folículos y etapas de desarrollo folicular que contenga (Tokarz, 1978; Guraya, 1989).

Los elementos somáticos del ovario integran cuatro capas tisulares que, del exterior al interior son: 1) epitelio cúbico simple que rodea al ovario, y muestra una membrana basal que le separa del estroma subyacente, 2) estroma, formado por tejido conectivo vascularizado, con abundantes fibroblastos y fibras de colágena, 3) músculo liso dispuesto circular y longitudinalmente y, 4) una capa delgada de tejido conjuntivo y mesotelio que limita el lumen interior del ovario.

Los elementos germinales del ovario son: 1) las ovogonias, células germinales diploides que están situadas en regiones específicas del epitelio dorsal del ovario, llamadas nichos germinales; a través de la ovogénesis las ovogonias constituirán los ovocitos; 2) ovocitos, células germinales que inician la meiosis avanzando hasta la fase de arresto meiótico, correspondiente a la fase diplótena de la profase I de la meiosis, en la cual permanecen hasta la ovulación. Los ovocitos y las células foliculares que los rodean forman los folículos, los cuales pueden observarse en diversos estadios de desarrollo; están rodeados de una membrana basal y tecas de tejido conjuntivo, la interna vascularizada y la externa fibrosa; 3) folículos atrésicos en diversas etapas de regresión; y, 4) folículos postovulatorios o cuerpos lúteos.

La ovogénesis en reptiles comprende fases que implican complejas variaciones estacionales de la estructura del ovario, que en secuencia son: 1) proliferación de ovogonias, 2) foliculogénesis, 3) desarrollo folicular (durante previtelogénesis y vitelogénesis), 4) maduración folicular, y 5) ovulación. Al término de la ovulación, el

ovocito liberado transita a través del oviducto, donde ocurre el depósito de albúminas, cáscaras y cascarones (en especies ovíparas), o bien ocurre la gestación (en especies vivíparas); concluyendo estas etapas con la oviposición o el parto, respectivamente (Guraya, 1989; Palmer et al., 1997).

El desarrollo de los folículos ocurre en dos etapas: previtelogénesis y vitelogénesis. Durante la previtelogénesis se incrementa el ovoplasma con aumento de organelos celulares que permitirá la enorme actividad que requerirá la maduración del ovocito (Guraya, 1989). En el núcleo se observa la presencia de cromosomas plumosos, esta característica reúne dos procesos: expresión genética y condensación. Las células foliculares forman un epitelio estratificado y polimórfico con células pequeñas, intermedias y piriformes. Otra característica de la previtelogénesis es la multiplicación del nucléolo en el núcleo. Durante el inicio de la vitelogénesis las células foliculares muestran cambios morfológicos, reduciendo su altura progresivamente de columnares o pseudoestratificadas, a cúbicas y planas. Las células foliculares forman una barrera de permeabilidad, su actividad es captar y seleccionar sustancias del exterior, provenientes de los vasos sanguíneos (Uribe et al., 2010). Estas células realizan los primeros procesos de síntesis en la producción del vitelo, precursores que pasarán al ovocito en el que ocurrirá la etapa siguiente de polimerización y organización de las sustancias vitelinas que se almacenan hasta ser utilizadas durante el desarrollo embrionario (Uribe et al., 1996).

El ovocito de los reptiles es de tipo telolécito, ya que en éste se deposita una gran cantidad de vitelo (Uribe, 2002a). En este tipo de ovocitos, se presenta una polarización muy evidente del vitelo hacia uno de los polos del ovocito formando el polo vegetal, en tanto el ovoplasma activo y núcleo celular se desplazan hacia el polo animal (Uribe, 2002a; Uribe et al., 2010). En el polo animal se constituye el disco germinativo, en el cual se origina el desarrollo embrionario.

Durante la ovulación, el ovocito se desprende del ovario y pasa al oviducto, en tanto que las células foliculares que formaban el resto del folículo quedan en el ovario, desarrollándose a partir de ellas el folículo postovulatorio o cuerpo lúteo, estructura que se integra al equilibrio hormonal con la secreción de estrógenos y progesterona (Xavier, 1987; Uribe et al., 1995).

Durante la formación del cuerpo lúteo, las células foliculares se transforman en lúteas, proliferan, se hipertrofian y es común que contengan un pigmento lipídico amarillo, el caroteno (Xavier, 1987; Guraya, 1989; Uribe et al., 1995; Uribe et al., 2010). Las secreciones del cuerpo lúteo son esenciales en el organismo, tales como estrógenos y progesterona (Xavier, 1987). En especies vivíparas la progesterona puede inhabilitar el crecimiento folicular, la captación de la vitelogenina por el ovario, preparar el útero para que el desarrollo embrionario se lleve a cabo y también puede estimular los oviductos para que finalice la gestación (Guillette y Jones, 1985; Xavier, 1987).

El número de folículos que inician su desarrollo son más numerosos que los que llegan a la ovulación, los que no continúan su maduración degeneran, éstos se llaman atrésicos y se caracterizan por que en ellos se detiene el crecimiento folicular, posteriormente degeneran y ocurre su remoción por el ovario. La atresia ocurre en todas las etapas de desarrollo folicular, y de esta manera se regula el índice reproductor de la especie (Goldberg, 1970; Trauth, 1978; Guraya, 1989; Uribe et al., 1995, 1996).

El testículo en reptiles

Los testículos son órganos pares generalmente de forma ovalada, de manera similar a los ovarios, en reptiles los testículos están situados en la cavidad abdominal suspendidos a la pared dorsal del cuerpo por el mesorquio, uno de ellos es ligeramente más cefálico que el otro, esta característica es más evidente en las serpientes (Vitt y Caldwell, 2009).

Los testículos están formados por una cápsula de tejido conjuntivo fibroso llamada túnica albugínea, de la cual parten trabéculas al interior del testículo, proporcionándole un soporte muy adecuado. Entre las trabéculas se localizan los túbulos seminíferos rodeados de tejido intersticial, que consiste de tejido conjuntivo laxo con vasos sanguíneos y linfáticos, células de Leydig y fibras nerviosas. Las células de Leydig son secretoras de testosterona, se localizan aisladas o formando pequeños grupos en el tejido intersticial (Mayhew y Wright, 1970; Uribe, 2002b; Gribbins, 2011).

Al interior de los túbulos seminíferos ocurre la formación de los gametos masculinos mediante el proceso de espermatogénesis, que comprende la diferenciación desde las espermatogonias hasta la formación de espermatozoides. En el interior de los túbulos seminíferos, las células germinales están acompañadas de las células de Sertoli que

son de gran importancia en el desarrollo de las células germinales, ya que además de su actividad hormonal que determina las condiciones internas de los túbulos seminíferos, las nutren, sostienen y fagocitan cuerpos residuales (Gribbins, 2011). Estas células presentan forma piramidal y su citoplasma en la región apical se extiende hacia la luz del túbulo, el núcleo se encuentra en posición basal con un nucléolo evidente (Mayhew y Wright, 1970; Uribe, 2002b).

Durante la primera división de la meiosis, que ocurre en los espermatocitos primarios, se formarán los espermatocitos secundarios, cada uno de los cuales contiene la mitad del número cromosómico, es decir, un solo juego de cromosomas homólogos pero que aún quedan duplicados y están formados por dos cromátidas (Gribbins y Gist, 2003; Gribbins, 2011; Hernández-Franyutti y Uribe, 2012). Los espermatocitos secundarios también son de forma esférica pero más pequeños que los primarios, los cuales a su vez, continuarán con la segunda división de la meiosis, formando las espermátidas; éstas son células esféricas más pequeñas que los espermatocitos secundarios, de núcleo esférico y haploide. Las espermátidas se transforman morfológicamente mediante el proceso de espermiogénesis (Hess y de Franca, 2008), constituyendo los espermatozoides, proceso que comprende la última etapa de la espermatogénesis. Una vez que el proceso espermatogénico se ha completado y los espermatozoides han sido conducidos al epidídimo, el testículo entra en regresión, durante esta fase el epitelio germinal sufre un desgaste gradual, se reduce y algunos elementos celulares se encuentran en degeneración (Estrada et al., 1990; Villagrán-Santa Cruz et al., 1994).

En los reptiles que muestran ciclos reproductores estacionales, la espermatogénesis no es continua durante todo el año. En estas especies el testículo tiene una fase de recrudescencia o activación en la que se inicia la proliferación de espermatogonias y una fase de avance progresivo de la espermatogénesis, ocurriendo diversas etapas de maduración espermatogénica en la que se observan hacia la luz del tubo seminífero los siguientes tipos celulares: a) espermatocitos primarios, b) espermátidas tempranas, c) espermátidas en espermiogénesis, d) espermatozoides y e) regresión del epitelio seminífero (Mayhew y Wright, 1970; Ferreira et al., 2002; Gribbins y Gist, 2003; Gribbins, 2011).

Descripción de la especie

Sceloporus grammicus es una especie que en su área de distribución, forma poblaciones grandes; su talla es relativamente pequeña, con una LHC media de 48.9 ± 3.5 mm, y su cola de 57.0 ± 4.6 mm. Las escamas dorsales son quilladas, débilmente mucronadas, con un número medio de 64.8 escamas en las hembras y de 72.2 en los machos (Uribe-Peña et al., 1999). La región dorsal del cuerpo es de color verde a gris intenso, con una franja transversal de color crema en la región frontal (Fig. 1). Los machos presentan numerosos poros femorales y parches en la región ventral del cuerpo de color azul cielo intenso (metálico), con dos líneas negras en la parte media. Los parches en la región ventral de las hembras son de color pajizo a naranja.

Sceloporus grammicus es una especie que se encuentra a elevaciones que van desde los 300 msnm hasta altas elevaciones como los 4000 msnm, habita desde Canadá hasta Panamá, en las montañas de ambientes templados, en bosques de pino, encino, pino-encino, y en vegetación de tipo xerófilo, así como en zonas con presencia humana, ya sean rurales o urbanas. Se le observa con frecuencia en bardas de casas abandonadas, árboles y arbustos. Es de hábitos diurnos, se alimenta de pequeños invertebrados como insectos, principalmente de escarabajos y hormigas, pero se puede considerar una especie oportunista, ya que también puede alimentarse de mariposas, caracoles, arañas y además practica el canibalismo (Leyte-Manrique et al., 2005). Su reproducción es vivípara y el apareamiento ocurre en el verano. Diversos estudios han documentado que la vitelogénesis es en la estación húmeda, seguida de la ovulación y fertilización en noviembre y diciembre, el desarrollo embrionario ocurre durante el invierno, y los nacimientos de las crías en primavera (Guillette y Bearce, 1986; Ramírez-Bautista et al., 2005; Jiménez-Cruz et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010). El tamaño de la camada varía de 3 a 12 crías.



Figura 1. *Sceloporus grammicus* (macho)

JUSTIFICACIÓN

El complejo *S. grammicus* abarca varias poblaciones en la Altiplanicie Mexicana identificadas como razas cromosómicas, en éstas se han realizado diversos estudios moleculares y de cariotipos (Arévalo et al., 1991; Marshall et al., 2006), morfológicos, conductuales y sobre algunos aspectos de historia natural (Leyte-Manrique, 2011). En estos estudios se ha descrito que las poblaciones presentan diferencias que podrían ser consecuencia de los ambientes en los que viven, y estas pueden ser causa de diferentes procesos tal como la especiación (formación de nuevas especies). Además, un trabajo de reproducción realizado en una población de Tepeapulco, Hidalgo, México (Ramírez-Bautista et al., 2012), sugiere que *S. grammicus* es un complejo; ya que en éste se ha identificado un patrón de reproducción sincrónico entre machos y hembras, mientras que las poblaciones hermanas presentan asincronía, como ya se mencionó anteriormente. Considerando estos antecedentes, para este trabajo se eligieron dos poblaciones a estudiar, una que habita un ambiente de montaña (Zacualtipán), y otra que habita un ambiente

xerófilo (Tizayuca), que es similar a la población de Tepeapulco, la cual presenta un patrón de reproducción sincrónico (Ramírez-Bautista et al., 2012), esto con el fin de identificar los patrones de reproducción y aportar nueva información sobre la biología reproductora de esta especie mediante el análisis histológico de las gónadas. La integración de estos aspectos con los datos registrados anteriormente, permitirán comprender mejor la evolución de las diferentes estrategias reproductoras de la misma.

OBJETIVOS

General

Evaluar las características reproductoras y cambios histológicos de las gónadas de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* durante un ciclo anual en dos poblaciones de ambientes contrastantes (Tizayuca y Zacualtipán) del estado de Hidalgo, México.

Particulares

1. Definir si existe dimorfismo sexual entre los machos y las hembras de ambas poblaciones.
2. Describir los ciclos reproductores de los machos y las hembras y sus cambios a nivel macroscópico en un ciclo anual en las dos poblaciones.
3. Definir el tamaño de la camada entre hembras de las dos poblaciones, y si esta característica está correlacionada con la LHC de las hembras.
4. Relacionar los factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) con la actividad reproductora de machos y hembras de las dos poblaciones.
5. Describir las características morfológicas de las gónadas de los machos y las hembras mediante el análisis histológico de las dos poblaciones.
6. Identificar el ciclo reproductor de las gónadas de machos y hembras mediante el análisis histológico de las dos poblaciones.

HIPÓTESIS

Ho: Se espera que las dos poblaciones de *S. grammicus* distribuidas en ambientes contrastantes, no presenten variaciones en los ciclos reproductores y sus cambios estructurales, y por lo tanto, los ambientes en que habitan las poblaciones no influyen en la biología reproductora de la especie.

Ha: Se espera que las dos poblaciones de *S. grammicus* que habitan ambientes contrastantes, presenten variaciones en los ciclos reproductores y sus cambios estructurales, esto como consecuencia de los diferentes ambientes en que habitan las poblaciones, que influyen en la biología reproductora de la especie.

MÉTODOS

Área de estudio

Se realizaron colectas en dos localidades en el Estado de Hidalgo, México (Fig. 2):

1) *Zacualtipán*. Municipio La Mojonera (20° 37.723' N, 98° 37.435' O), localizada a una elevación de 2063 msnm. La temperatura media anual en este sitio es de 13.6°C, y la precipitación promedio anual de 2047.4 mm. La vegetación dominante es de pino-encino (Fig. 3A), en el que domina pino (*Pinus patula*), encino (*Quercus affinis*, *Q. sartorii*), haya mexicana (*Fagus mexicana*), helechos (*Lophosoria quadripinnata*), liquidámbar (*Liquidambar macrophylla*), arbustos (*Clethra mexicana*) y magnolia (*Magnolia schiedeana*; Rzedowski, 1978). Los datos de temperatura y precipitación fueron colectados durante un periodo de 11 años (García, 1981), y los datos de fotoperiodo fueron tomados de Astronomical Almanac (1984). Estos datos fueron usados para construir un perfil climático de esta región (Fig. 4).

2) *Tizayuca*. Colonia Emiliano Zapata (19° 51.563' N, 98° 57.332' O), localizada a una elevación de 2295 msnm. La temperatura media anual en este sitio es de 14.9°C, y la precipitación promedio anual de 600.5 mm. La vegetación dominante es matorral crasicaule (Fig. 3B), en el que domina nopal (*Opuntia* sp.), huizache (*Acacia* sp.), mezquite (*Mimosa buncifera*) y yucca (*Yucca filifera*, *Y. decipiens*; Rzedowski, 1978). Los datos de temperatura y precipitación fueron colectados durante un periodo de 19 años (García, 1981), y los datos de fotoperiodo se tomaron de Astronomical Almanac (1984). . Estos datos fueron usados para construir un perfil climático de la región (Fig. 5).

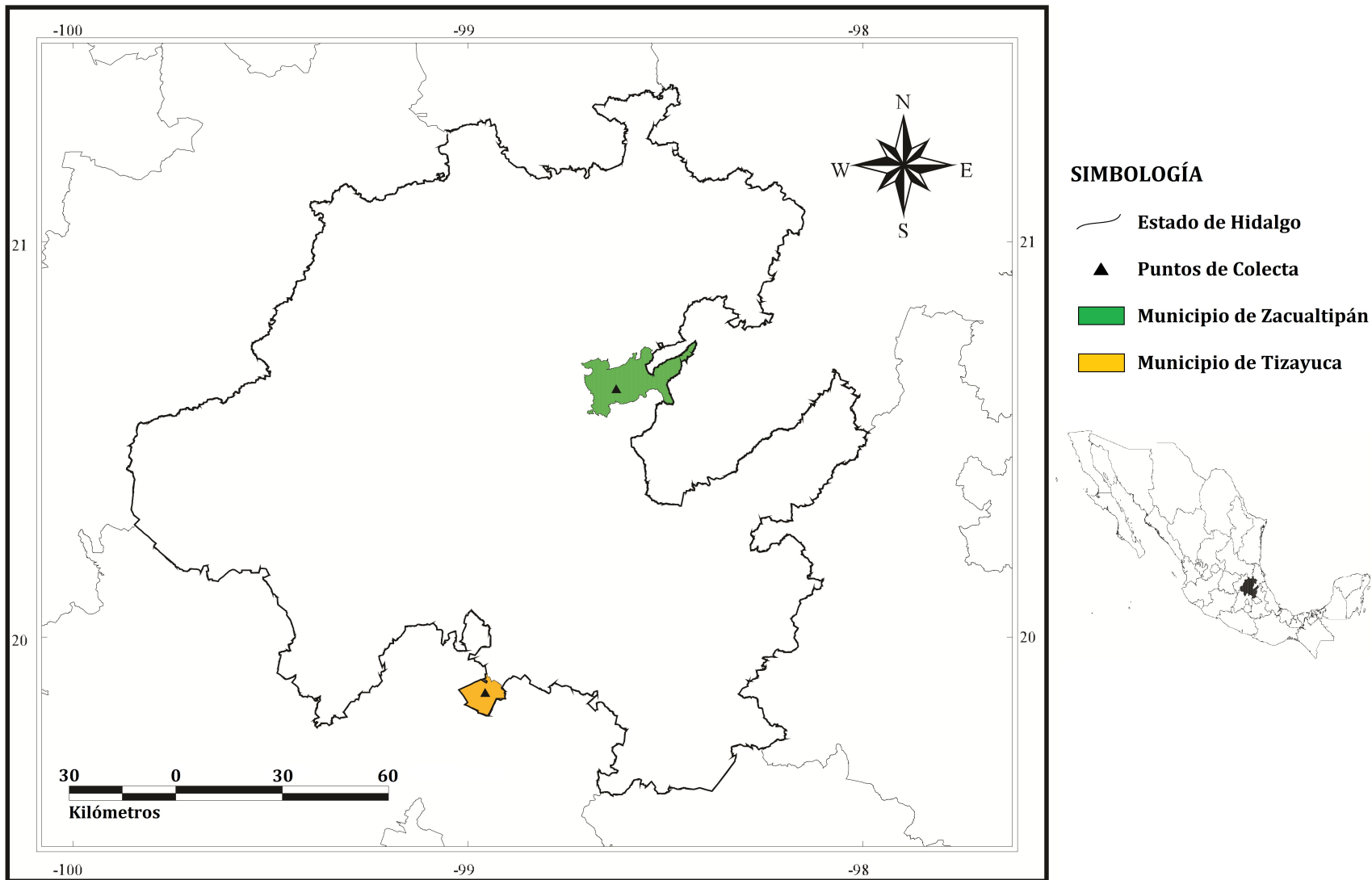


Figura 2. Área de estudio donde se muestran las localidades de muestreo: Zacualtipán y Tizayuca, Hidalgo, México.



Figura 3. Tipos de vegetación. A: Zacualtipán. B: Tizayuca.

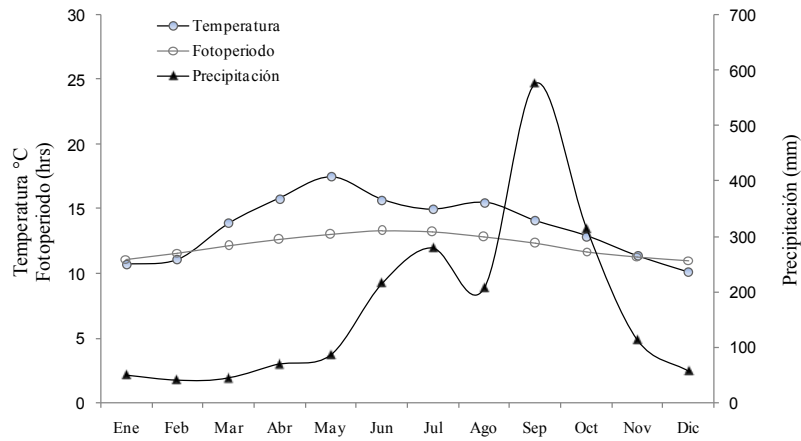


Figura 4. Datos mensuales de temperatura, precipitación y fotoperiodo de Zacualtipán, Hidalgo, México. Datos de temperatura y precipitación tomados de García (1981); datos de fotoperiodo tomados del Astronomical Almanac (1984).

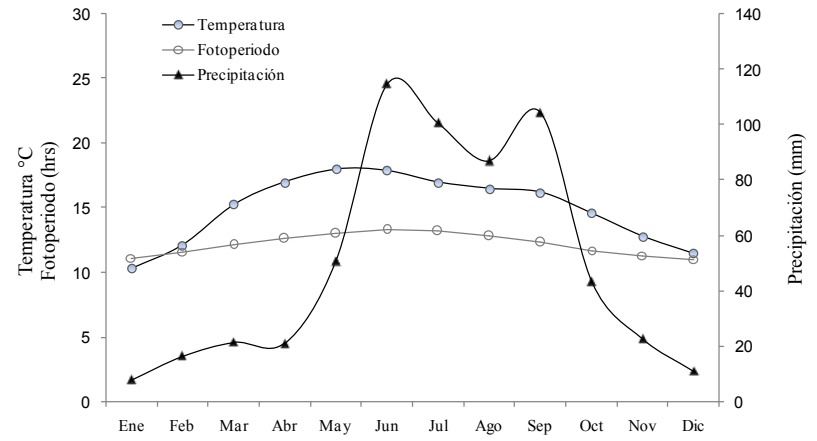


Figura 5. Datos mensuales de temperatura, precipitación y fotoperiodo de Tizayuca, Hidalgo, México. Datos de temperatura y precipitación tomados de García (1981); datos de fotoperiodo tomados del Astronomical Almanac (1984).

Trabajo en campo

En cada localidad se llevaron a cabo muestreos mensuales de los individuos de la especie *S. grammicus*, comenzando en febrero de 2011 a enero de 2012. El tamaño de la muestra por mes para ambas poblaciones fue de un mínimo de tres machos y tres hembras adultos. Las lagartijas se capturaron vivas, se transportaron al Laboratorio de Ecología de Poblaciones del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo; donde los datos morfológicos y análisis macroscópicos fueron efectuados.

Análisis morfológico

Se recolectaron un total de 219 individuos, representados por 50 machos y 59 hembras de Zacualtipán y 54 machos y 56 hembras de Tizayuca. Los ejemplares fueron sacrificados por medio del método de congelación, que permite bajar el metabolismo. Se registraron los datos del tamaño del cuerpo (LHC; mm), antebrazo (AB), fémur (LF), largo (LC) y ancho (AC) de la cabeza con un calibrador digital marca Vernier (precisión 0.1 mm) y se pesaron con una Pesola (precisión 0.1 g). Inmediatamente después mediante una incisión ventral del abdomen se disectaron los órganos reproductores. Posteriormente, los ejemplares se etiquetaron, se fijaron con formol al 10% y se colocaron en alcohol al 70% para su conservación (Ramírez-Bautista et al., 2008; Hernández-Salinas et al., 2010).

Análisis reproductor

a) Análisis macroscópico

Testículos y epidídimos, ovarios y embriones en los oviductos, se removieron y pesaron (a una precisión de 0.0001 g) en una balanza analítica. Con un calibrador digital (marca vernier) se midieron el testículo derecho en machos y los folículos ováricos (previtelogénicos y vitelogénicos); y en el oviducto, el embrión más grande en hembras (Ramírez-Bautista et al., 2008; Hernández-Salinas et al., 2010).

Se registró el número de folículos previtelogénicos, folículos vitelogénicos y embriones. Con las hembras más pequeñas que contenían folículos vitelogénicos o embriones en el oviducto, se estimó la talla mínima de la madurez sexual (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998). Los machos que mostraron testículos grandes y epidídimo altamente enrollado, asociado con la producción de espermatozoides fueron considerados

sexualmente maduros (Goldberg y Lowe, 1966). Las gónadas de los machos y las hembras, y los oviductos con embriones, fueron fijados en formol al 10% durante 2 días, posteriormente, se cambiaron a alcohol 70% para su conservación y posterior análisis histológico. El hígado y los cuerpos grasos de todos los especímenes fueron removidos y pesados a una precisión de 0.0001 g en una balanza, de modo que los ciclos estacionales en la masa de los órganos potencialmente relacionados con la reproducción pudieran ser descritos. El tamaño de la camada fue determinado por el conteo de los embriones en los oviductos de hembras durante la estación reproductora (Ramírez-Bautista et al., 2004). Los estadios de desarrollo embrionario se determinaron de acuerdo a Dufaure y Hubert (1961).

b) Análisis microscópico

Trabajo de laboratorio

Una vez fijadas las gónadas y conductos de los especímenes, se transportaron al Laboratorio de Biología de la Reproducción, en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, para su procesamiento histológico de la siguiente manera: deshidratación con alcoholes graduales (50°, 70° y 96°), aclaramiento en xilol, inclusión en parafina de punto de fusión 56-58°C (tres cambios de 30 min cada uno, siendo el primero de xilol-parafina en proporción 1:1, el segundo y tercero de parafina pura). De cada uno de los bloques se obtuvieron cortes seriados de 5µ de grosor, con un micrótopo de rotación. Las técnicas de tinción empleadas fueron: Hematoxilina-Eosina (morfología general), Tricrómica de Masson (tejido conjuntivo y músculo) y Ácido Peryódico de Schiff (PAS, mucopolisacáridos y láminas basales) (Aguilar et al., 1996).

a) Machos

Se hicieron preparaciones seriadas del testículo y epidídimo. Se registraron las características morfológicas de las células de Sertoli y del epitelio epididimario, tales como cilios, presencia de gránulos o vacuolas en el citoplasma (Goldberg y Parker, 1975; Villagrán-Santa Cruz et al., 1994, Hernández-Franyutti y Uribe, 2012). Se identificaron los diferentes estadios de la espermatogénesis, tomando como referencia la clasificación del ciclo espermatogénico anual propuesta por Mayhew y Wright (1970) y se le hicieron modificaciones, esta clasificación se dividió en I, II, III, IV, V, VI, VII y VIII estadios.

b) Hembras

Se hicieron preparaciones seriadas del ovario a fin de determinar las características de los elementos germinales y somáticos que lo componen, así como sus cambios a lo largo del ciclo reproductor. Se registraron los siguientes datos: estructura general del ovario, número de nichos germinales, de folículos en desarrollo y de cuerpos lúteos; presencia o no de folículos atrésicos; localización y características de los componentes de los nichos germinales; características morfológicas de los ovocitos en desarrollo, del epitelio folicular, de los folículos atrésicos y de los cuerpos lúteos (Guillette y Jones, 1985; Fox y Guillette, 1987; Guraya, 1989; Uribe et al., 1995, 1996; Guarino et al., 1998; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999).

Se consideró como el inicio del ciclo reproductor de las hembras cuando en ellas se identificaron las ovogonias, su actividad mitótica y consecuentemente la foliculogénesis (Uribe et al., 2010). Se caracterizó el proceso de ovogénesis de acuerdo a la clasificación de Uribe et al. (1995, 1996) y se le hicieron modificaciones. La madurez folicular se dividió en nueve estadios (correspondiendo los estadios I, II, III y IV a la previtelogénesis, y V, VI, VII, VIII, IX y X a la vitelogénesis). Las características morfológicas del cuerpo lúteo se establecieron a lo descrito por Guraya (1989) y Uribe et al. (1995).

Análisis estadísticos

Las descripciones y comparaciones fueron restringidas a los machos y las hembras sexualmente maduros para ambas poblaciones. Para probar el dimorfismo sexual, se removió el efecto del tamaño del cuerpo (LHC) usando una regresión lineal para cada una de las características morfológicas, y después se usaron los residuales en pruebas de *t* de Student para los datos que presentaron una distribución normal, y pruebas de *U* de Mann-Whitney cuando los datos no cumplieron con las condiciones para las pruebas paramétricas. Para probar las diferencias entre una población y otra, se utilizaron pruebas de *t* de Student y *U* de Mann-Whitney en la masa gonádica, cuerpo graso e hígado, tanto de los machos como de las hembras. Puesto que el tamaño de las muestras fue muy grande al realizar las pruebas de *U* de Mann-Whitney, se calculó el estadístico *Z* partiendo de la propuesta que la distribución de *U* se aproxima a la distribución normal para muestras grandes (Zar, 1999), por lo tanto, para una prueba de dos colas con un $\alpha = 0.05$, $Z = 1.96$; si el valor calculado de

Z resultó ser menor a Z de la tabla (1.96), se rechazó H_0 (No existe diferencia entre los dos grupos).

Para analizar las diferencias a través de los meses en la masa gonádica, cuerpo graso e hígado (órganos asociados con el desarrollo reproductivo), se usaron los residuales de las regresiones que mostraron una relación significativa entre la LHC y estos órganos en pruebas de Kruskal-Wallis; para las regresiones que no resultaron significativas se usó la masa de los órganos sin transformar en pruebas de Kruskal-Wallis. Se usó una regresión múltiple para probar una relación de tres parámetros ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) con la masa gonádica de machos y hembras. Se calculó un coeficiente de correlación de Pearson para probar una relación significativa entre la LHC de las hembras y el tamaño de la camada.

Se optó por rechazar el ajuste secuencial de Bonferroni (Rice, 1989) cuando se realizaron pruebas estadísticas bajo la misma hipótesis y así evitar rechazar el resultado de una prueba cuando realmente sea significativa (Moran, 2003). Las medias son presentadas \pm DE, a menos que otra cosa sea indicada. Todos los análisis estadísticos se elaboraron con Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

Las comparaciones entre machos y hembras en todas las características morfológicas se muestran en la Tabla 1 y 2. No se encontró diferencia entre machos y hembras en la población de Zacualtipán en ninguna de las características morfológicas; en contraste en la población de Tizayuca los machos fueron más grandes que las hembras (LHC: $t = 2.24$, $P = 0.027$).

En el análisis de las poblaciones combinadas, los machos tendieron a ser más grandes que las hembras (LHC: $t = 2.34$, $P = 0.02$); no se encontró diferencia en ninguna otra característica morfológica.

Los machos de Tizayuca tendieron a ser más grandes que los machos de Zacualtipán (LHC: $t = -2.65$, $P = 0.009$). Las hembras de ambas poblaciones no mostraron diferencia significativa en ninguna de sus características morfológicas (Tabla 2).

I. Análisis macroscópico

a) Ciclo reproductor de los machos

En Zacualtipán, los machos sexualmente maduros oscilaron en tamaño de 51.9 - 76.8 mm en LHC (media \pm 1 DE, 62.3 ± 5.6 mm); así la madurez sexual parece ser alcanzada a una LHC de 51.9 mm. En Tizayuca, los machos sexualmente maduros oscilaron en tamaño de 51.4 - 80.4 mm en LHC (65.7 ± 7.1 mm); así la madurez sexual parece ser alcanzada a una LHC de 51.4 mm.

No se encontró relación de la masa testicular y la LHC para la población de Zacualtipán ($r^2 = 0.003$, $P = 0.67$); sin embargo, en Tizayuca se presentó una relación significativa entre las mismas variables ($r^2 = 0.25$, $P = 0.0001$). Así, el ciclo de la masa testicular de Tizayuca es representado por la gráfica de los residuales de la regresión, en contraste a la masa testicular de Zacualtipán (Fig. 6A, D). Una prueba de Kruskal-Wallis reveló una diferencia estadísticamente significativa en la masa testicular a través de los meses en las dos poblaciones (Zacualtipán: $H = 41.24$, $P < 0.0001$, Fig. 6A; Tizayuca: $H = 20.48$, $P = 0.039$, Fig. 6D). No se encontró diferencia significativa de la masa testicular entre las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 1175$, $Z = 1.13$, $P = 0.25$).

El cuerpo graso estuvo relacionado con la LHC de los machos en ambas poblaciones (Zacualtipán: $r^2 = 0.36$, $P < 0.0001$; Tizayuca: $r^2 = 0.11$, $P = 0.014$), dado este resultado se removió el efecto del tamaño de los machos por el uso de los residuales de la regresión para describir el ciclo de los cuerpos grasos. En Zacualtipán no hubo diferencia a través de los meses en la masa de los cuerpos grasos (Kruskal-Wallis: $H = 18.65$, $P = 0.067$, Fig. 6B), mientras que en Tizayuca se encontró una diferencia a través de los meses en la masa de los cuerpos grasos (Kruskal-Wallis: $H = 26.92$, $P = 0.0047$, Fig. 6E). No se encontró diferencia estadísticamente significativa del cuerpo graso entre las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 1201$, $Z = 0.96$, $P = 0.33$).

El hígado estuvo relacionado con la LHC en ambas poblaciones (Zacualtipán: $r^2 = 0.29$, $P < 0.0001$; Tizayuca: $r^2 = 0.53$, $P < 0.0001$). En Zacualtipán no se encontró diferencia a través de los meses en la masa del hígado (Kruskal-Wallis $H = 14.19$, $P = 0.22$, Fig. 6C). En contraste, en Tizayuca se reveló diferencia a través de los meses en la masa del hígado (Kruskal-Wallis $H = 23.51$, $P = 0.015$, Fig. 6F). Una prueba de t de Student mostró diferencia significativa del hígado entre las dos poblaciones ($t < 0.0001$, $P = 1$). El ciclo del

cuerpo graso e hígado está representado por la gráfica de los residuales de la regresión para ambas poblaciones (Fig. 6).

Los machos en la población de Zacualtipán empezaron la recrudescencia en marzo y alcanzaron el máximo tamaño en abril-agosto (Fig. 6A), seguido por una regresión de la masa testicular en septiembre; en contraste, los machos de Tizayuca empezaron la recrudescencia en noviembre, alcanzan el máximo tamaño durante diciembre-septiembre, seguido por una regresión de la masa testicular en octubre (Fig. 6D).

La regresión múltiple reveló una relación significativa entre la masa testicular y la precipitación en la población de Zacualtipán (todo el modelo: $r^2 = 0.6$, $P = 0.048$; temperatura: $P = 0.58$; precipitación: $P = 0.01$; fotoperiodo: $P = 0.07$); en contraste, en la población de Tizayuca la regresión múltiple no reveló relación significativa entre la masa testicular y las tres variables ambientales (todo el modelo: $r^2 = 0.1$, $P = 0.82$; temperatura: $P = 0.79$; precipitación: $P = 0.74$; fotoperiodo: $P = 0.98$).

b) Ciclo reproductor de las hembras

En la población de Zacualtipán, las hembras sexualmente maduras oscilaron en talla de 44.2 - 73.6 mm en LHC (61.2 ± 6.6 mm); así la madurez sexual parece ser alcanzada a una LHC de 44.2 mm. En Tizayuca, las hembras sexualmente maduras oscilaron en tamaño de 48.8-75.6 mm en LHC (62.9 ± 5.9 mm); así la madurez sexual parece ser alcanzada a una LHC de 48.8 mm.

No se presentó relación de la masa gonádica y la LHC para ambas poblaciones (Zacualtipán: $r^2 = 0.0003$, $P = 0.89$; Tizayuca: $r^2 = 0.014$, $P = 0.38$). La población de Zacualtipán mostró un efecto significativo en la masa gonádica a través de los meses (Kruskal-Wallis $H = 37.06$, $P = 0.0001$, Fig. 7A), mientras que la población de Tizayuca no mostró diferencias estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis $H = 16.07$, $P = 0.13$, Fig. 7D). No se encontró diferencia entre la masa gonádica de las hembras de las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 1495$, $Z = 0.72$, $P = 0.47$).

En cuanto al cuerpo graso, tampoco se observó una relación con la LHC en ambas poblaciones (Zacualtipán: $r^2 = 0.035$, $P = 0.15$; Tizayuca: $r^2 = 0.001$, $P = 0.8$). En la población de Zacualtipán, los cuerpos grasos no revelaron diferencia significativa a través de los meses (Kruskal-Wallis $H = 14.73$, $P = 0.19$, Fig. 7B). En la población de Tizayuca,

la prueba de Kruskal-Wallis reveló un efecto del mes en el cuerpo graso ($H = 22.93$, $P = 0.018$, Fig. 7E). Se presentó una diferencia significativa entre el cuerpo graso de las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 1250$, $Z = 2.11$, $P = 0.034$).

Se encontró una relación entre el hígado y la LHC en ambas poblaciones (Zacualtipán: $r^2 = 0.15$, $P = 0.001$; Tizayuca: $r^2 = 0.15$, $P = 0.002$). En Zacualtipán, se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre los meses y el peso del hígado (Kruskal-Wallis $H = 22.85$, $P = 0.018$, Fig. 7C). En Tizayuca, la prueba de Kruskal-Wallis no encontró efecto del mes en el hígado ($H = 12.46$, $P = 0.33$, Fig. 7F). No se encontró diferencia significativa entre la masa total del hígado de las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 1550$, $Z = 0.4$, $P = 0.68$).

En ambas poblaciones, los ciclos de la masa gonádica y del cuerpo graso son representados por sus valores inalterados (Fig. 7). Se removió el efecto del tamaño de las hembras por el uso de los residuales de la regresión para describir el ciclo del hígado para la población de Tizayuca (Fig. 7F); no obstante, para la población de Zacualtipán, se representan los valores inalterados del hígado (Fig. 7C).

La regresión múltiple reveló una relación significativa entre la masa gonádica y las variables ambientales en la población de Zacualtipán (todo el modelo: $r^2 = 0.64$, $P = 0.032$; temperatura: $P = 0.08$; precipitación: $P = 0.32$; fotoperiodo: $P = 0.056$); en contraste, en la población de Tizayuca, la masa gonádica no estuvo correlacionada con ninguno de los factores ambientales (todo el modelo: $r^2 = 0.25$, $P = 0.48$; temperatura: $P = 0.29$; precipitación: $P = 0.4$; fotoperiodo: $P = 0.29$).

En la población de Zacualtipán, las hembras con folículos vitelogénicos fueron observadas en agosto (5/5 hembras, 100%) y septiembre (2/4 hembras, 50%). El desarrollo embrionario fue observado en septiembre (2/5 hembras, 50%), octubre (5/5 hembras, 100%), noviembre (5/5 hembras, 100%), diciembre (5/5 hembras, 100%), enero (6/6 hembras, 100%), febrero (5/5 hembras, 100%) y marzo (1/5 hembras, 20%). En contraste, en la población de Tizayuca las hembras con folículos vitelogénicos fueron encontradas en diciembre (1/6 hembras, 16.6%), enero (1/5 hembras, 20%), febrero (2/5 hembras, 40%), abril (1/5 hembras, 20%) y julio (1/4 hembras, 25%). Las hembras con embriones fueron observadas en todos los meses del año, excepto en enero (marzo: 1/4 hembras, 25%; abril: 2/5 hembras, 40%; mayo: 2/4 hembras, 50%; junio: 3/5 hembras, 60%; julio: 3/4 hembras,

75%; agosto: 3/3 hembras, 100%; septiembre: 3/5 hembras, 60%; octubre: 3/4 hembras, 75%; noviembre: 2/5 hembras, 40%; diciembre: 3/6 hembras, 50%; febrero: 1/5 hembras, 20%).

El número de folículos vitelogénicos (Zacualtipán: 6.6 ± 1.4 , rango 4 - 8, $n = 7$; Tizayuca: 5.3 ± 0.8 , rango 4 - 6, $n = 6$) no difirió entre las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 8.5$, $P = 0.076$). El número de folículos vitelogénicos no mostró diferencia significativa del número de embriones en Zacualtipán (6.9 ± 2.2 , rango 3 - 12, $n = 29$; Mann-Whitney $U = 93.5$, $P = 0.76$) o Tizayuca (5 ± 1.6 , rango 2 - 8, $n = 26$; Mann-Whitney $U = 64.5$, $P = 0.52$). Así, el número de embriones fue usado para estimar el tamaño de la camada.

Tamaño de la camada

La media del tamaño de la camada difiere entre las dos poblaciones (Mann-Whitney $U = 183.5$, $P = 0.001$). Específicamente, el tamaño de la camada en Zacualtipán (7 ± 1.4 , rango 3 - 12, $n = 29$) fue más grande que en Tizayuca (5 ± 1.6 , rango 2 - 8, $n = 26$). El tamaño de la camada estuvo correlacionado significativamente con la LHC de las hembras en las dos poblaciones (Zacualtipán: $r = 0.819$, $P < 0.0001$; Tizayuca: $r = 0.818$, $P < 0.0001$).

Tabla 1. Estadísticas descriptivas de las características morfológicas de machos y hembras de *Sceloporus grammicus* de Zacualtipán y Tizayuca. Tamaño del cuerpo (LHC), antebrazo (AB), fémur (LF), largo (LC) y ancho (AC) de la cabeza. Las medias son dadas ± 1 DE.

	Zacualtipán		Tizayuca	
	M (N=50)	F (N=59)	M (N=54)	F (N=56)
LHC (mm)	62.2 \pm 5.6	61.1 \pm 6.5	65.6 \pm 7.1	62.8 \pm 5.9
Peso (g)	7.4 \pm 1.9	7.5 \pm 2.6	8.3 \pm 2.98	6.9 \pm 2.3
LC (mm)	11.5 \pm 2.0	10.8 \pm 1.7	11.7 \pm 1.3	10.9 \pm 1.7
AC (mm)	12.6 \pm 1.2	11.5 \pm 0.9	12.8 \pm 1.5	11.4 \pm 0.9
AB (mm)	13.1 \pm 1.4	12.5 \pm 1.6	13.4 \pm 1.8	12.4 \pm 1.4
LF (mm)	12.2 \pm 1.1	7.4 \pm 2.6	12.2 \pm 1.4	10.9 \pm 1.0

Tabla 2. Pruebas de t de Student y U de Mann-Whitney* de diferencias en las características morfológicas en adultos de *Sceloporus grammicus* de Zacualtipán y Tizayuca. A: Comparaciones entre machos y hembras de únicamente Zacualtipán; únicamente Tizayuca; y ambas poblaciones combinadas. B: Comparaciones entre machos de Zacualtipán y Tizayuca; hembras de Zacualtipán y Tizayuca. Tamaño del cuerpo (LHC), antebrazo (AB), fémur (LF), largo (LC) y ancho (AC) de la cabeza.

A.									
Característica	M/H (Zacualtipán)			M/H (Tizayuca)			M/H (Combinados)		
	Estadístico	P	Decisión	Estadístico	P	Decisión	Estadístico	P	Decisión
LHC (mm)	$t = 0.94$	0.34		$t = 2.24$	0.027		$t = 2.34$	0.02	
Residuales LC (mm)*	$Z = 0.1$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 0.95$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 0.64$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia
Residuales AC (mm)	$t < 0.0001$	1		$t < 0.0001$	0.99		$t < 0.0001$	1	
Residuales AB (mm)*	$Z = 0.36$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 1.31$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 1.18$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia
Residuales LF (mm)	$t < 0.0001$	1		$t < 0.0001$	1		$t < 0.0001$	1	

B.						
Característica	M/M			H/H		
	Estadístico	P	Decisión	Estadístico	P	Decisión
LHC (mm)	$t = -2.65$	0.009		$t = -1.43$	0.15	
Residuales LC (mm)*	$Z = 0.87$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 0.008$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia
Residuales AC (mm)	$t < 0.0001$	1		$t < 0.0001$	0.99	
Residuales AB (mm)*	$Z = 1.08$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia	$Z = 0.22$	$Z_{0.5(2)} = 1.96$	No existe diferencia
Residuales LF (mm)	$t < 0.0001$	1		$t < 0.0001$	1	

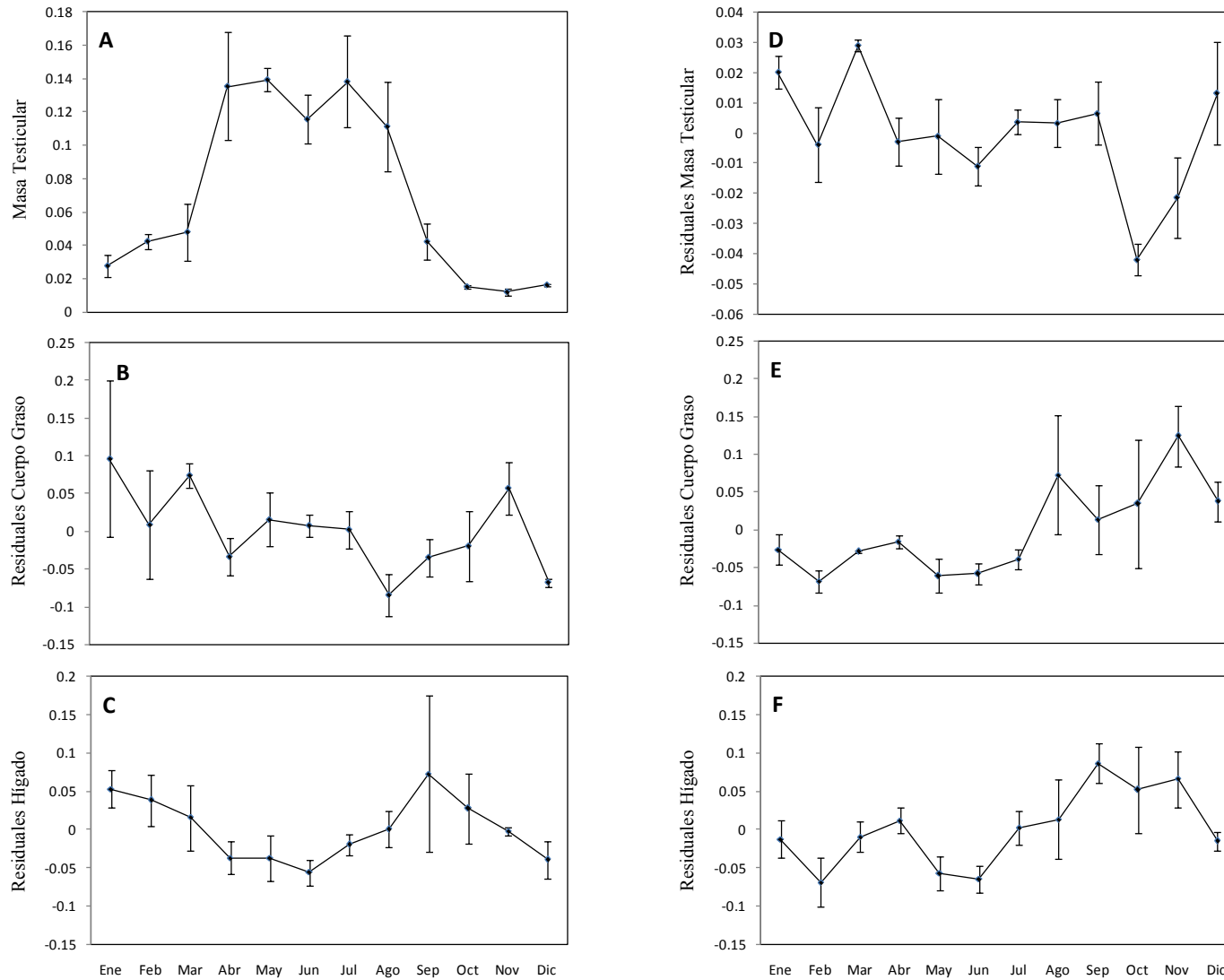


Figura 6. Variación mensual en la masa de las gónadas, cuerpos grasos e hígado en machos de *Sceloporus grammicus* de Zacualtipán (A-C) y Tizayuca (D-F), Hidalgo, México. Las medias son dadas \pm ES.

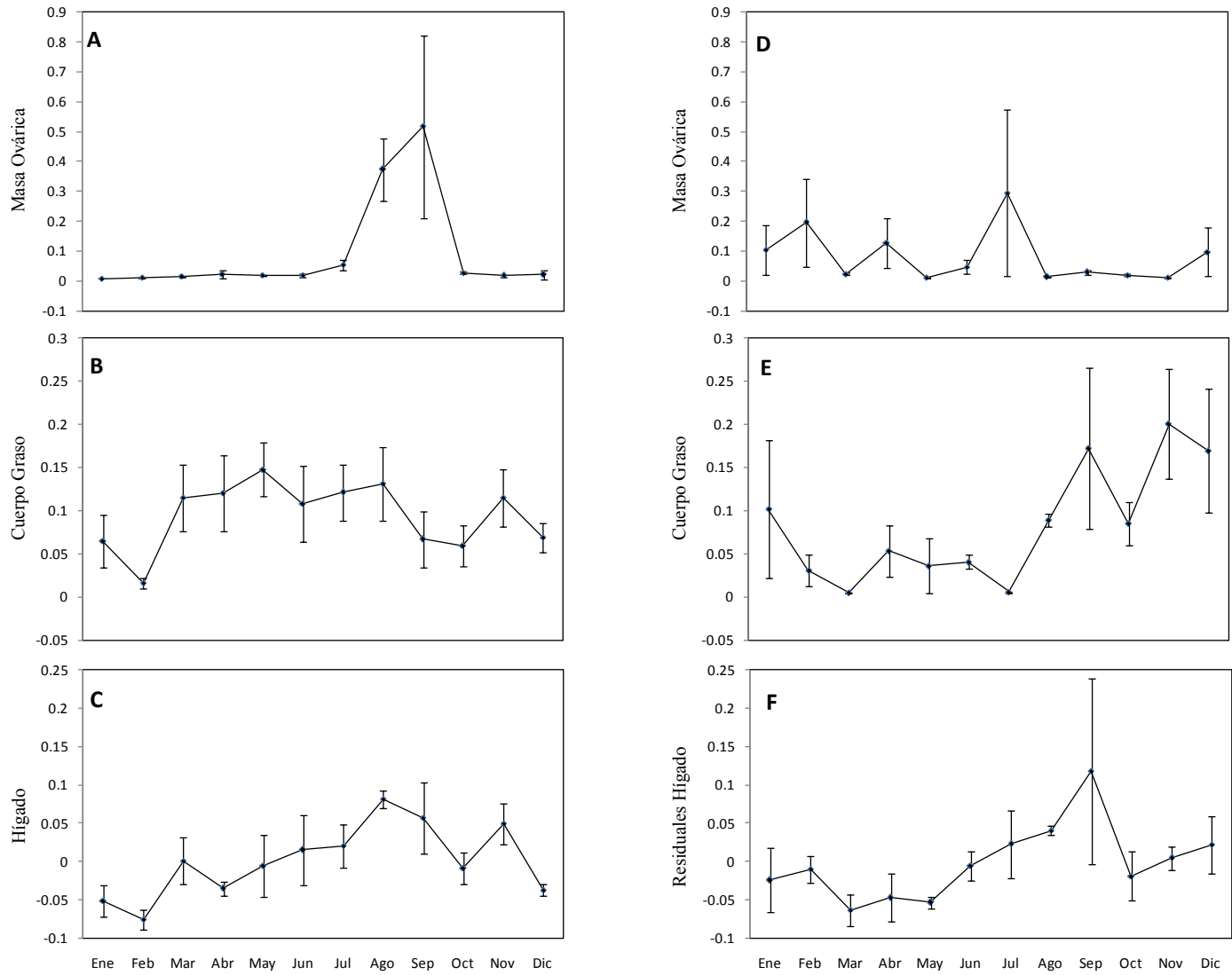


Figura 7. Variación mensual en la masa de los ovarios, cuerpos grasos e hígado en hembras de *Sceloporus grammicus* de Zacualtipán (A-C) y Tizayuca (D-F), Hidalgo, México. Las medias son dadas \pm ES.

II. Análisis microscópico

Aspectos generales de la estructura del testículo

Los testículos son ovoides y pareados, se localizan en la cavidad abdominal sostenidos a la pared dorsal del cuerpo por el mesorquio. Los testículos se encuentran envueltos por una capa de tejido conjuntivo fibroso (túnica albugínea) que contiene vasos sanguíneos (Fig. 8). De la túnica albugínea parten las trabéculas, éstas consisten de tejido conjuntivo laxo con vasos sanguíneos, células de Leydig y fibras nerviosas (Fig. 12A). Entre las trabéculas se encuentran los túbulos seminíferos, éstos son constituidos por el epitelio germinal, en el cual se hallan células de Sertoli y células germinales en diferentes estadios de desarrollo de la espermatogénesis (Fig. 8-17). Las células de Sertoli tienen forma piramidal, su núcleo es de forma ovalada o triangular (Fig. 10A-B, 11A-B), se encuentran descansando en la membrana basal del epitelio germinal y su citoplasma apical se extiende hacia la luz del túbulo seminífero.

Características del epidídimo

El epidídimo es un conducto contorneado, rodeado por una capa de tejido conjuntivo (túnica albugínea), a través del cual pasan los espermatozoides hacia el conducto deferente (Fig. 8A-B). El epidídimo está limitado en su interior por epitelio simple. Se pueden reconocer dos tipos de conductos: los conductillos epididimarios (Fig. 8B, 10C, 11C, 13C, 15A-B, 16C y 17C) y los conductos epididimarios (Fig. 8B, 10D, 11D, 13D, 15C-D, 16D y 17D).

Los conductillos epididimarios son de diámetro pequeño ($92.57 \pm 12.67 \mu\text{m}$, $n = 5$), su epitelio es cúbico con largas microvellosidades (Fig. 13C). Los conductos epididimarios son de mayor talla que los conductillos (Fig. 8B, 15A), están formados por epitelio columnar muy alto ($163.31 \pm 17.33 \mu\text{m}$, $n = 5$), con células de núcleo esférico en posición basal y citoplasma que se extiende hacia la luz del tubo (Fig. 15C-D), y contiene abundantes gránulos de secreción, relacionados con la actividad secretora de estas células de acuerdo con la actividad reproductora.

Ciclo espermatogénico

Los estadios de la actividad espermatogénica en los machos adultos procesados en esta investigación están listados en la Tabla 3, corresponden a la clasificación de Mayhew y Wright (1970) y se ilustran en las Figuras 10 a 17.

Tabla 3. Estadios del ciclo espermatogénico anual de lagartijas adultas de *Sceloporus grammicus* de acuerdo a la clasificación de Mayhew y Wright (1970).

Estadio	Condición espermatogénica
1	División de espermatogonias sin el desarrollo de un lumen
2	Presencia de espermatocitos primarios en el margen luminal
3	Espermatocitos secundarios en el margen luminal
4	Espermátidas tempranas en el margen luminal
5	Espermátidas en metamorfosis en el margen luminal
6	Espermatozoides en el lumen
7	Regresión temprana - Escombros de células en el lumen
8	Regresión completa - No hay división celular, no hay lumen

Estadio 1. Los túbulos seminíferos contienen espermatogonias, las cuales se encuentran en la base del epitelio seminífero y con frecuencia se les encuentra en mitosis, esto ocurre sin el desarrollo de un lumen (Fig. 10A). Usualmente en este estadio se observan los núcleos de las células de Sertoli, éstos están adyacentes a la membrana basal y distribuidos irregularmente. Entre las células de Sertoli se sitúan espermatogonias alrededor de la periferia del túbulo (Fig. 10A-B). Se pueden encontrar algunos espermatocitos primarios en la porción central del túbulo, son más grandes que las espermatogonias y sus núcleos muestran estadios de la profase I del proceso meiótico. Todos los túbulos del testículo son sincrónicos, es decir, muestran características similares, característica propia de los reptiles (Fig. 9). El epidídimo se observa vacío (Fig. 10D).

Estadio 2. Los túbulos seminíferos se caracterizan por la abundancia de espermatocitos primarios, el diámetro de los túbulos seminíferos incrementa ($134.82 \pm 14.63 \mu\text{m}$, $n = 9$) al igual que el volumen testicular. Aún no se aprecia luz en los túbulos seminíferos (Fig. 11).

Estadio 3. Este estadio no fue detectado debido a que es caracterizado por la abundancia de espermatoцитos secundarios en el margen luminal, éstos son más pequeños que los espermatoцитos primarios y son el resultado de la primera división de la meiosis, estas células rápidamente pasan a la segunda división de la meiosis transformándose en espermátidas, lo que dificulta su observación.

Estadio 4. La presencia de espermátidas tempranas en el margen luminal es característica de este estadio (Fig. 12). Las espermátidas tempranas son esféricas, más pequeñas que los espermatoцитos secundarios, son haploides y en ellas se inicia la espermiogénesis, proceso por el cual estas células se diferencian en espermatozoides. El epitelio seminífero incrementa notablemente su altura ($83.28 \pm 11.91 \mu\text{m}$, $n = 5$) y en consecuencia, el diámetro del túbulo seminífero ($145.82 \pm 33.02 \mu\text{m}$, $n = 5$).

Estadio 5. Los túbulos seminíferos en este estadio se caracterizan por la presencia de espermátidas en metamorfosis. Se abre la luz de los túbulos seminíferos y las espermátidas avanzadas se encuentran en el margen de este lumen (Fig. 13A-B). En este estadio no se observan espermatozoides. Otras células más tempranas de la línea germinal se pueden observar claramente, como lo descrito en los estadios anteriores. Los conductillos epididimarios conservan su diámetro y altura de las células (Fig. 13C), el diámetro de los conductos epididimarios y la altura de sus células incrementan notablemente (Fig. 13D). Las células columnares manifiestan un incremento de su citoplasma, por lo que éstas son muy altas.

Estadio 6. La abundancia de espermátidas y espermatozoides maduros en el lumen de los túbulos caracteriza a este estadio, (Fig. 14). El diámetro de los túbulos ($295.63 \pm 30.79 \mu\text{m}$, $n = 6$) y la altura del epitelio seminífero ($127.09 \pm 15.17 \mu\text{m}$, $n = 10$) alcanzan su máximo tamaño. Núcleos de células de Sertoli se pueden ver ocasionalmente alrededor de la periferia de los túbulos. En la Fig. 15 se puede apreciar que el diámetro de los conductillos ($92.57 \pm 12.67 \mu\text{m}$, $n = 5$) y conductos epididimarios ($163.31 \pm 17.33 \mu\text{m}$, $n = 5$), así como la altura de las células columnares ($37.44 \pm 3.82 \mu\text{m}$, rango = 32-41.6 μm , $n = 8$) alcanzan su máximo tamaño. Los conductos epididimarios se observan completamente llenos de espermatozoides (Fig. 15A, C, D).

Estadio 7. En este estadio el testículo entra en regresión temprana y se identifica por la reducción de la altura del epitelio seminífero y la presencia de residuos celulares en el lumen de los túbulos (Fig. 16A-B). Se observan espermátidas tempranas en menor número que en el estadio anterior (Fig. 16A). El epitelio seminífero empieza a reducirse ($76.99 \pm 17.97 \mu\text{m}$, $n = 8$) al igual que el diámetro de los túbulos seminíferos ($136.93 \pm 41.66 \mu\text{m}$, $n = 7$). Los conductillos y conductos epididimarios revelan características similares al estadio anterior, con masas de espermatozoides en la luz de los conductos epididimarios (Fig. 16D).

Estadio 8. La luz de los túbulos es muy pequeña o no está presente, el testículo ha entrado en regresión completa. Únicamente células de Sertoli y espermatogonias están presentes dentro de los túbulos (Fig. 17A-B), no se observan espermatogonias en división mitótica. El epitelio germinal se reduce drásticamente ($21.79 \pm 5.4 \mu\text{m}$, $n = 8$), así como el diámetro de los túbulos ($76.05 \pm 8.93 \mu\text{m}$, $n = 5$) y el volumen testicular. Los conductos epididimarios se observan vacíos, su diámetro ($38.49 \pm 7.16 \mu\text{m}$, $n = 5$) y la altura de las células columnares se reduce notablemente ($3.92 \pm 0.62 \mu\text{m}$, $n = 5$); éstas características son similares a las del estadio 1 (Fig. 17C, D).

Cambios histológicos del sistema reproductor de los machos durante el ciclo anual

Los cambios histológicos durante el ciclo reproductor se muestran en la Tabla 4. El ciclo espermatogénico en la población de Zacualtipán mostró una clara variación estacional. La recrudescencia temprana inició a partir de noviembre, las observaciones histológicas de los testículos revelaron la proliferación de espermatogonias (estadio 1, Fig. 10). La presencia de espermatoцитos primarios llenando los túbulos seminíferos ocurrió en los meses de febrero y marzo (estadio 2, Fig. 11). Solo durante el mes de abril se observaron ejemplares con la presencia de espermátidas tempranas en el margen luminal (estadio 4, Fig. 12). En el mes de junio se encontraron ejemplares en el estadio 5. La Fig. 13, muestra que los túbulos seminíferos en este estadio poseen espermátidas en espermiogénesis, el desarrollo de lumen es característico y en el margen de éste se encuentran espermátidas avanzadas. La máxima actividad espermatogénica (estadio 6, Fig. 14 y 15) se inició en abril y permaneció hasta septiembre. Células tempranas de la línea germinal y en cantidad muy abundante se pueden apreciar en este estadio, el epitelio

germinal incrementa considerablemente su altura, además se puede apreciar una gran cantidad de espermatozoides en la luz de los túbulos seminíferos y en los conductos deferentes. El estadio 7 (Fig. 16), o regresión temprana se observó en septiembre, y solo en este mes se encontraron organismos en esta condición. El estadio 8 se muestra en la Figura 17 y se observó en octubre, diciembre y enero. El epitelio germinal reduce a su mínimo tamaño, pueden apreciarse los núcleos de algunas células de Sertoli y no hay actividad mitótica en las espermatogonias.

En la población de Tizayuca el ciclo espermatogénico difirió considerablemente de la población de Zacualtipán. El análisis histológico indicó que los machos de *S. grammicus* exhiben actividad testicular a lo largo del año, con ejemplares encontrándose en el estadio 6 del ciclo espermatogénico en prácticamente todos los meses del año, excepto en agosto y febrero (Tabla 4). No se encontraron testículos que exhibieran recrudescencia temprana en ningún mes del año (estadios 1, 2, y 3). Espermátidas tempranas (estadio 4) fueron encontradas en septiembre y noviembre, mientras que ejemplares en el estadio 5 fueron observados en los meses de abril, mayo, julio, agosto, noviembre, enero y febrero. El estadio 7 se encontró en diversos meses a través del año (junio, agosto, octubre y febrero). Interesantemente no se encontraron ejemplares en completa regresión (estadio 8) en ninguno de los meses en esta población.

Tabla 4. Porcentaje de machos adultos de *Sceloporus grammicus* durante los estadios del ciclo espermatogénico.

Población	Estadio	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Zacualtipán	1	50											
	2		100	100								100	50
	3												
	4				50								
	5						50						
	6				50	100	50	100	100	50			
	7									50			
	8	50									100		50
Tizayuca	1												
	2												
	3												
	4									33.3		33.3	
	5	33.3	33.3		33.3	33.3		33.3	33.3			33.3	
	6	66.6		100	66.6	66.6	33.3	66.6		66.6	66.6	33.3	100
	7		66.6				66.6		66.6		33.3		
	8												

Aspectos generales de la estructura del ovario

El ovario de *S. grammicus* se encuentra suspendido a la pared dorsal de la cavidad abdominal por el mesovario, consiste de un epitelio simple, estroma y tejido germinal. El estroma (Fig. 18B), está compuesto por tejido intersticial, incluye fibroblastos, fibras colágenas, melanocitos, cavidades linfáticas y vasos sanguíneos. El tejido germinal incluye dos nichos germinales, folículos en diferentes estadios de desarrollo, cuerpos lúteos y folículos atrésicos (Fig. 18A).

Los nichos germinales se encuentran en la superficie dorsal del ovario, contienen ovogonias y ovocitos en estadios tempranos de desarrollo mezclados con células epiteliales adyacentes al estroma ovárico (Fig. 18-20). Las ovogonias son de forma oval o esférica, su citoplasma es hialino y homogéneo, el núcleo es esférico u oval con cromatina granular (Fig. 19, 20A).

Morfología de la ovogénesis

Estadio 1. Los ovocitos primarios en los nichos germinales (Fig. 19, 20A) son esféricos u ovoides y un poco más grandes ($13.42 \pm 1.03 \mu\text{m}$, $n = 3$) que las ovogonias ($6.7 \pm 0.98 \mu\text{m}$, $n = 4$), poseen cromosomas fibrilares en estadios tempranos de la Profase I de la meiosis. La cromatina filamentosa es fácilmente distinguible en este estadio. El citoplasma del ovocito primario se tiñe ligeramente, similar a lo observado en las ovogonias. En el lado ventral de los nichos germinales, grupos de pequeñas células poseen núcleos ovalados con cromatina granular y un nucléolo (Fig. 19). Dichos núcleos son similares a los encontrados en las células foliculares en los folículos primordiales, por lo cual se sugiere que estos pequeños grupos de células son destinados a formar las células foliculares que rodean a los ovocitos.

Estadio 2. Los folículos primordiales se forman cuando los ovocitos dejan el nicho germinal y pasan al estroma (Fig. 20B), éstos son más grandes ($37 \pm 8.5 \mu\text{m}$, $n = 3$) que los ovocitos primarios. En este estadio ellos son rodeados por un epitelio folicular, llamado capa granulosa, la cual consiste de una sola capa de células cúbicas. Los folículos primordiales son ovalados, con un núcleo redondo y un nucléolo. El ovoplasma muestra pequeñas fibras y gránulos.

Estadio 3. Los ovocitos crecen a un diámetro promedio de $98.99 \pm 4.71 \mu\text{m}$ ($n = 5$), poseen un núcleo esférico u ovalado con cromosomas plumosos (Fig. 20C-D). Cerca del núcleo se observan gránulos densos, los cuales corresponden al núcleo vitelino. La granulosa consiste de células pequeñas e intermedias con forma ovoide.

Estadio 4. El ovocito previtelogénico continúa creciendo en este estadio ($647.91 \pm 45.35 \mu\text{m}$, $n = 20$). El núcleo tiene cromosomas plumosos y el nucléolo se multiplica, formando numerosos nucléolos (Fig. 21A-B). La zona central del ovoplasma tiene una apariencia irregular con algunos cuerpos densos (Fig. 21A). En contraste, la zona de la periferia del ovoplasma es homogénea. Conforme la ovogénesis progresa en este estadio, el ovoplasma presenta pequeñas vacuolas que se encuentran distribuidas irregularmente, las cuales incrementan en número hacia el centro del ovoplasma, donde son más grandes. La zona pelúcida se distingue claramente y es homogénea (Fig. 21A, C), su espesor es de $2.35 \pm 0.78 \mu\text{m}$ ($n = 3$). La granulosa es polimórfica conteniendo tres tipos de células: pequeñas, intermedias y piriformes (Fig. 21C), alcanza un espesor de $30.58 \pm 5.56 \mu\text{m}$ ($n = 3$). Las células pequeñas son más abundantes en la zona adyacente al ovocito, éstas y las células intermedias se asemejan a las descritas en el estadio anterior. Cada una de las células intermedias es ovalada, con un núcleo redondo y un nucléolo, su citoplasma es ligeramente granular. Las células piriformes son grandes, tienen núcleo grande, esférico, con uno o más nucléolos; el citoplasma posee gránulos y vacuolas. La teca contiene pequeños capilares y células secretoras esteroideogénicas; las cuales están aisladas o en pequeños grupos, estas células son ovoides o irregulares, tienen núcleo esférico y abundante citoplasma vacuolado.

Estadio 5. El crecimiento folicular continúa, el ovocito alcanza un diámetro promedio de $1100 \pm 143 \mu\text{m}$ ($n = 4$). Las vacuolas incrementan en tamaño y número en la periferia del ovoplasma antes del inicio de la vitelogénesis. En este estadio se inicia la vitelogénesis, se pueden observar varios gránulos pequeños y acidófilos en la periferia del ovoplasma (Fig. 22A). Conforme avanza la vitelogénesis en este estadio, el ovoplasma se llena de estos pequeños gránulos que se distribuyen en el centro y en la periferia del ovocito. No se aprecian cambios en la estructura de la granulosa y la zona pelúcida en comparación al estadio anterior. La teca consiste de fibroblastos, fibras colágenas y pequeños vasos sanguíneos.

Estadio 6. El ovocito exhibe rápido crecimiento con el depósito de vitelo en el ovoplasma y alcanza un diámetro promedio de 1.9 ± 0.209 mm ($n = 3$). Durante este estadio se puede apreciar una región con muchos gránulos en la periferia del ovoplasma (Fig. 28C-D). Los gránulos de vitelo que se encuentran cerca de la zona pelúcida son pequeños en comparación con aquellos que se encuentran en la zona central del ovoplasma (Fig. 28C-D). También se observa la formación de pequeñas gotas de grasa (23.33 ± 8.6 μ m, $n = 4$) distribuidas irregularmente en el ovoplasma del ovocito. La granulosa continúa teniendo tres tipos de células, en comparación al estadio anterior, ésta disminuye su espesor (29.6 ± 0.52 μ m, $n = 3$). La zona pelúcida incrementa un poco de espesor (4.7 ± 0.29 μ m, $n = 3$). En la teca interna se puede observar un ligero incremento de vasos sanguíneos, se pueden observar las células secretoras de la teca externa.

Estadio 7. El crecimiento del ovocito sigue siendo muy evidente, alcanzando un diámetro promedio de 2.5 ± 0.375 mm ($n = 3$), aumenta el número de pequeñas plaquetas vitelinas en la periferia del ovocito, parece apreciarse un patrón en donde conforme avanzan estas plaquetas hacia la región central del ovocito se fusionan (Fig. 22B-C). Las gotas de grasa incrementan de tamaño y en número, se pueden distinguir gotas medianas (69.99 ± 12.47 μ m, $n = 6$) en la periferia del ovoplasma y pequeñas (23.33 ± 8.6 μ m, $n = 4$) en la región central. Las células piriformes se reducen progresivamente a células ovoides; en consecuencia, la granulosa vuelve a ser una sola capa de células pequeñas y cúbicas (Fig. 22B-C). Los cambios en la estructura de la zona pelúcida (Fig. 22C) también se pueden apreciar, diferenciándose esta en una capa homogénea (banda hialina) y una capa estriada (zona radiada). La teca externa reduce de espesor y los vasos sanguíneos incrementan su densidad.

Estadio 8. Conforme la vitelogénesis avanza, los ovocitos siguen incrementando su tamaño a un diámetro promedio de 5.1 ± 0.714 mm ($n = 15$). Aumenta el número de plaquetas vitelinas en la periferia (Fig. 23C), se observa una fusión más evidente de estas plaquetas formando vitelo acidófilo e hialino. Las gotas de grasa que se encuentran en el ovocito, adyacentes a la zona pelúcida, incrementan a su máximo tamaño (286.66 ± 109.54 μ m, $n = 9$), en el centro del ovoplasma se observan gotas medianas (69.99 ± 12.47 μ m, $n = 6$) y chicas (23.33 ± 8.6 μ m, $n = 4$) distribuidas con irregularidad. Durante el avance de la vitelogénesis, la zona pelúcida posee un espesor de 4.71 ± 0.29 μ m ($n = 3$) y la granulosa

disminuye su espesor en relación al estadio anterior ($4.71 \pm 0.29 \mu\text{m}$, $n = 3$) (Fig. 23). La granulosa solo presenta una sola capa de células cúbicas y algunas aplanadas (Fig. 23C). En la teca se distingue incremento en su vascularización (Fig. 23C).

Estadio 9. El incremento del tamaño del ovocito continúa a un diámetro promedio de $7.1 \pm 0.568 \text{ mm}$ ($n = 6$). Gradualmente, la zona de la periferia del ovoplasma que contenía muchas y pequeñas plaquetas vitelinas se reduce, y grandes plaquetas vitelinas son vistas alrededor de la superficie interior adyacente a la zona pelúcida (Fig. 24D). Las gotas lipídicas reducen nuevamente su tamaño (medianas) en la periferia del ovoplasma y en el centro se encuentran pequeñas gotas que aumentan considerablemente en número. El ovoplasma se encuentra lleno de vitelo, en este se distingue el polo animal y el polo vegetal (Fig. 24A-B). La granulosa se reduce a una capa de células que son aplanadas (Fig. 24D). En la teca se sigue apreciando el tejido conjuntivo con alta vascularización.

Estadio 10. El patrón de distribución del vitelo, la morfología de la zona pelúcida, la granulosa y la teca son similares a lo descrito en el estadio anterior. Justo antes de la ovulación, el ovocito ha obtenido un diámetro promedio $8.5 \pm 0.0425 \text{ mm}$ ($n = 6$) (Fig. 25-26). En este estadio se observa el núcleo del ovocito desplazado hacia el polo animal (Fig. 26A-B). La principal diferencia que distingue al folículo en este estadio además del incremento de tamaño, es la cantidad mayor y tamaño muy pequeño ($87.34 \pm 36.31 \mu\text{m}$, $n = 4$) de todas las gotas de grasa entre el vitelo.

Cuerpo lúteo

Estadio 1. Los folículos postovulatorios (Fig. 27A) tienen una cavidad central irregular y una pared celular contraída después de la liberación del ovocito. La granulosa luteinizada incrementa en espesor y forma múltiples capas con células monomórficas irregulares con núcleo central y ovalado. Las capas de la teca invaden la masa lútea con delgados septos de tejido conjuntivo.

Estadio 2. La cavidad central rápidamente es ocupada por células de la granulosa luteinizada exhibiendo hipertrofia e hiperplasia (Fig. 27B). La pared folicular es compacta, por lo que el cuerpo lúteo es más compacto. En la periferia del cuerpo lúteo la teca es más fibrosa y vascularizada.

Estadio 3. El cuerpo lúteo reduce gradualmente su tamaño (Fig. 27C). El citoplasma de las células lúteas en hipertrofia es vacuolado y el núcleo es picnótico (núcleo retraído por condensación de la cromatina; Fig. 27D). Pequeñas trabéculas de tejido conjuntivo con capilares se mezclan con las células lúteas. En las capas de la teca se observa una extensa vascularización.

Estadio 4. Durante este estadio (Fig. 27E) se observan escasas células lúteas rodeadas de tejido conjuntivo. Las células lúteas son muy vacuoladas y de forma irregular, sus bordes son menos delineados que en los estadios anteriores. Los límites de la periferia del cuerpo lúteo son difusos y las capas de la teca no se pueden distinguir.

Atresia folicular

La atresia folicular se presentó tanto en folículos previtelogénicos (Fig. 28A-B) como en los vitelogénicos (Fig. 28C-D, 29), aunque ocurrió con mayor frecuencia en folículos previtelogénicos con granulosa estratificada antes (Fig. 28A) y durante la vacuolización del ovoplasma (Fig. 28B). Durante el inicio de la atresia folicular en los folículos previtelogénicos, la zona pelúcida se pliega e incrementa el número de las células en la granulosa (Fig. 28A). En ocasiones se distingue claramente una proliferación de la granulosa en un lado del ovocito que forma una invaginación donde las células piriformes son abundantes, indicando fagocitosis del ovocito por las células foliculares. Estas características se incrementan gradualmente conforme la atresia folicular avanza.

En los folículos vitelogénicos atrésicos (Fig. 28C-D, 29) se presenta una desorganización del ovoplasma, la zona pelúcida plegada se rompe en diversos lugares y la granulosa forma grandes pliegues. Algunas células de la granulosa migran hacia el centro del ovoplasma. La teca es muy vascularizada.

Cambios histológicos del sistema reproductor de las hembras durante el ciclo anual

Los cambios histológicos durante el ciclo reproductor de las hembras de Zacualtipán muestran al igual que en los machos una clara variación estacional. En el inicio del ciclo reproductor el ovario contiene pequeños folículos previtelogénicos (abril-junio, estadios 2, 3 y 4), los folículos atrésicos son comúnmente observados durante este tiempo. El estadio 5 de la ovogénesis se presenta en el mes de julio, en este estadio se inicia la vitelogénesis, cuando se observan varios gránulos pequeños de vitelo en la periferia del ovoplasma. En los meses de julio, agosto y septiembre ocurre el depósito del vitelo (estadios 6, 7, 8, 9 y 10), es evidente el gran incremento en tamaño de los folículos, cambios en la zona pelúcida, en la granulosa y la teca; la atresia folicular es menos frecuente que en la previtelogénesis. Cuando los folículos son ovulados (septiembre-octubre), el ovario contiene folículos previtelogénicos y cuerpos lúteos. El desarrollo embrionario ocurrió de septiembre a marzo. La morfología de los cuerpos lúteos depende del estadio de preñez o el tiempo transcurrido después de la ovulación. En marzo y abril (primavera), se encontraron hembras con cuerpos lúteos en estadio 4, esto es un indicador que esas hembras acababan de parir.

El examen histológico de los folículos ováricos durante el ciclo anual en las hembras de Tizayuca, reveló un patrón de actividad inusual, sin una sincronización entre las hembras de esta población. Al igual que en el análisis macroscópico, la vitelogénesis no fue restringida a una temporada del año. Folículos en la etapa 5 de la ovogénesis se identificaron en el mes de octubre, estadios de desarrollo más avanzados de la vitelogénesis se encontraron en abril, julio, diciembre, enero y febrero (estadios 7, 8 y 9). La atresia folicular fue observada con más frecuencia en folículos previtelogénicos que en vitelogénicos, de igual manera que en la población de Zacualtipán. Como se mencionó anteriormente en el análisis macroscópico, las hembras preñadas fueron encontradas a lo largo del año, excepto en el mes de enero, por lo tanto en esos organismos se encontraron cuerpos lúteos en diferentes estadios de desarrollo.

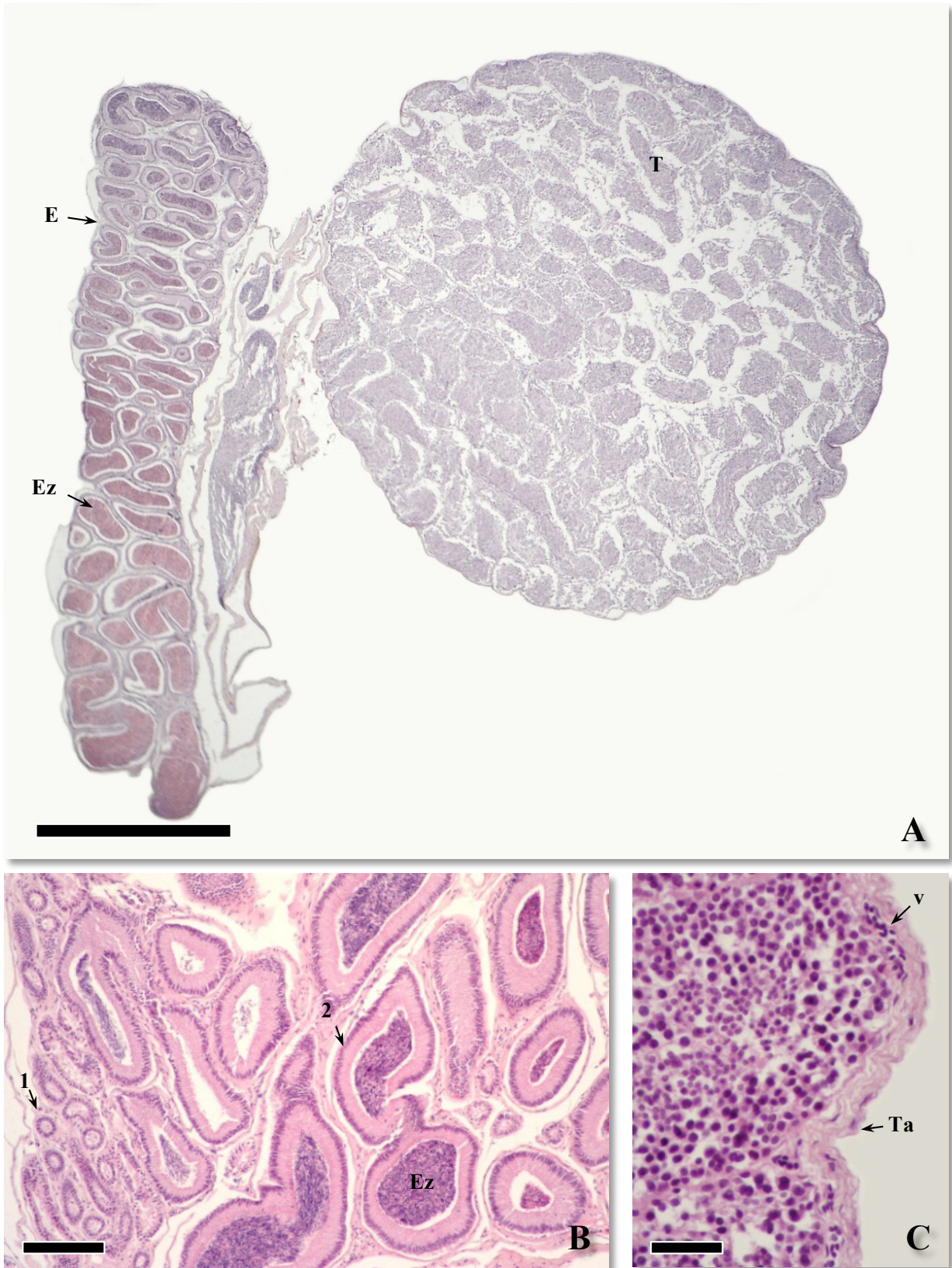


Figura 8. *Sceloporus grammicus*. **A:** Testículo (T) y epidídimo (E) en Estadio VI del ciclo espermatogénico. Los túbulos seminíferos (Ts) del testículo presentan su volumen más alto y el epidídimo se encuentra lleno de espermatozoides (Ez). Hematoxilina-Eosina (H-E), Barra = 220 mm. **B:** Epidídimo. Conductillos epididimarios (1) vacíos y conductos epididimarios (2) llenos de espermatozoides. H-E, Barra = 140 μ m. **C:** Estadio IV del ciclo espermatogénico. Los túbulos seminíferos son rodeados de la túnica albugínea (Ta), la cual está compuesta por tejido conjuntivo y vasos sanguíneos (v). H-E, Barra = 33 μ m.

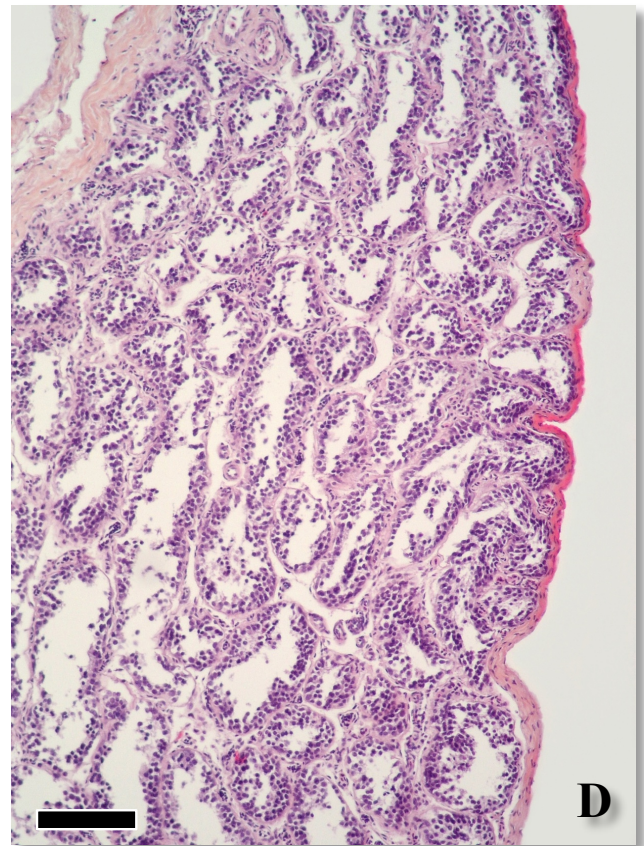
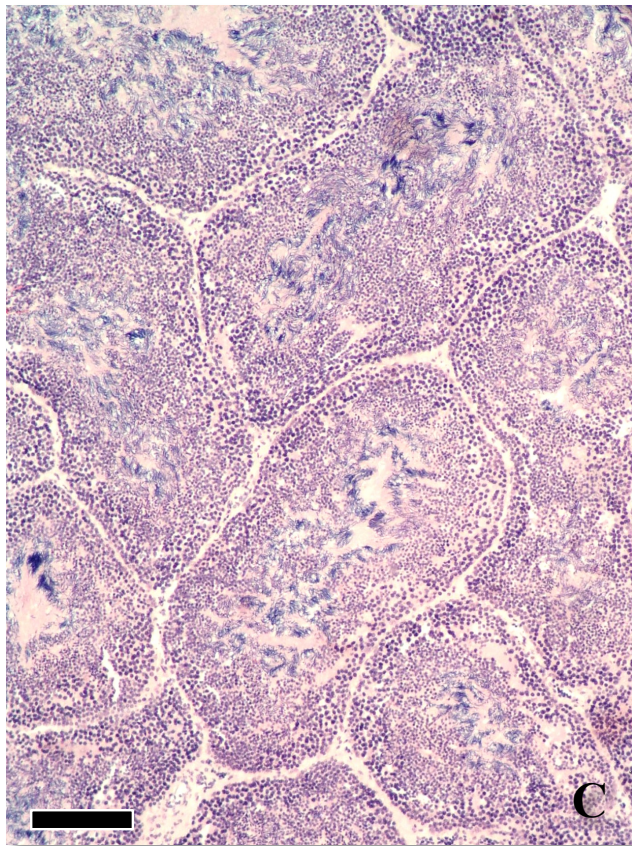
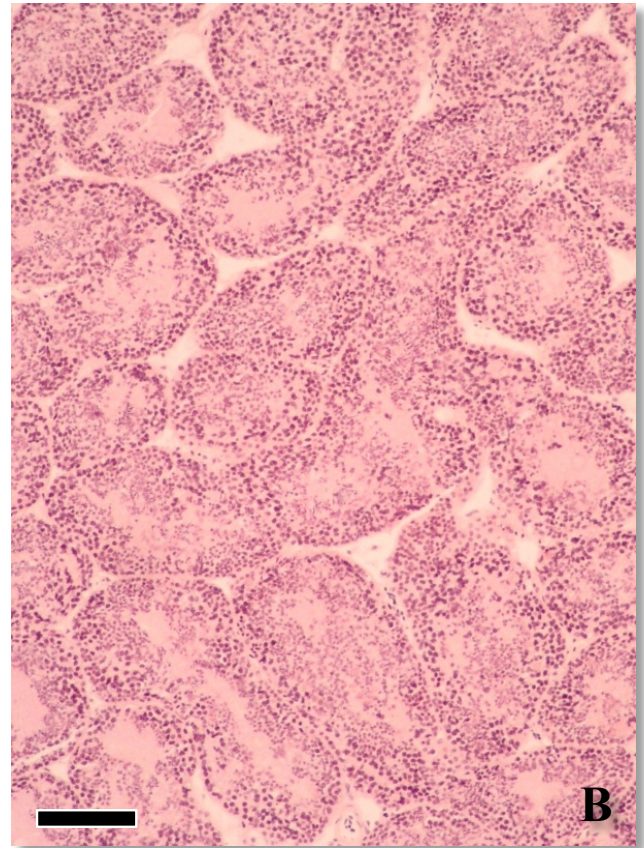
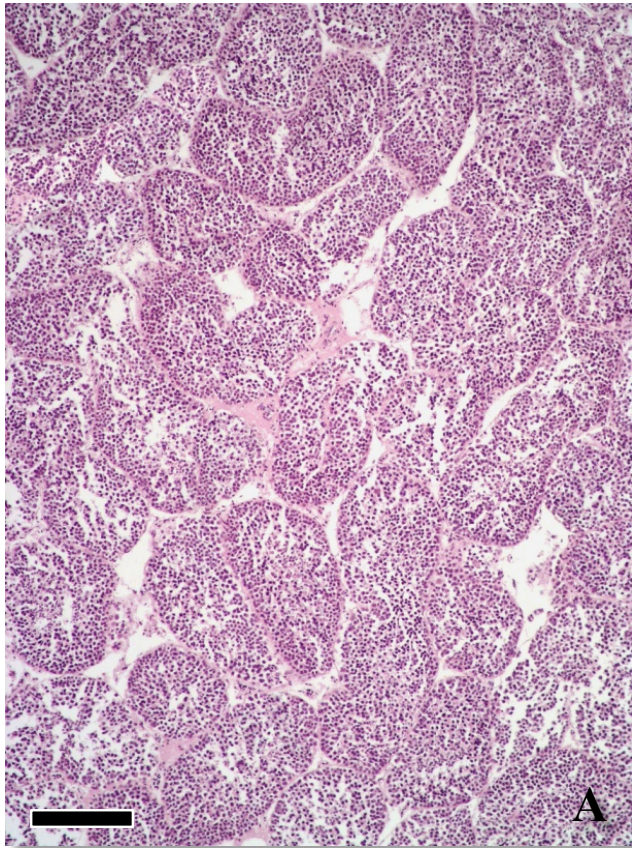


Figura 9. Secciones panorámicas del testículo de *Sceloporus grammicus* que muestran la sincronía en todos los túbulos seminíferos durante la espermatogénesis. **A:** Estadio IV. **B:** Estadio V. **C:** Estadio VI. **D:** Estadio VIII. H-E, Barras = 140 μ m.

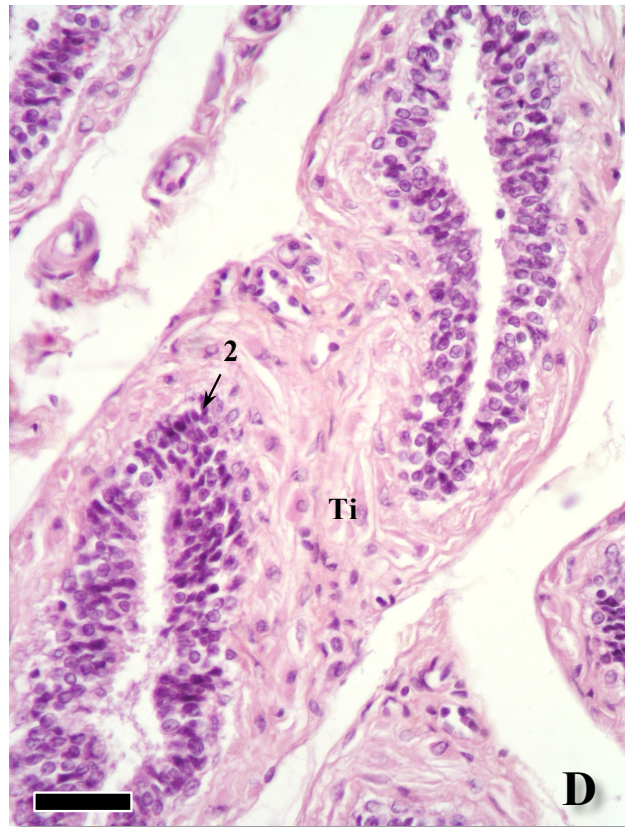
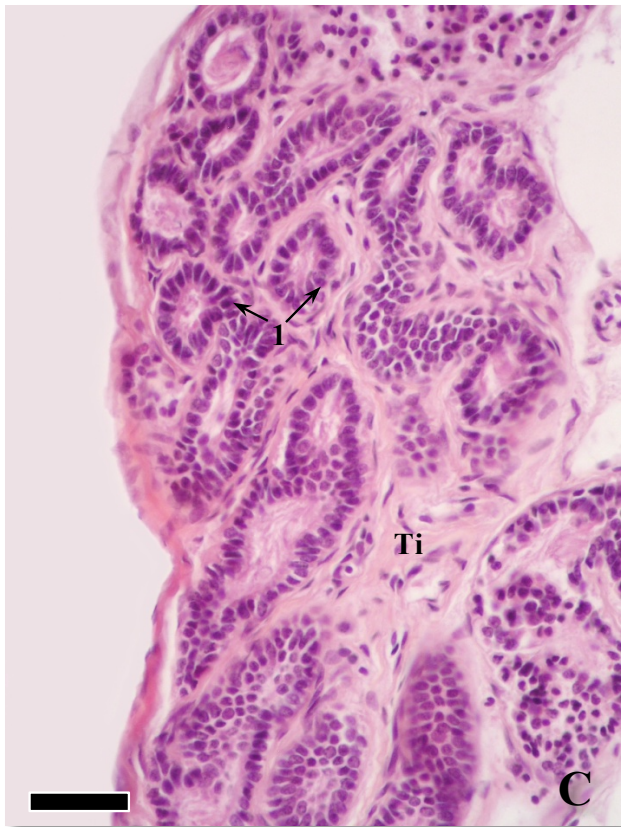
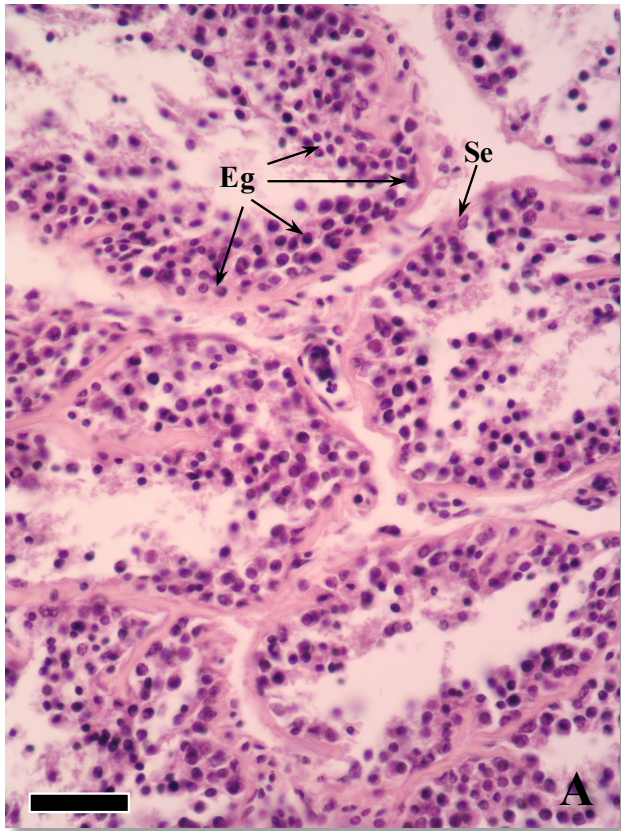


Figura 10. *Sceloporus grammicus* durante el Estadio I del ciclo espermatogénico. **A:** Los túbulos seminíferos contienen abundantes espermatogonias (Eg) y células de Sertoli (Se). H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 10A. El epitelio seminífero contiene espermatogonias en actividad mitótica (Egm). H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Epidídimo. Conductillos epididimarios (1) rodeados de tejido intersticial (Ti). H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Los conductos epididimarios (2) se encuentran vacíos. H-E, Barra = 33 μ m.

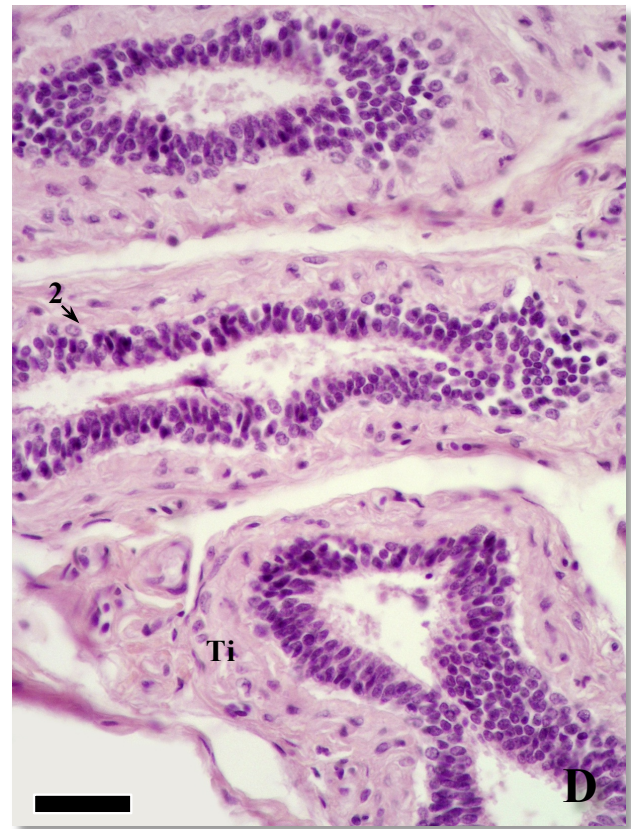
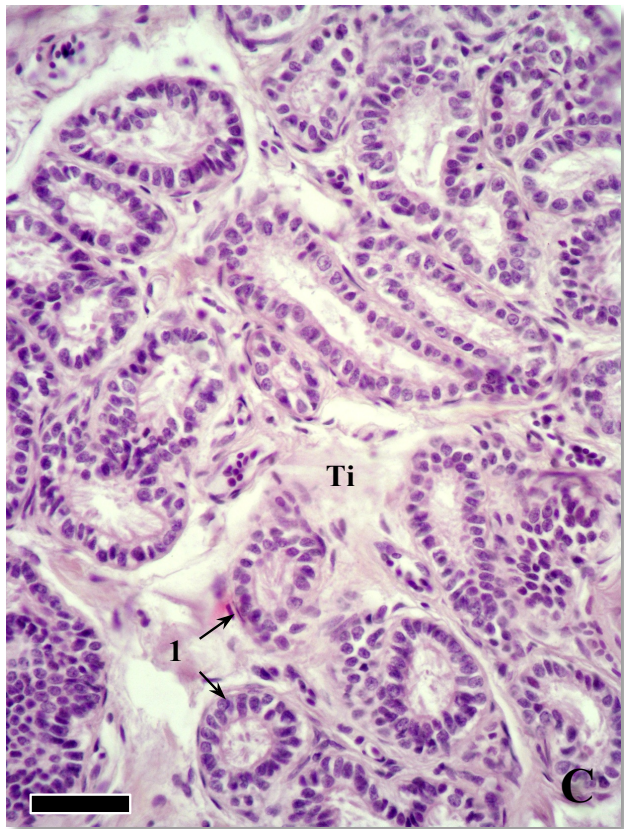
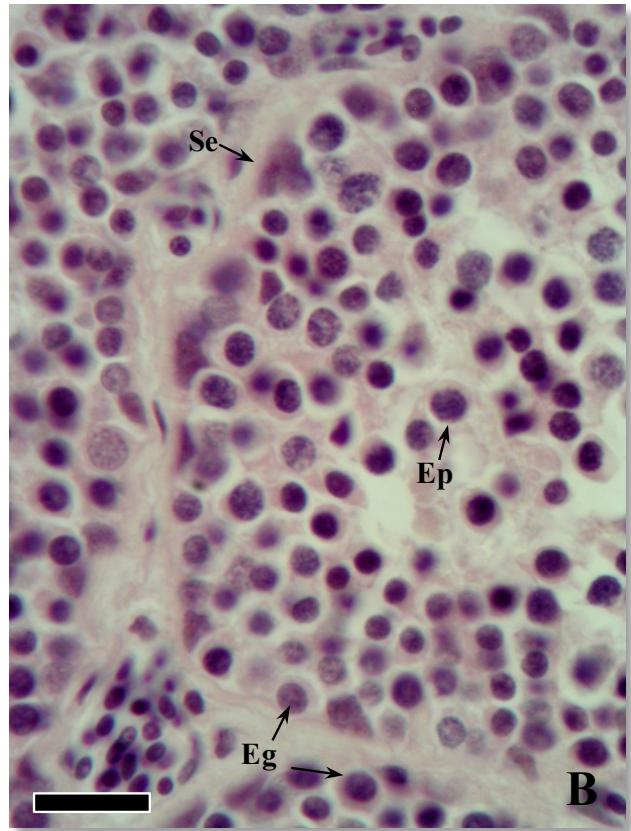


Figura 11. *Sceloporus grammicus* durante el Estadio II del ciclo espermatogénico. **A:** El epitelio seminífero contiene espermatogonias (Eg) en la membrana basal y espermatocitos primarios (Ep) en la porción central del túbulo seminífero. El lumen no está presente. Células de Sertoli (Se) y vasos sanguíneos (v). H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 11A. H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Conductillos epididimarios (1) rodeados de tejido intersticial (Ti). H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Conductos epididimarios vacíos (2). H-E, Barra = 33 μ m.

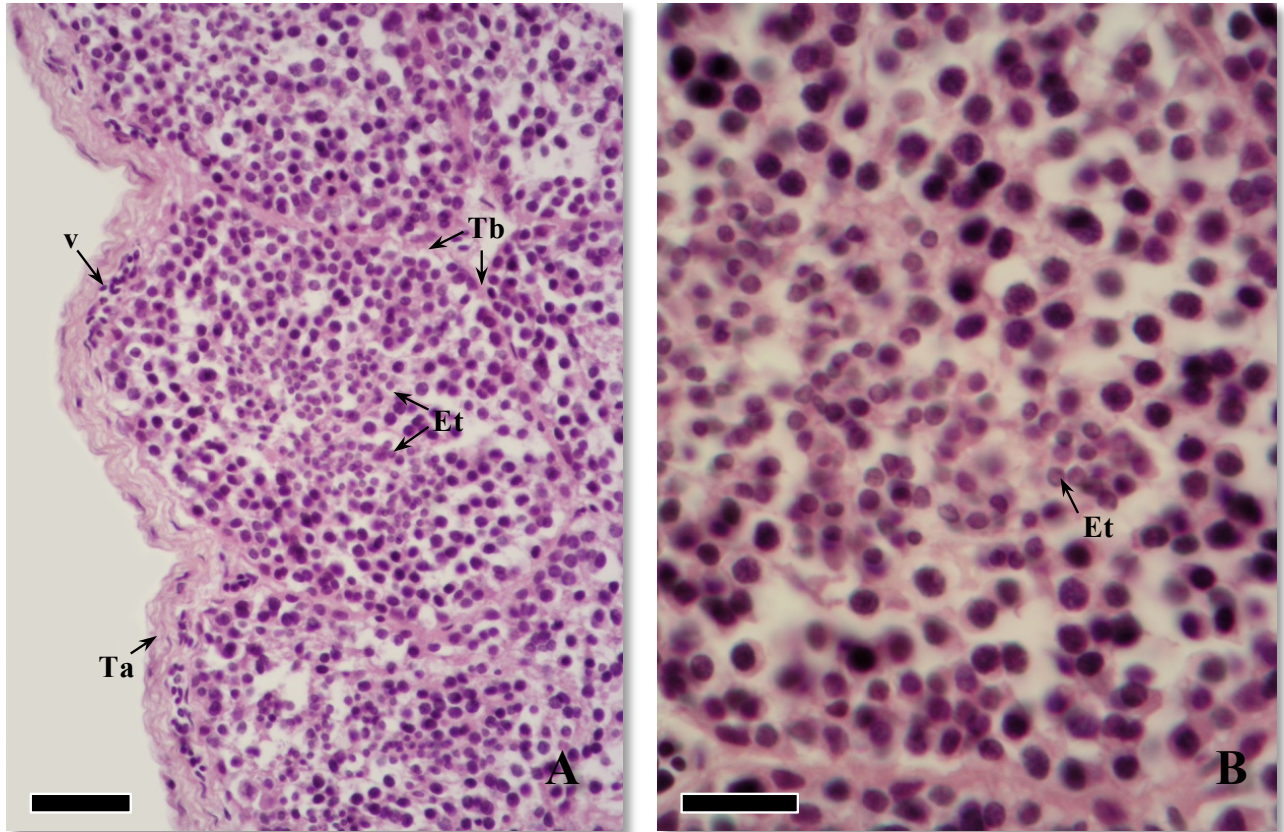


Figura 12. *Sceloporus grammicus* en Estadio IV del ciclo espermatogénico. **A:** Los túbulos seminíferos contienen espermátidas tempranas (Et) la región central de los túbulos seminíferos. Túnica albugínea (Ta), trabéculas (Tb), vasos sanguíneos (v). H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 12A. Espermátidas tempranas en la región central del túbulo seminífero. H-E, Barra = 16 μ m.

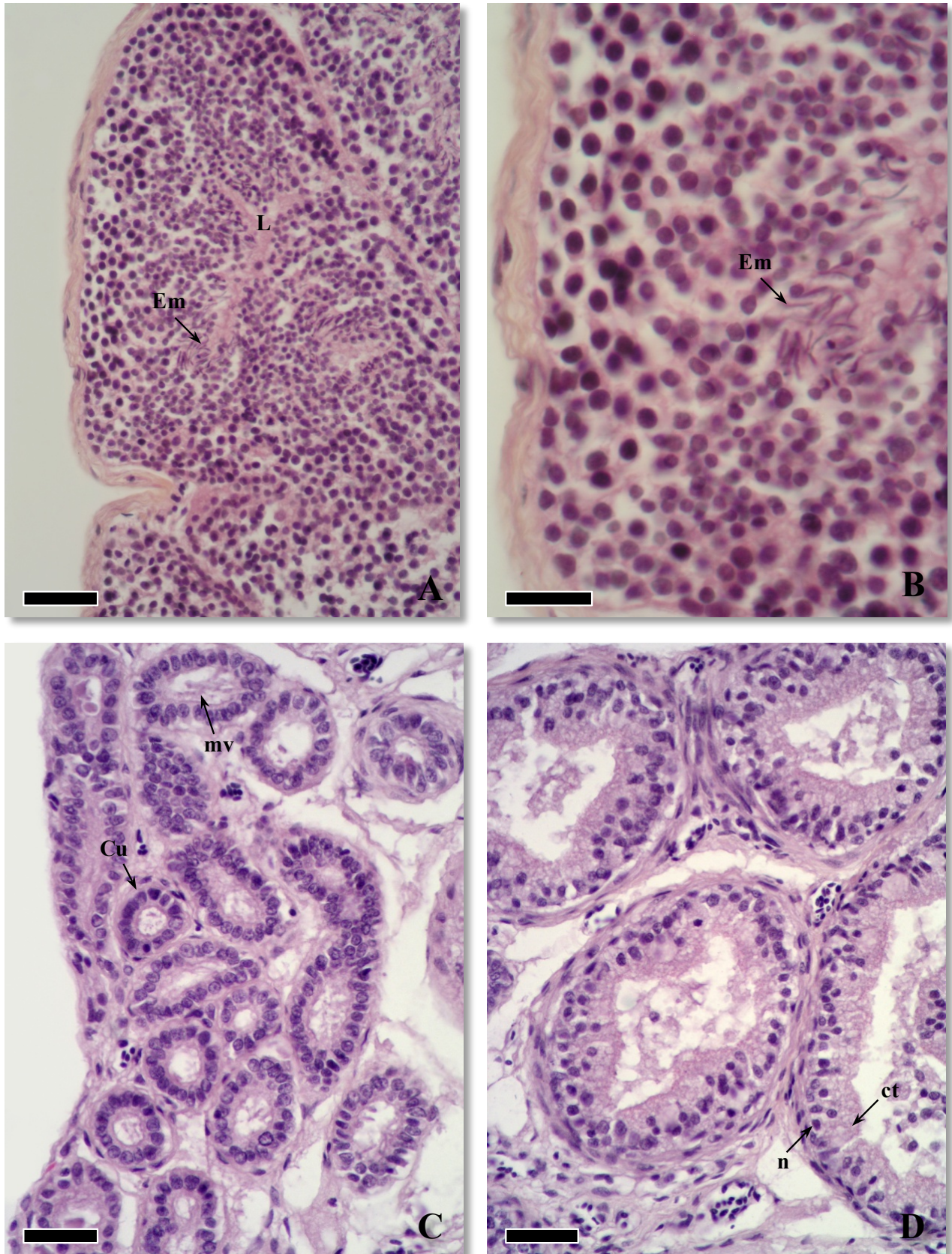


Figura 13. *Sceloporus grammicus*. Estadio V del ciclo espermatogénico. **A:** Túbulo seminífero con espermatidas en metamorfosis (Em) en el margen luminal (L). Túnica albugínea (Ta). H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 13A. H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Conductillos epididimarios formados por células cúbicas (Cu) y largas microvellosidades (mv). H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Conductos epididimarios formados por epitelio columnar, con células de núcleo (n) esférico en la base y citoplasma (ct) hacia la luz del túbulo. H-E, Barra = 33 μ m.

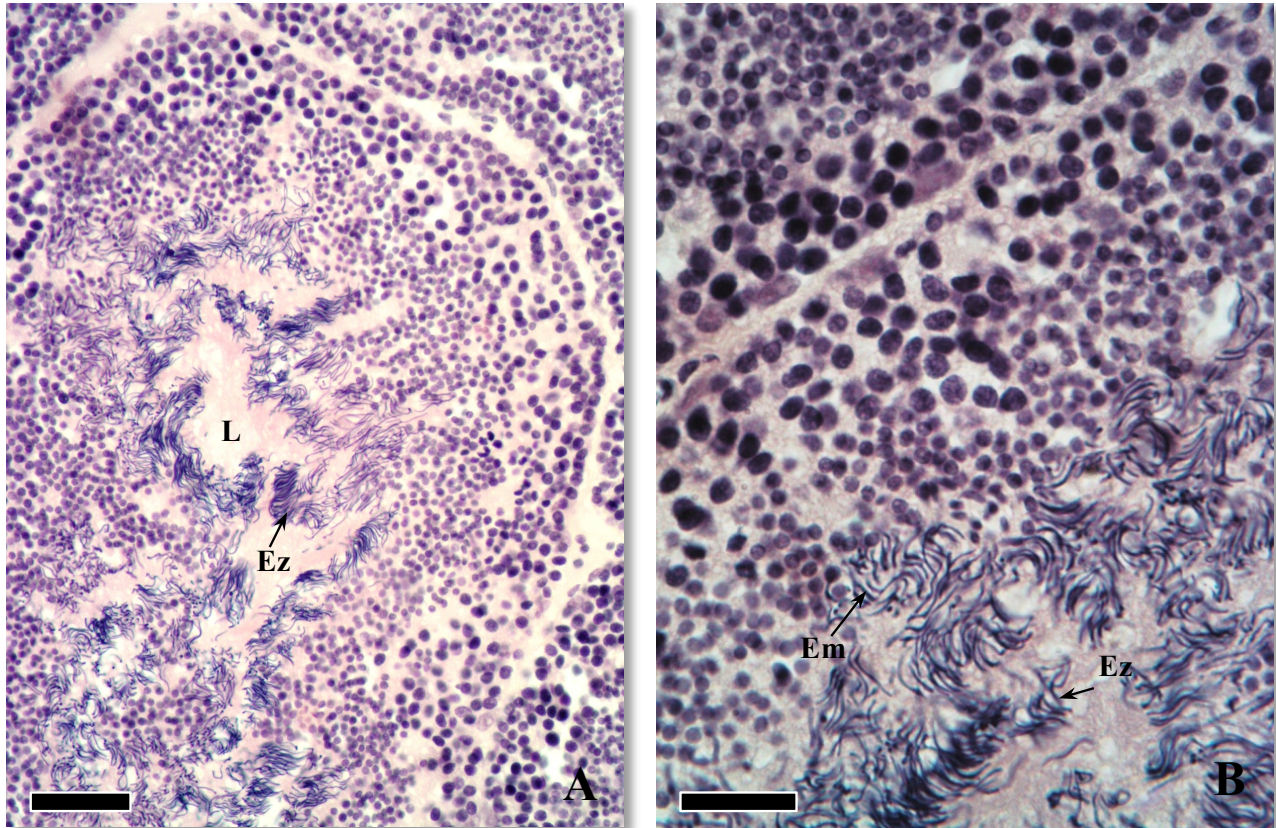


Figura 14. *Sceloporus grammicus*. Túbulos seminíferos durante el Estadio VI del ciclo espermatogénico. **A:** Abundantes espermatozoides (Ez) en la luz (L) de los túbulos. H-E, Barra = 33 μm . **B:** Detalles de la Fig. 14A. Abundantes cantidades de espermátidas en metamorfosis (Em) y espermatozoides durante espermiación son vistos en el margen luminal del túbulo. H-E, Barra = 16 μm .

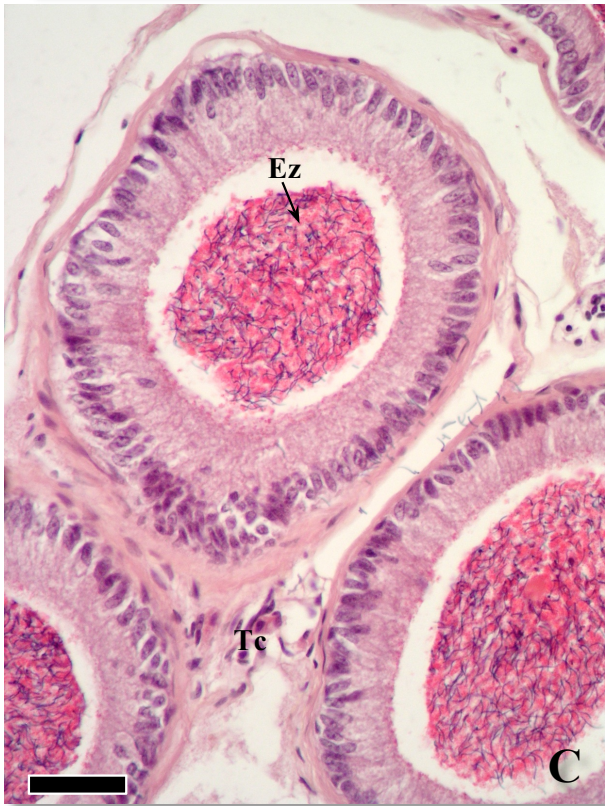


Figura 15. *Sceloporus grammicus*. Conductos deferentes en Estadio VI del ciclo espermatogénico. **A:** Epidídimo rodeado de una capa de tejido conjuntivo (Tc). Los conductillos epididimarios (1) no contienen espermatozoides y los conductos epididimarios (2) contienen abundantes espermatozoides. H-E, Barra = 330 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 15A. Las células epiteliales de los conductillos son cúbicas (Cu), se pueden apreciar largas microvellosidades (mv) en la zona apical. H-E, Barra = 33 μ m. **C:** Detalle de la Fig. 12A. Conductos epididimarios con abundantes espermatozoides (Ez). H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Detalle de la Fig. 15A. El epitelio columnar de los conductos alcanza su máximo tamaño, el citoplasma (ct) de las células columnares se extiende hacia la luz del conducto. Masa de espermatozoides maduros en la luz del conducto. H-E, Barra = 16 μ m.

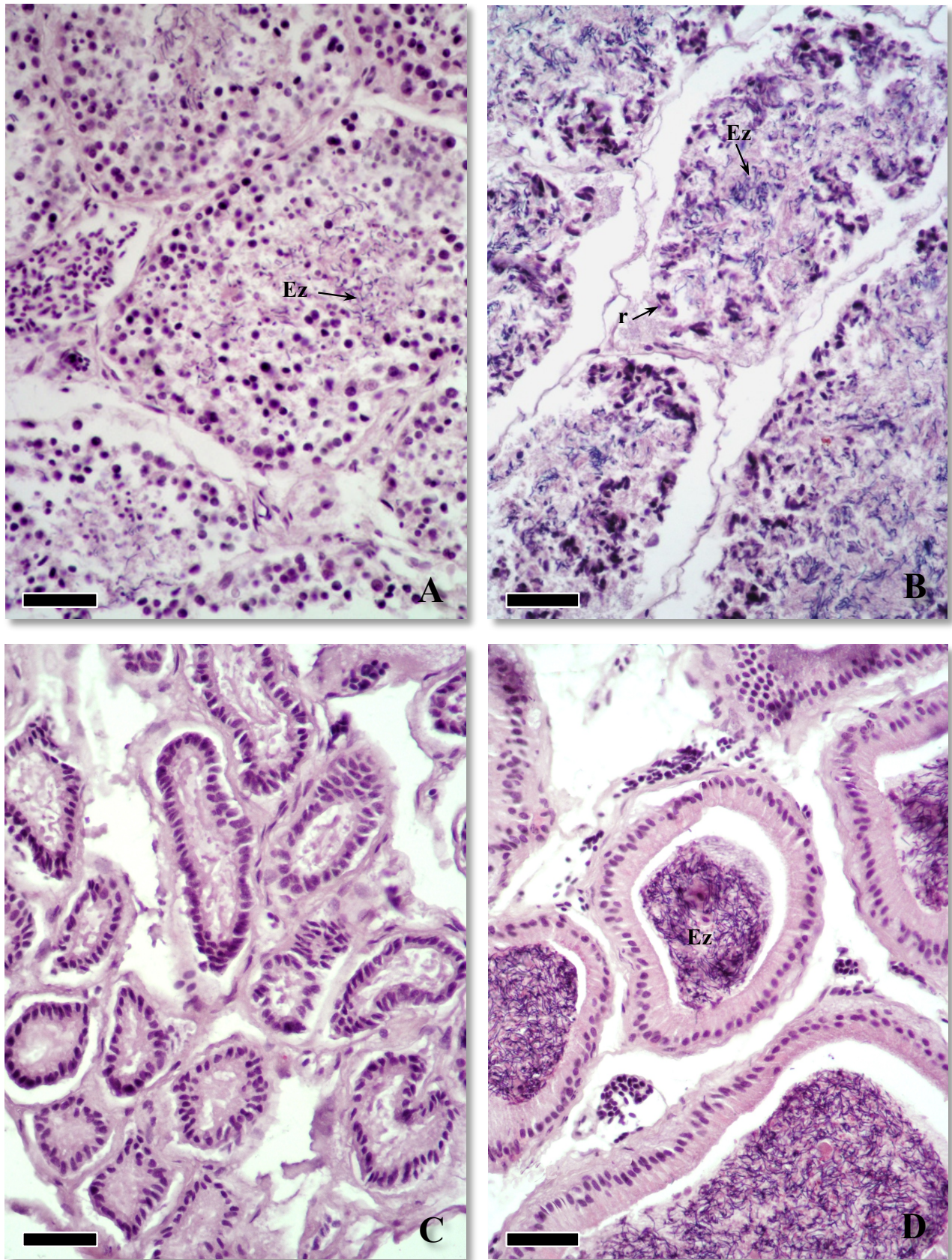


Figura 16. *Sceloporus grammicus*. Estadio VII del ciclo espermatogénico. **A, B:** Túbulos seminíferos en regresión temprana. La reducción del epitelio seminífero es evidente. Pocos espermatozoides (Ez) son vistos en el lumen y abundantes residuos celulares (r) se encuentran distribuidos irregularmente en los túbulos. H-E, Barras = 33 μ m. **C:** Los conductillos epididimarios muestran características similares al estadio anterior. H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Los conductos epididimarios poseen abundantes espermatozoides en la luz de los conductos. H-E, Barra = 33 μ m.

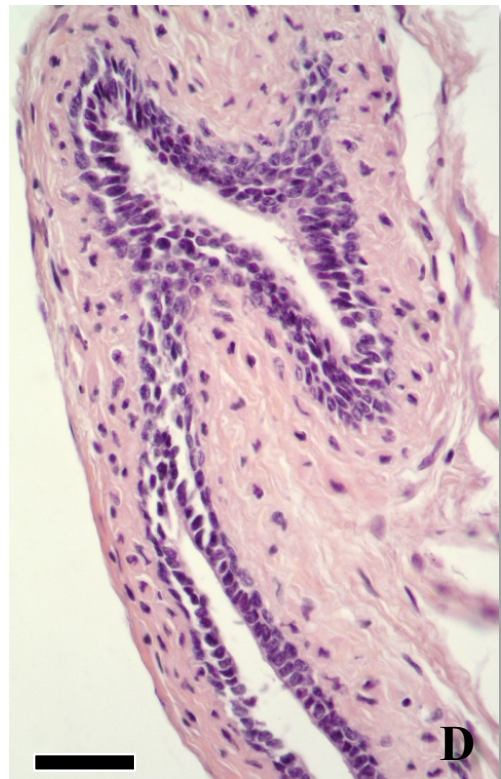
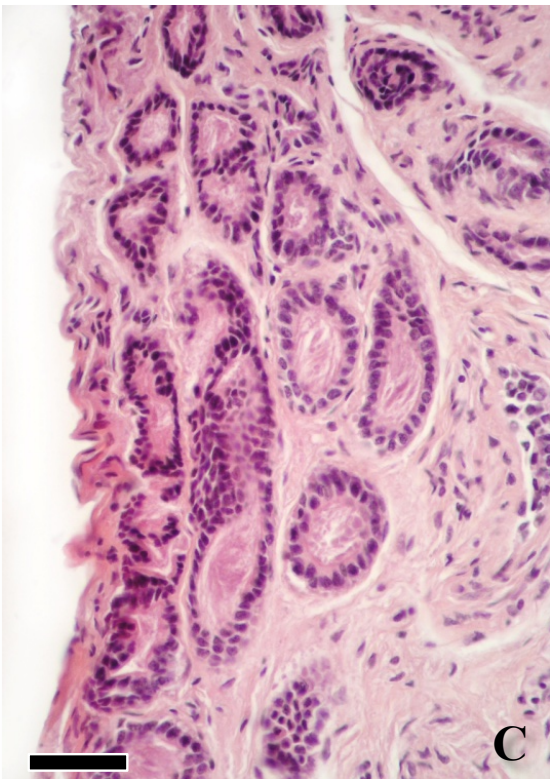
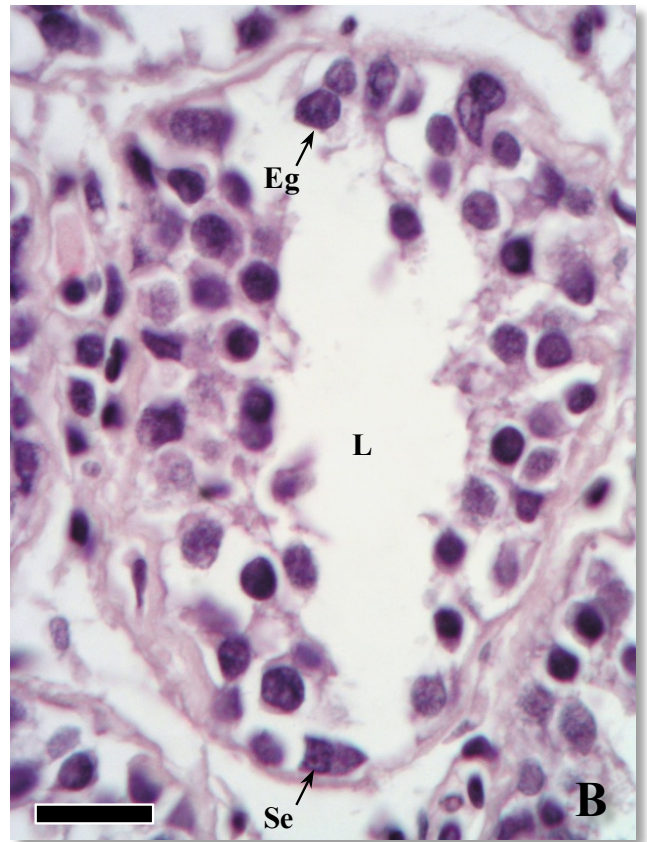
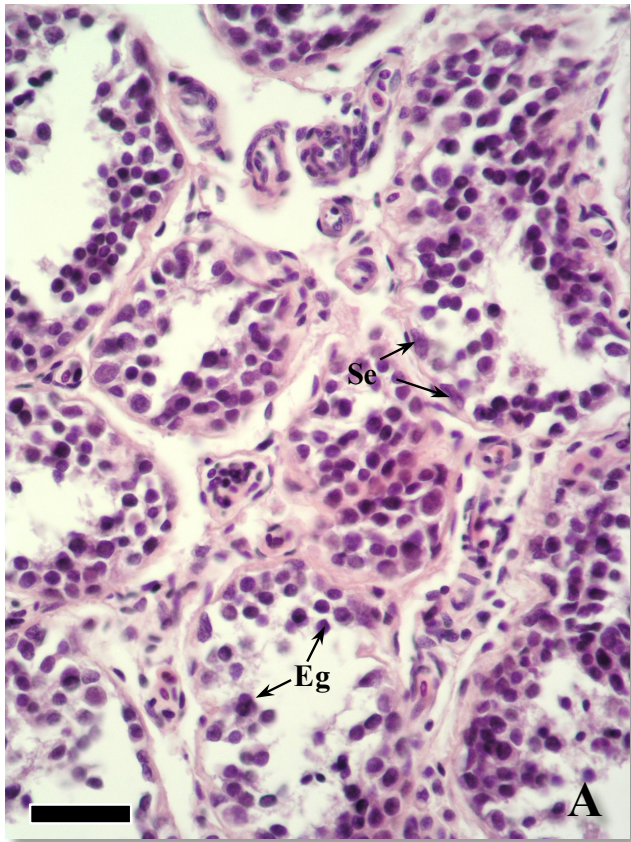


Figura 17. *Sceloporus grammicus*. Estadio VIII del ciclo espermatogénico. **A:** Túbulos seminíferos en regresión completa. Durante la regresión tardía, los túbulos seminíferos contienen únicamente espermatogonias (Eg) y células de Sertoli (Se). El lumen (L) es muy pequeño o no está presente. H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 17A. H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Conductillos epididimarios. H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Los conductos epididimarios se observan vacíos y la altura de las células columnares se reduce notablemente. H-E, Barra = 33 μ m.

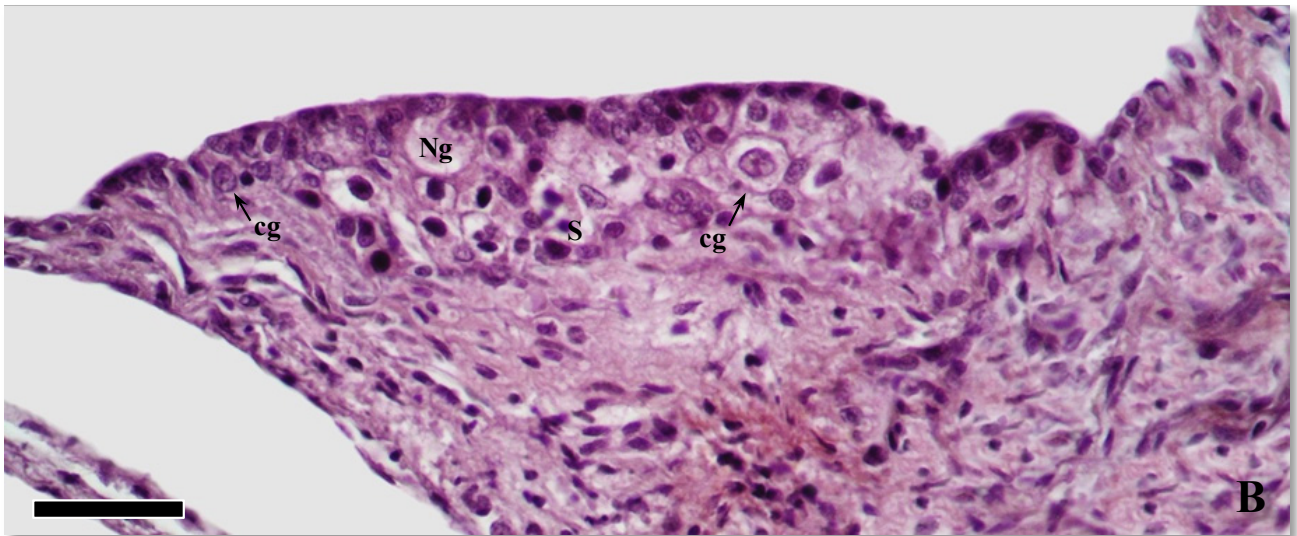
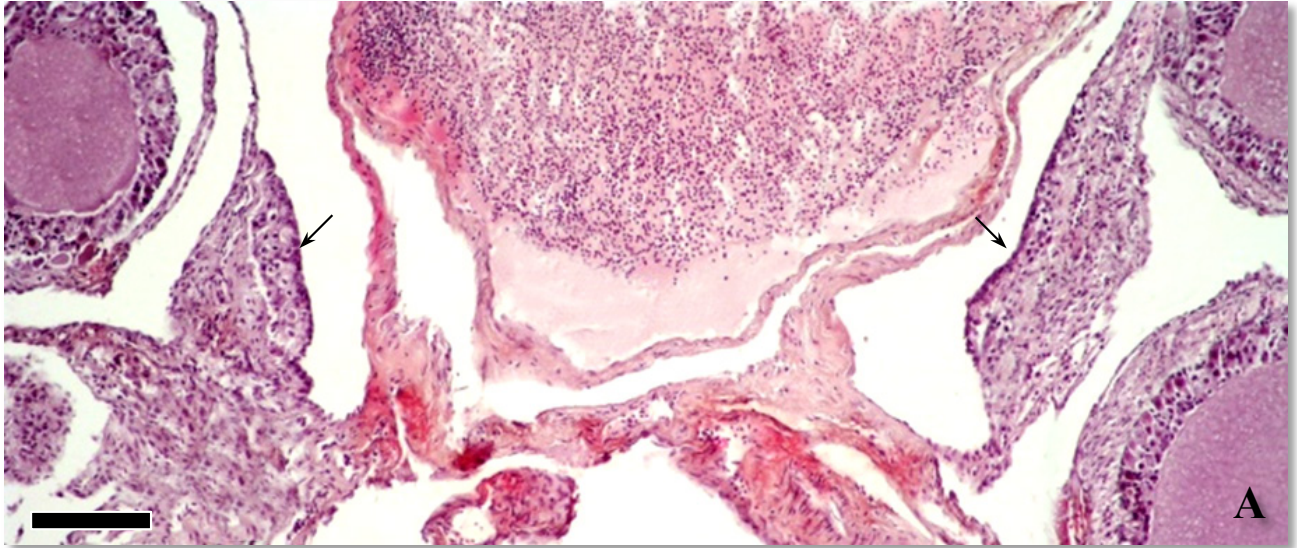


Figura 18. *Sceloporus grammicus*. **A:** Fotomicrografía de una sección del ovario que contiene nichos germinales (flechas). H-E, Barra = 330 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 18A. Nicho germinal (Ng) en la pared dorsal del ovario. Las células germinales (cg) se encuentran en el nicho germinal y migran hacia el estroma (S) ovárico. H-E, Barra = 33 μ m.

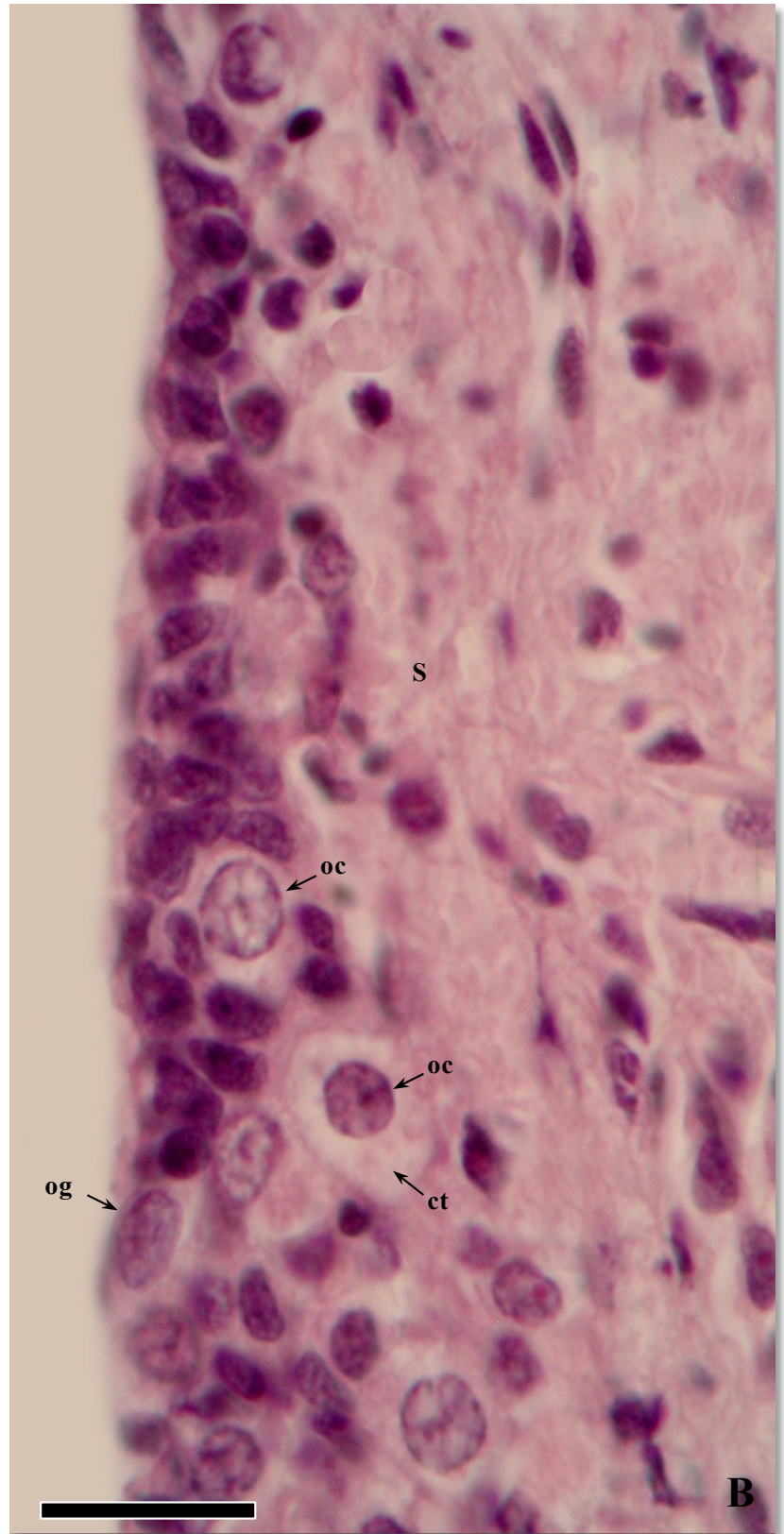
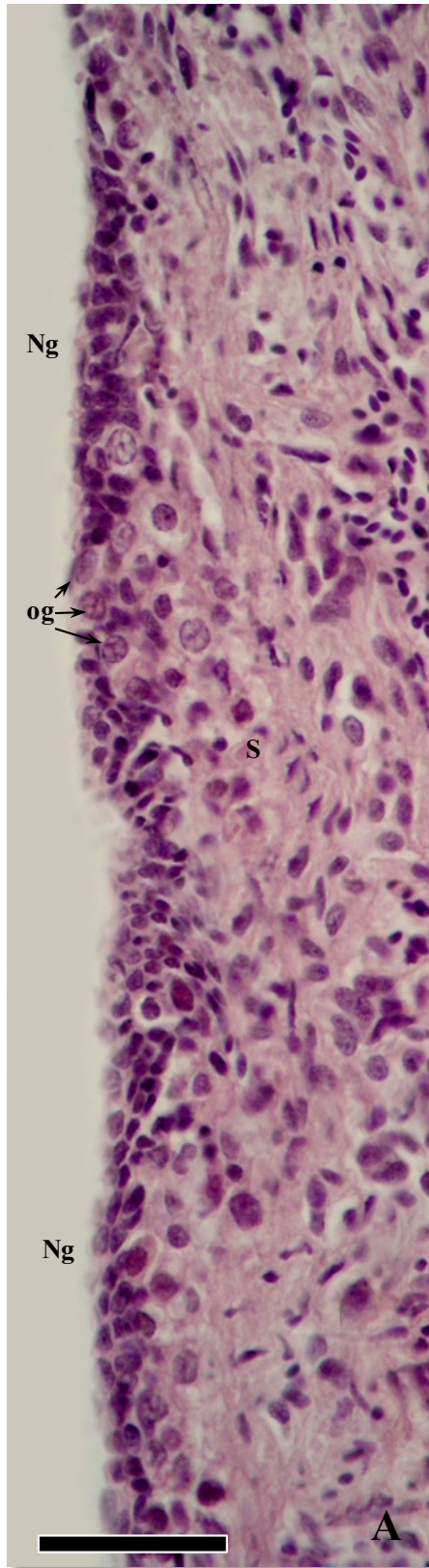


Figura 19. *Sceloporus grammicus*. **A:** Nicho germinal (Ng) en la pared dorsal del ovario. Las ovogonias (og) son ovoideas o esféricas. El estroma ovárico (S) se encuentra en el lado ventral del nicho germinal. H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 19A. Una sección del nicho germinal con ovocitos primarios (oc) que poseen cromosomas fibrilares (Estadio I), estos son rodeados por el estroma. Las células del estroma son altamente basofílicas y se tiñen más que las ovogonias y los ovocitos. El citoplasma (ct) de los ovocitos se tiñe más ligeramente que las demás células del estroma. H-E, Barra = 16 μ m.

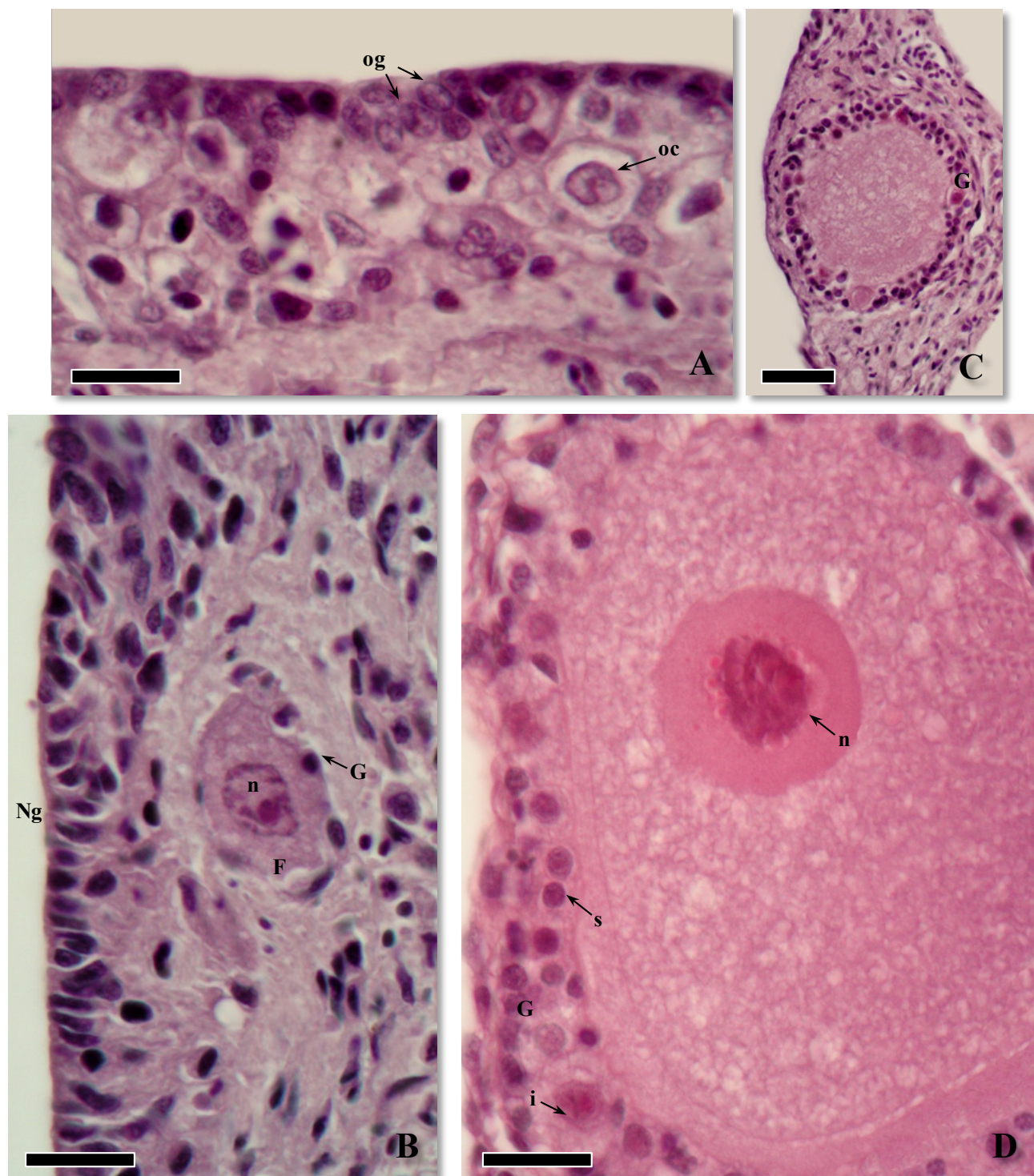


Figura 20. *Sceloporus grammicus*. **A:** Nicho germinal (Ng) que contiene varias ovogonias (og) y ovocitos (oc) en Estadio I de la ovogénesis. H-E, Barra = 16 μ m. **B:** Nicho germinal con folículo primordial (F) en Estadio II, este es rodeado por un epitelio folicular (G) formado por células pequeñas. El folículo posee un núcleo (n) excéntrico. H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Folículo ovárico en Estadio III adyacente al nicho germinal. La granulosa (G) contiene células pequeñas (s) e intermedias (i). H-E, Barra = 33 μ m. **D:** Folículo ovárico en Estadio III. El núcleo es excéntrico y contiene cromosomas plumosos. H-E, Barra = 16 μ m.

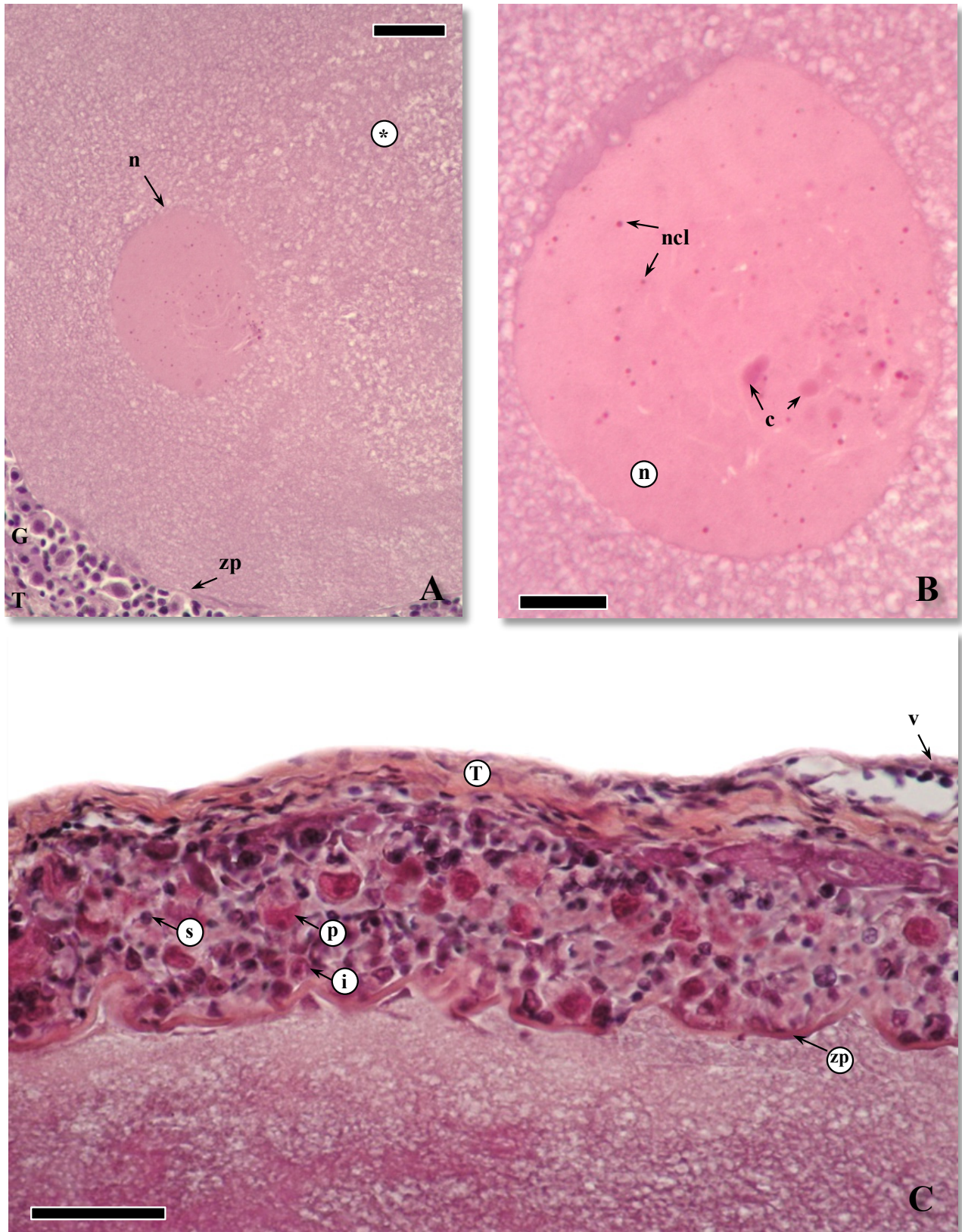


Figura 21. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo ovárico en Estadio IV. Se puede apreciar un ovocito previtelogénico con pequeñas fibras y gránulos (*) en el centro del ovoplasma (o). La periferia del ovoplasma es homogénea en su apariencia. La granulosa (G) es polimórfica y la teca (T) se aprecia considerablemente. La banda hialina de la zona pelúcida (zp) es evidente. H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 21A. El núcleo (n) del ovocito exhibe numerosos nucléolos (ncl) que rodean los cromosomas plumosos (c). H-E, Barra = 16 μ m. **C:** La granulosa polimórfica se caracteriza por poseer tres tipos de células: pequeñas (s), intermedias (i) y piriformes (p). Las células piriformes exhiben diferentes morfologías. La zona pelúcida es homogénea en su estructura. La teca contiene vasos sanguíneos (v). H-E, Barra = 16 μ m.

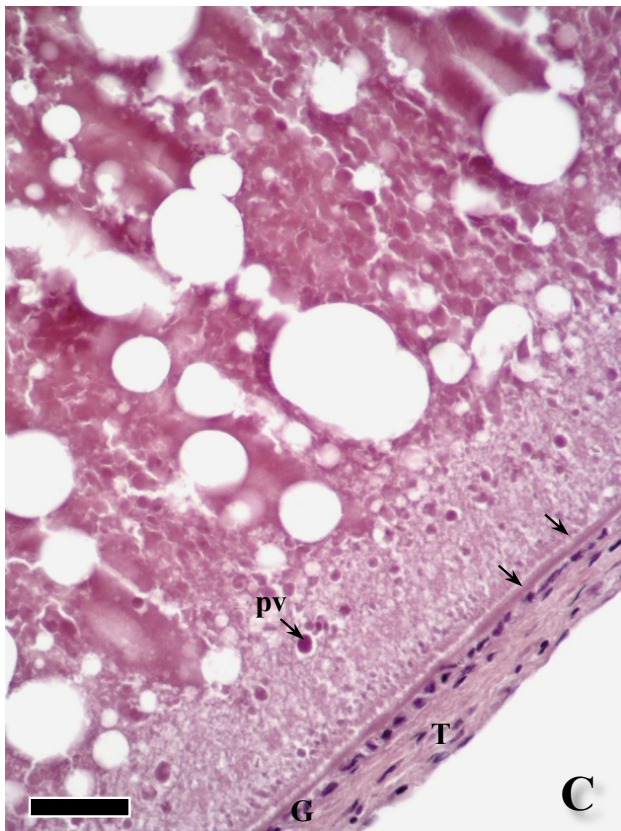
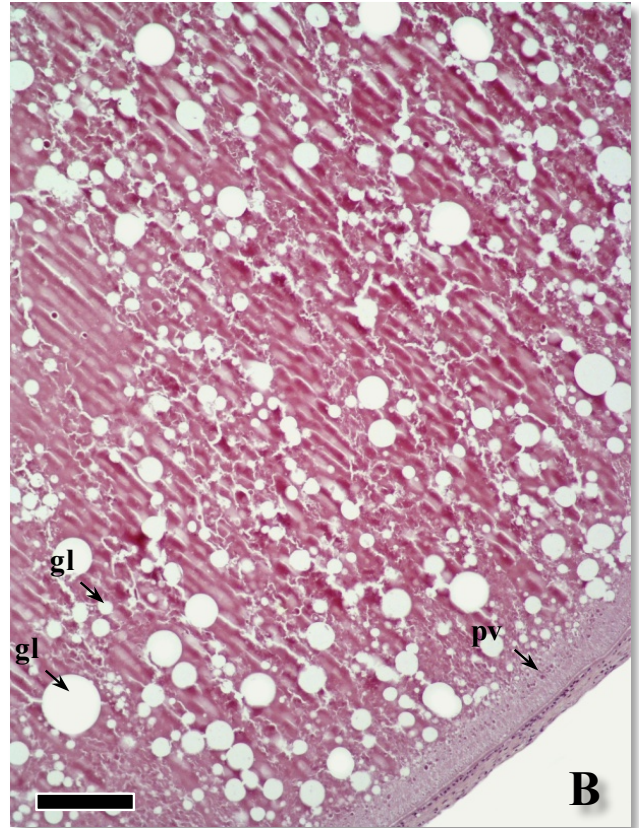
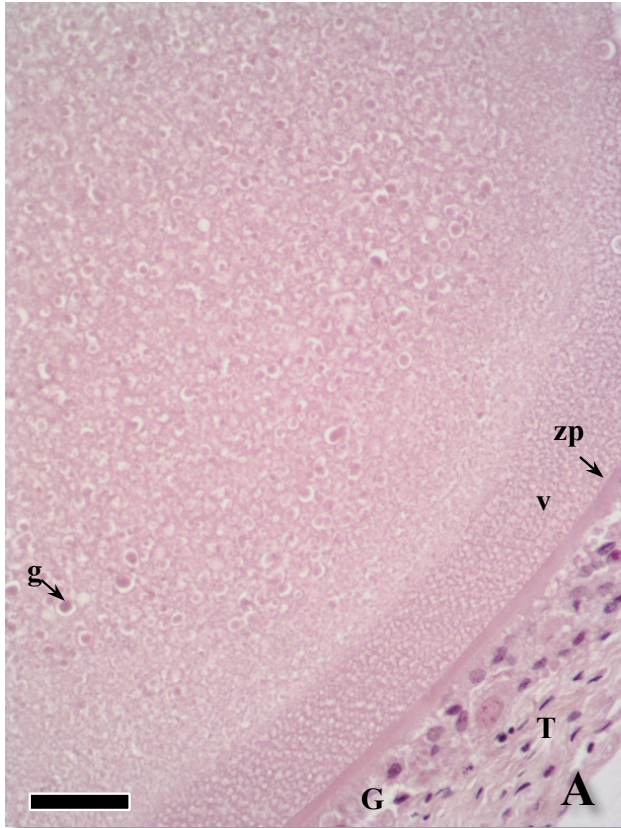


Figura 22. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo ovárico en Estadio V. Vitelogénesis temprana en la cual el ovoplasma exhibe pequeñas vacuolas (v) en la periferia. La granulosa (G) y la teca (T) son evidentes. Pequeños gránulos (g) aparecen en la superficie del ovoplasma e incrementan su tamaño conforme avanzan hacia el centro del ovocito. H-E, Barra = 33 μ m. **B:** Folículo ovárico en Estadio VII. Aumenta el número de plaquetas vitelinas (pv), gotas lipídicas (gl) pequeñas y medianas se distinguen fácilmente. H-E, Barra = 140 μ m. **C:** Detalle de la Fig. 22E. Abundantes plaquetas vitelinas en la periferia del ovocito se fusionan conforme éstas avanzan hacia la región central. La zona pelúcida (flechas) exhibe una banda hialina y una zona radiada. La granulosa se reduce a células pequeñas y cúbicas. H-E, Barra = 33 μ m.

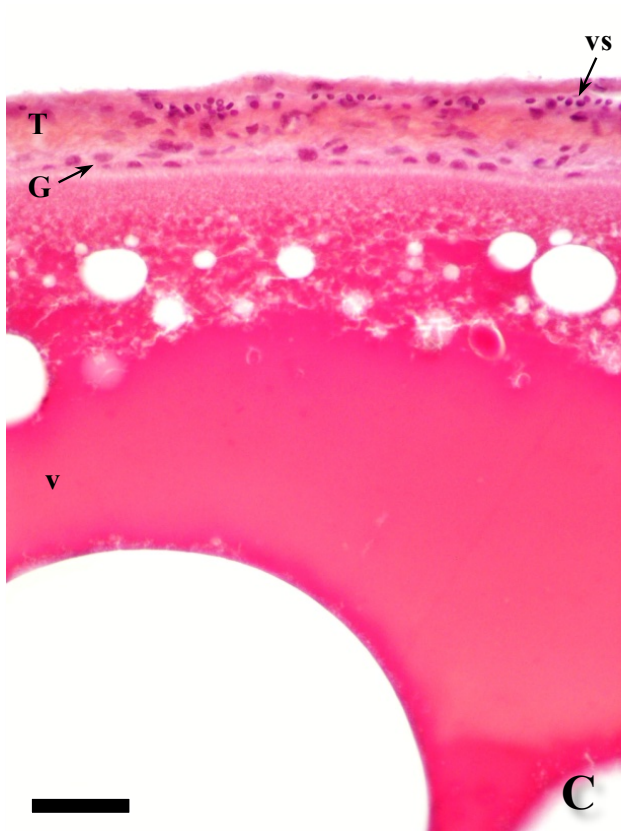
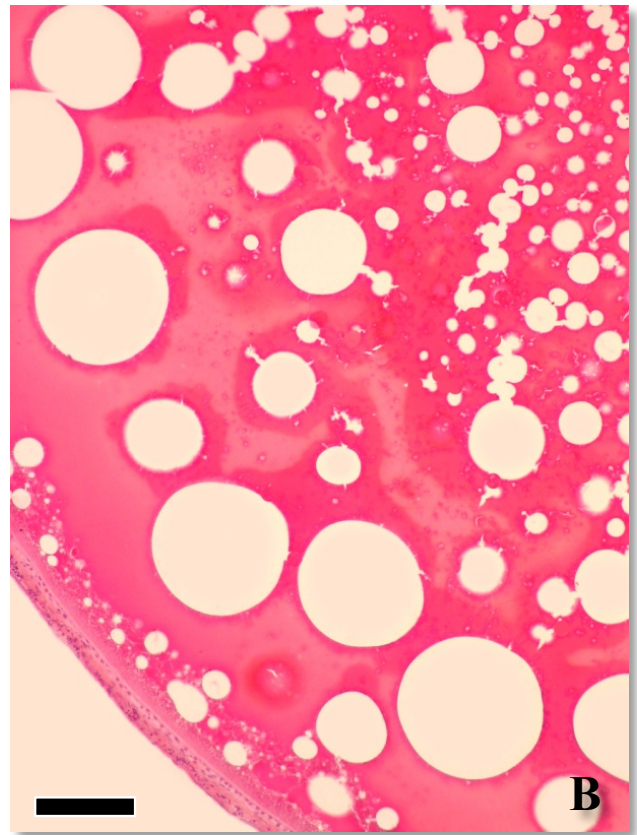
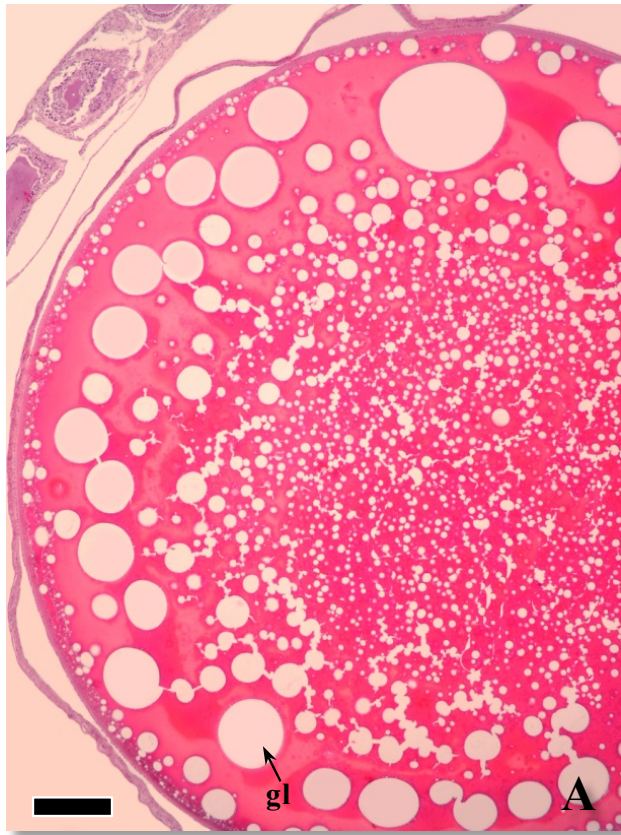


Figura 23. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo ovárico en Estadio VIII. Las gotas lipídicas (gl) incrementan de tamaño y son más grandes en la periferia del ovoplasma en comparación a las que se encuentran en la región central. H-E, Barra = 330 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 23A. H-E, Barra = 140 μ m. **C:** Detalle de la Fig. 23B. Se aprecia un incremento de las plaquetas vitelinas en la periferia del ovoplasma, se observa la fusión de éstas formando vitelo (v) acidófilo y hialino. La granulosa (G) se reduce a una sola capa de células cúbicas y planas. La teca (T) contiene abundantes vasos sanguíneos (vs). H-E, Barra= 33 μ m.

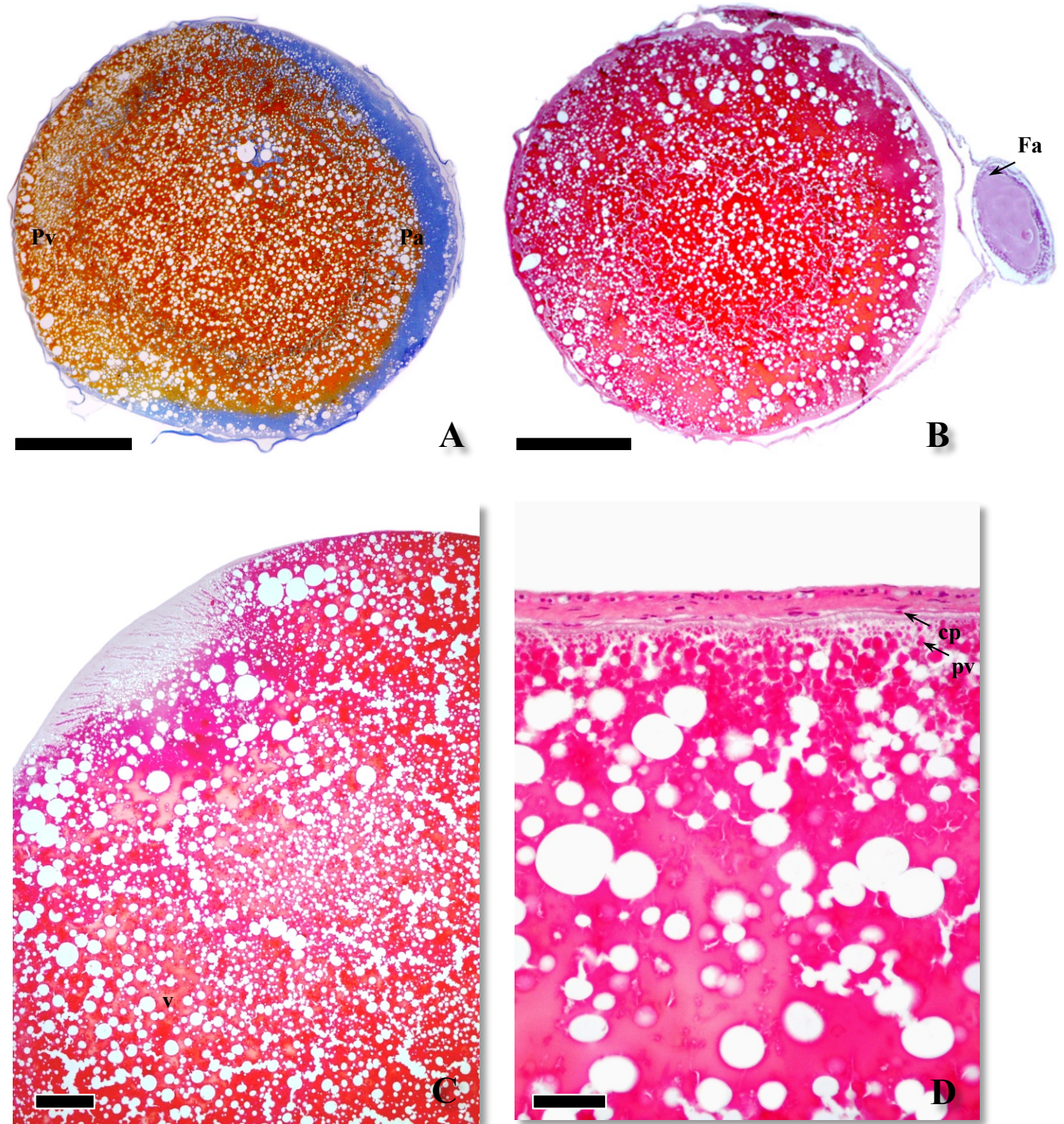


Figura 24. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo vitelogénico en Estadio IX, vitelogénesis avanzada. El polo animal (Pa) y el polo vegetal (Pv) se distinguen en este estadio. Mallory, Barra = 175 mm. **B:** Folículo vitelogénico en Estadio IX, un folículo atrésico adyacente (Fa). H-E, Barra = 175 mm. **C:** Las gotas lipídicas reducen su tamaño e incrementan en número. El vitelo (v) llena completamente el ovocito. H-E, Barra = 330 μ m. **D:** Detalle de la Fig. 24B. Plaquetas vitelinas (pv) siguen observándose en la periferia del ovocito. La granulosa está compuesta por células aplanadas (cp). H-E, Barra = 33 μ m.

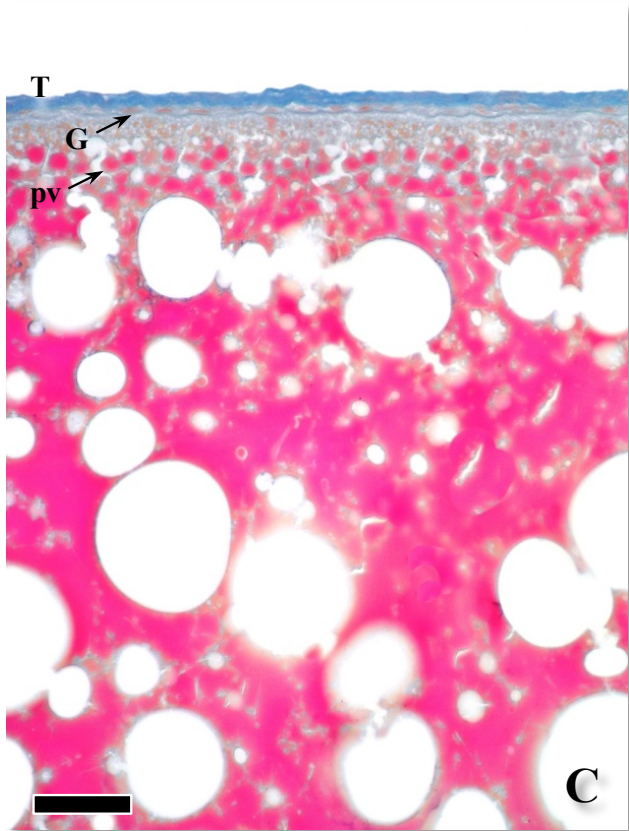
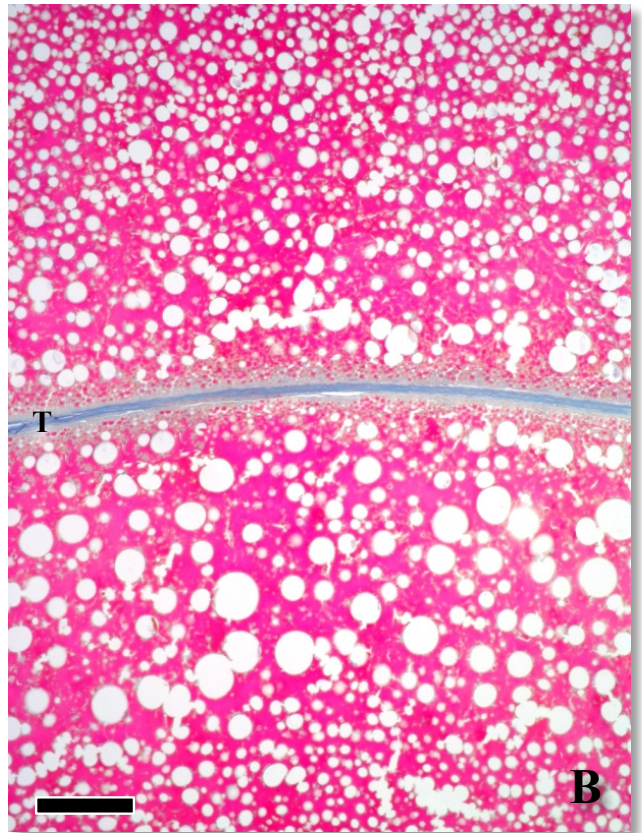
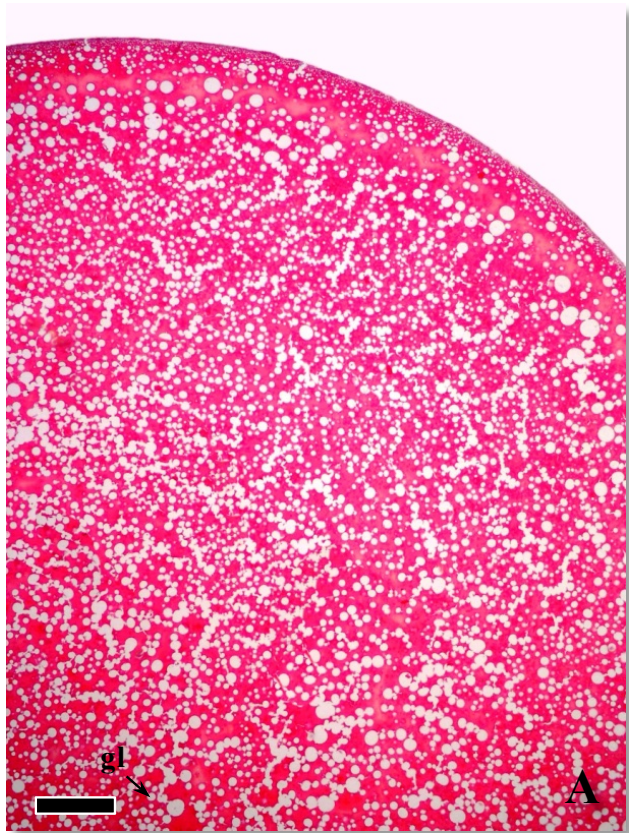


Figura 25. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo en Estadio X mostrando pequeñas y numerosas gotas lipídicas. H-E, Barra = 330 μm . **B:** Dos folículos ováricos en Estadio X. El tejido conjuntivo de la teca (T) se tiñe de color azul. Mallory, Barra = 140 μm . **C:** Detalle de la Fig. 25B. Pequeñas plaquetas vitelinas en la periferia del ovocito. Los núcleos de las células foliculares (G) de color café. Mallory, Barra = 33 μm .

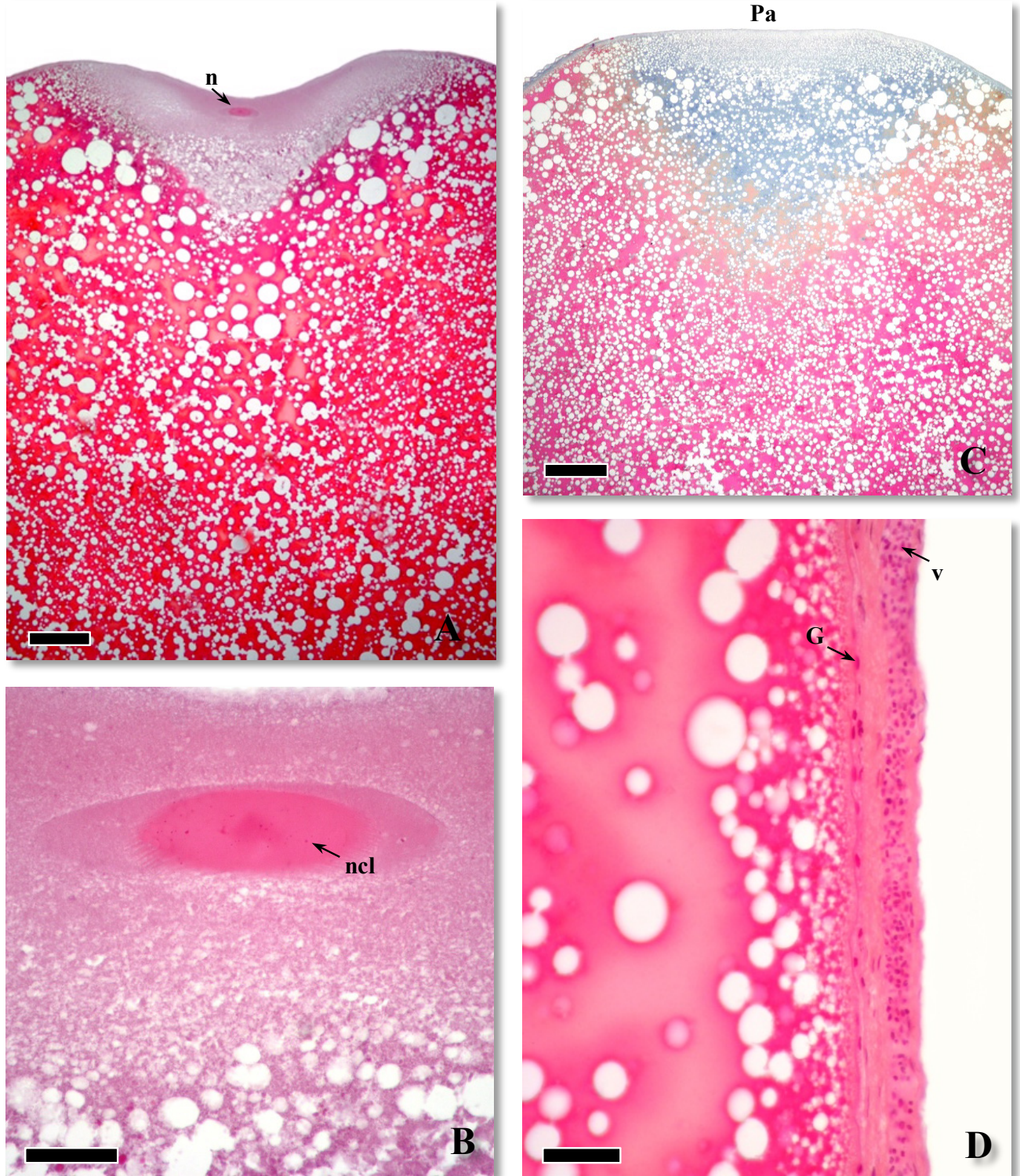


Figura 26. *Sceloporus grammicus*. **A:** Folículo en estadio X, vitelogénesis avanzada. El núcleo (n) del ovocito se ha desplazado al polo animal. H-E, Barra = 330 μ m. **B:** Detalle de la imagen 26A. El núcleo contiene numerosos nucléolos (ncl). H-E, Barra = 16 μ m. **C:** Folículo en Estadio X mostrando polo animal (Pa) y pequeñas y numerosas gotas lipídicas (gl). El vitelo llena completamente al ovocito. Mallory, Barra = 330 μ m. **D:** Detalle de la Fig. 26C. Periferia del folículo ovárico, la granulosa (G) presenta células planas y la teca contiene alta vascularidad (v). H-E, Barra = 33 μ m.

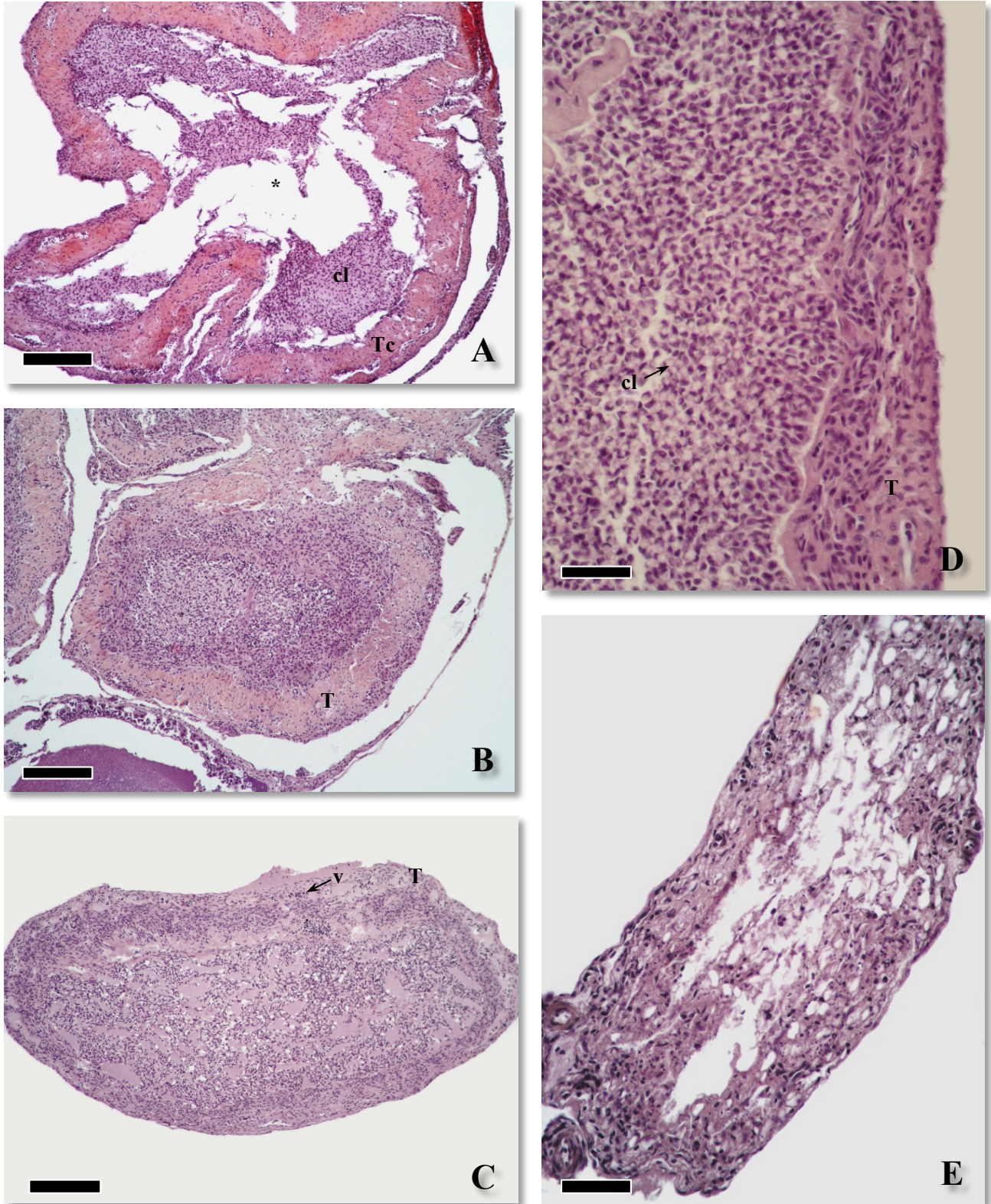


Figura 27. *Sceloporus grammicus*. **A:** Cuerpo lúteo en Estadio I. Después de la ovulación el cuerpo lúteo muestra una cavidad central (*), células lúteas (cl) y tejido conjuntivo (Tc). H-E, Barra = 140 μ m. **B:** Cuerpo lúteo en Estadio II. El cuerpo lúteo es una estructura compacta con abundantes células lúteas. La teca (T) es vascularizada (v). H-E, Barra = 140 μ m. **C:** Cuerpo lúteo en Estadio III. El cuerpo lúteo exhibe luteólisis. La teca incrementa su vascularidad. H-E, Barra = 140 μ m. **D:** Detalle de la Fig. 27C. Las células lúteas tienen citoplasma vacuolado y núcleo picnótico. H-E, Barra = 33 μ m. **E:** Cuerpo lúteo en Estadio IV. Límites difusos durante el estado avanzado de luteólisis. La teca no se distingue. H-E, Barra = 33 μ m.

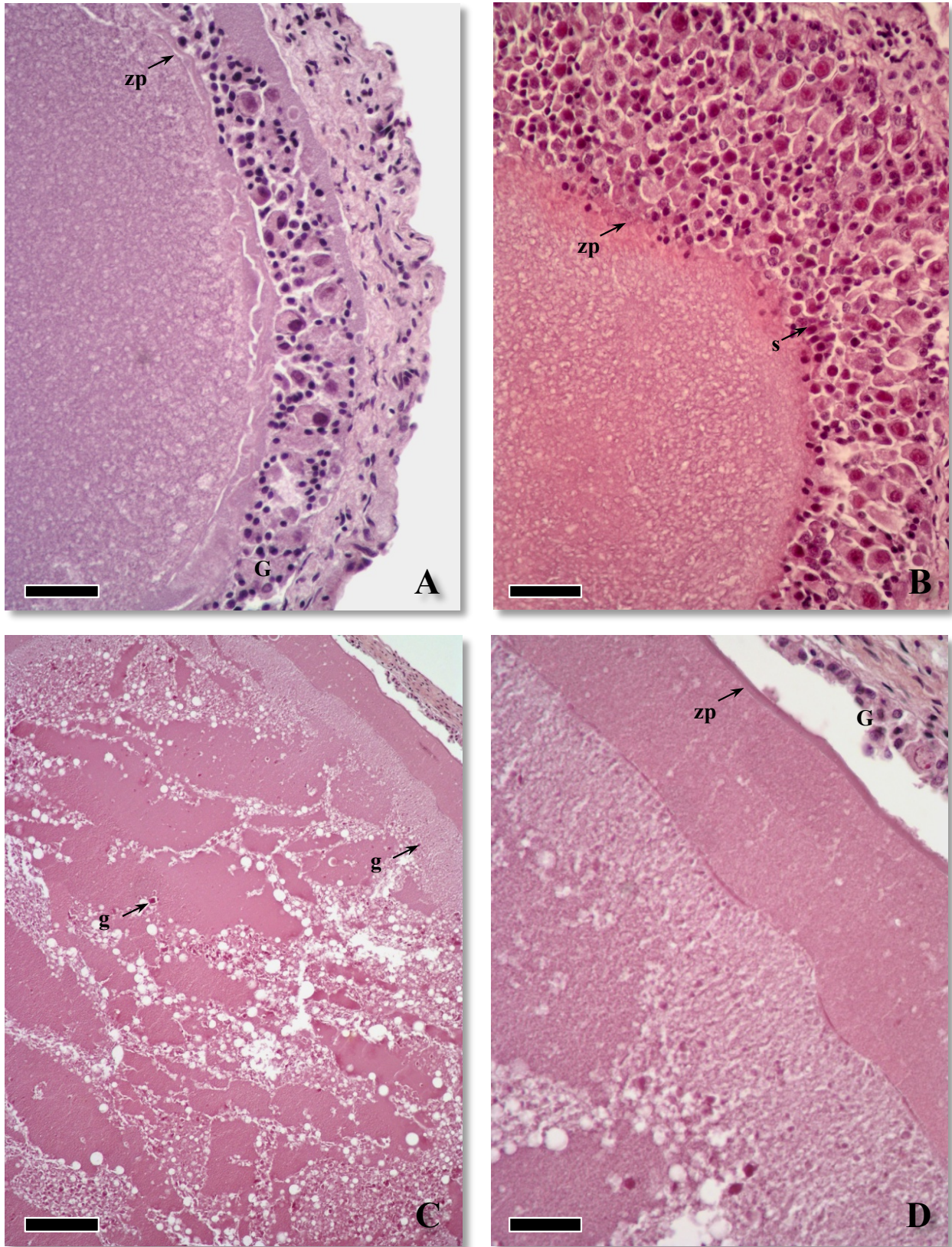


Figura 28. *Sceloporus grammicus*. **A:** Atresia temprana en un folículo previtelogénico, el cual tiene una granulosa (G) polimórfica y estratificada. La zona pelúcida (zp) es irregular y ligeramente plegada. H-E, Barra = 140 μ m. **B:** Atresia avanzada en un folículo previtelogénico con ovoplasma vacuolado. Note la proliferación avanzada de las células de la granulosa, especialmente las células pequeñas (s). Es muy claro el aspecto irregular de la zona pelúcida. H-E, Barra = 140 μ m. **C:** Folículo atrésico temprano en Estadio VI de la ovogénesis. El ovoplasma se empieza a fragmentar, presenta pequeños gránulos de vitelo (g) que son de mayor tamaño en la zona central que en la periferia del ovocito. H-E, Barra = 140 μ m. **D:** Detalle de la Fig. 28B. La banda blanca entre la granulosa y la zona pelúcida es un artefacto de técnica. H-E, Barra = 33 μ m.

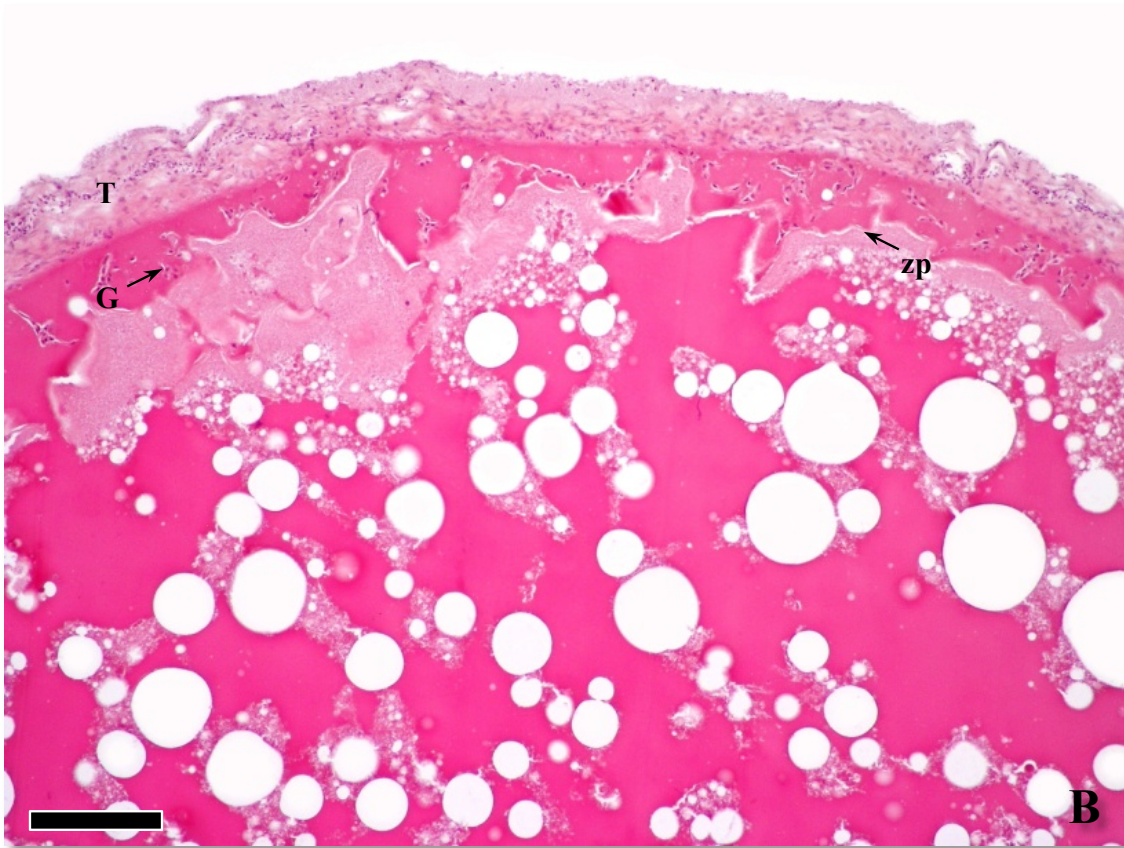
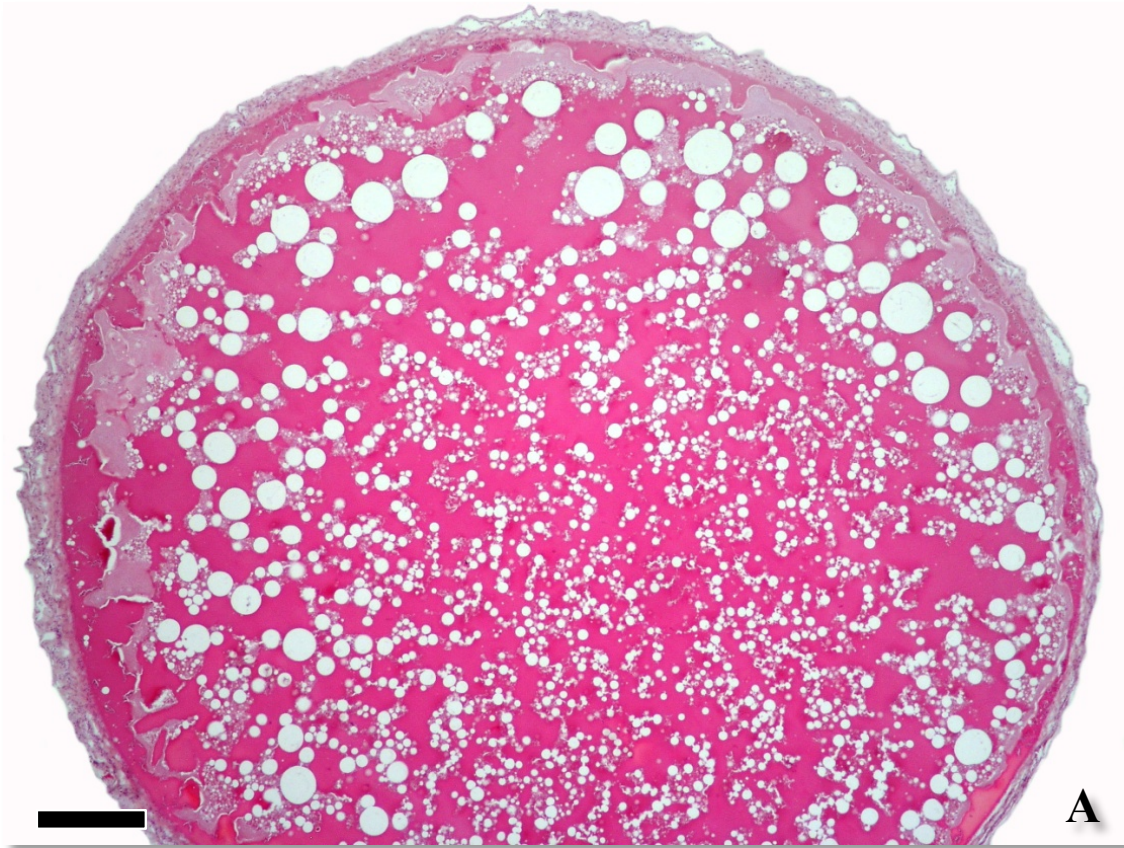


Figura 29. *Sceloporus grammicus*. **A:** Atresia temprana en un folículo vitelogénico. H-E, Barra = 330 μ m. **B:** Detalle de la Fig. 29C. Las células de la granulosa (G) proliferan y empiezan a invadir la periferia del ovocito. La zona pelúcida (zp) presenta grandes pliegues, teca (T). H-E, Barra = 33 μ m.



Figura 30. *Sceloporus grammicus* en posición ventral. **A:** Macho adulto de Zacualtipán. **B:** Hembra adulta de Zacualtipán. **C:** Macho adulto de Tizayuca. **D:** Hembra adulta de Tizayuca.

Tabla 5. Características reproductoras de hembras y patrón de apareamiento de machos y hembras de diferentes poblaciones de *Sceloporus grammicus*.

Población	Elevación (m)	Vitelogénesis	Gestación	Patrón de apareamiento	Tamaño de camada	Rango Tamaño de camada	LHC (mm)	Rango LHC (mm)
Tizayuca ¹	2295	Dic-Jul	Feb-Dic	Sincrónico	4.98 ± 1.57	2 - 8	62.85 ± 5.93	48.8 - 75.6
Zacualtipán ¹	2063	Jul-Sept	Sept-Mar	Sincrónico	6.93 ± 1.39	3 - 12	61.17 ± 6.55	44.2 - 73.6
Tepeapulco ²	2578	Oct-Jul	Dic-Nov	Sincrónico	5.1 ± 0.3	2 - 8	55 ± 1	42 - 66
Teotihuacan ³	2294	Oct-Nov	Nov-Abril	Asincrónico	5.1 ± 0.2	2 - 9	48.8 ± 0.6	44.1 - 72.3
Pachuca ⁴	2435	Jul-Nov	Nov-Mayo	Asincrónico	5.2 ± 0.2	2 - 10	51.7 ± 0.5	40.0 - 67.0
Sur de Texas ⁵	-----	Jul-Sept	Nov-Mayo	Sincrónico	5.4 ± 0.06	3 - 7	-----	-----
Pedregal San Angel ⁶	2400	Mayo-Ago	Sept-Abril	Asincrónico	5.3 ± 0.19	2 - 11	53.04 ± 0.55	40.0 - 62.0
Cantimplora ⁶	3300	Mayo-Jul	Oct-Mayo	Asincrónico	3.7 ± 0.17	2 - 6	45.01 ± 0.32	34.0 - 55.0
Parque Nacional Zoquiapan ⁷	2000-3200	Jul-Sept	Sept-Mayo	Asincrónico	5.2 ± 0.25	3 - 7	48.5 ± 0.07	42.3 - 61.2
La Michilia ⁸	2480	Ago-Dic	Ene-Mayo	Sincrónico	6.2 ± 1.7	3 - 9	-----	44.0 - 60.0
Monte Alegre Ajusco ⁹	3200	Jul-Sept	Nov-Abril	Asincrónico	3.51 ± 0.16	2 - 6	48.8 ± 0.61	37.9 - 54
Capulín ⁹	3400	Jul-Sept	Nov-Abril	Asincrónico	3.72 ± 0.14	2 - 6	44.5 ± 0.6	38.6 - 50
La Estanzuela ¹⁰	2700	Mayo-Nov	Nov-Abril	Asincrónico	4.4 ± 0.27	3 - 6	49.3 ± 0.63	41.6 - 57.4
Tilcuautila ¹⁰	2472	Jun-Nov	Nov-Mar	Asincrónico	5.6 ± 0.63	3 - 12	52 ± 0.63	44.6 - 62.4

¹Este estudio

²Ramírez-Bautista et al., 2012

³Jiménez-Cruz et al., 2005

⁴Ramírez-Bautista et al., 2005

⁵Guillette y Bearce, 1986

⁶Martínez, 1985

⁷Guillette y Casas-Andreu, 1980

⁸Ortega y Barbault, 1984

⁹Méndez-de la Cruz, 1988

¹⁰Hernández-Salinas et al., 2010

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

En el género *Sceloporus*, el dimorfismo sexual es muy común (Fitch, 1978), a lo largo de diversos estudios se ha encontrado que este se expresa en forma de variación intersexual, a través de diversas características morfológicas, fisiológicas, de comportamiento (Ruby, 1978; Shine, 1989; Rand, 1992; Olsson et al., 2002; Smith et al., 2003; Hernández-Salinas et al., 2010; Stephenson y Ramírez-Bautista, 2012; Ramírez-Bautista et al., 2012) e incluso variación geográfica (Pearson et al., 2002). En Tizayuca, los machos tendieron a ser más grandes que las hembras en LHC, mientras que en Zacualtipán no se encontró diferencia entre los dos sexos (Tabla 1, 2). Los datos obtenidos en Tizayuca son consistentes con previos estudios en *S. grammicus*, los cuales encontraron que los machos presentaron cuerpos más grandes que las hembras (Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010; Ramírez-Bautista et al., 2012), como también ocurre en otras especies del género (*S. jarrovi*: Ramírez-Bautista et al., 2002; *S. siniferus*: Lemos-Espinal et al., 2001; *S. ochoteranae*: Smith et al., 2003; *S. minor*: Ramírez-Bautista et al., 2008). En el caso de *S. grammicus* (Tizayuca), el dimorfismo sexual puede ser mantenido por selección sexual, en la que los machos más grandes son seleccionados por las hembras para reproducirse con más éxito que los pequeños, como ocurre en otras especies (Ruby, 1981). Este patrón del sesgo hacia los machos también ha sido explicado por defensa del territorio (Stamps, 1983) y competencia macho-macho (Shine, 1983).

Contrario a lo encontrado en Tizayuca y estudios previos en esta especie (ver arriba), los machos y hembras de Zacualtipán fueron similares en LHC, este patrón es similar a lo reportado en otras especies como *S. formosus* (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009), *S. torquatus* (Feria-Ortiz et al., 2001), *S. horridus* y *S. spinosus* (Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002). Sin embargo, aunque no se encontró dimorfismo sexual en el tamaño, este puede estar presente en otras estructuras morfológicas. Como en la mayoría de las especies de *Sceloporus*, los machos adultos de *S. grammicus* expresan colores brillantes en la región de la garganta y en las regiones ventral y lateral del cuerpo (Fig. 30A, C), estos se pueden apreciar más durante la temporada reproductora, especialmente cuando ocurre el cortejo y apareamiento (Carpenter, 1995). Se puede sugerir que en Zacualtipán, los

patrones de coloración pueden ser más importantes que el tamaño del cuerpo, ya que se observó que los machos de Tizayuca presentan patrones de coloración con menor intensidad (poco tenues, Fig. 30C) comparados con los patrones que presentan los machos de Zacualtipán (Fig. 30A).

Con base en lo anterior, parece existir variación en el dimorfismo sexual entre poblaciones de *S. grammicus*. Cox et al. (2006) mencionan que el ambiente puede influenciar la expresión del dimorfismo sexual, de esta manera la variación observada entre poblaciones de *S. grammicus* podría surgir por los diferentes ambientes que habita la especie. Estos resultados indican que las poblaciones de una especie ampliamente distribuida pueden experimentar diferentes presiones de selección, lo cual a su vez se puede ver reflejado en la evolución de diferentes patrones de dimorfismo sexual.

Morfología del testículo y reproducción de los machos

Los machos de Zacualtipán obtuvieron la madurez sexual a una LHC ligeramente mayor que los machos de Tizayuca (51.9 mm, 51.4 mm, respectivamente). En una población de *S. grammicus* en Teotihuacán, los machos alcanzaron la madurez sexual a una LHC de 44.5 mm (Jiménez-Cruz et al., 2005); en otras poblaciones del estado de Hidalgo, los machos alcanzaron la madurez sexual a una LHC de 40 mm (Pachuca: Ramírez-Bautista et al., 2005), 42.2 mm (La Estanzuela: Hernández-Salinas et al., 2010), 38.9 mm (Tilcuautla: Hernández-Salinas et al., 2010) y 43 mm (Ramírez-Bautista et al., 2012). Así, los machos de las poblaciones estudiadas en este trabajo parecen alcanzar la madurez sexual a un tamaño diferente que los de otras poblaciones. Estas diferencias entre poblaciones de *S. grammicus* pueden estar ligadas a las diferencias en el inicio de la actividad reproductora, inclusive pueden ser una respuesta de adaptación a los factores ambientales del hábitat (Mayhew, 1965; Ramírez-Bautista et al., 2004).

La estructura testicular y el epidídimo de *S. grammicus*, así como también el desarrollo de las células germinales a lo largo de la espermatogénesis, exhiben la misma morfología que lo reportado para otros taxones de reptiles (Gribbins y Gist, 2003; Gribbins et al., 2003; Gribbins et al., 2006, Gribbins et al., 2008, Gribbins et al., 2011; Hernández-Franyutti y Uribe, 2012). La actividad espermatogénica en *S. grammicus*, en donde todos los túbulos seminíferos tienen estadios similares de la espermatogénesis, coincide con otras

especies de reptiles, tal como lagartijas (Mayhew y Wright, 1970; Marion y Sexton, 1971; Newlin, 1976; McKinney y Marion, 1985; Estrada-Flores et al., 1990; Villagrán-Santa Cruz et al., 1994; Ochotorena et al., 2005; Gribbins, 2010; Rheubert et al., 2009; Hernández-Franyutti y Uribe, 2012), una tortuga (Gribbins et al., 2003), caimán (Gribbins et al., 2006) y serpientes (Gribbins et al. 2008; Gribbins et al., 2010). En todas estas especies, durante la espermatogénesis una sola población de células germinales se desarrolla sincrónicamente, seguida por un solo evento de espermiación.

Con base en el análisis histológico, se observaron siete distintos estadios del ciclo espermatogénico en *S. grammicus*, un estadio menos (estadio III) que los descritos por Mayhew y Wright (1970) para la lagartija del género *Uma*. Esto es probablemente porque el estadio III de la espermatogénesis es caracterizado por la abundancia de espermatoцитos secundarios, y es bien conocido que el periodo durante el cual los espermatoцитos secundarios están presentes es muy corto, es decir, se transforman rápidamente en espermátidas tempranas, como lo reportado para otros vertebrados (Hess y de Franca, 2008).

El análisis macroscópico en Zacualtipán mostró que la recrudescencia comenzó en marzo, el máximo tamaño de la masa testicular fue alcanzado en abril-agosto, seguido por la regresión en septiembre (Fig. 7A); así el periodo de máxima actividad de reproducción parece tener una duración de aproximadamente 5 meses. El análisis histológico en esta población, también reveló una marcada estacionalidad del ciclo espermatogénico. La recrudescencia espermatogénica fue detectada de noviembre a enero, cuando se observó la actividad mitótica de las espermatogonias. Los máximos niveles de la espermatogénesis fueron observados de abril a agosto, durante esos meses los túbulos seminíferos contenían abundantes espermatozoides. La regresión testicular ocurrió en septiembre, los espermatoцитos y espermátidas desaparecieron y la presencia de residuos celulares fue evidente. La regresión completa definió la suspensión total de la espermatogénesis en octubre (Tabla 4), donde los túbulos seminíferos únicamente contenían espermatogonias y células de Sertoli. Ambos análisis exhiben un claro patrón de reproducción estacional. Este patrón de actividad es similar a otras poblaciones de *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005, Hernández-Salinas et al., 2010), particularmente en la duración y estacionalidad de la actividad reproductora

del macho. Por ejemplo, los machos del Parque Nacional Zoquiapan mostraron máxima actividad reproductora por encima de 5 meses (marzo-julio: Guillette y Casas-Andreu, 1980), los machos de Teotihuacán de 4 meses (julio-octubre: Jiménez-Cruz et al., 2005), en Pachuca alcanzaron 2 meses (julio-agosto: Ramírez-Bautista et al., 2005), en La Estanzuela 5 meses (junio-octubre: Hernández-Salinas et al., 2010) y Tilcuautla 4 meses (junio-septiembre: Hernández-Salinas et al., 2010).

Para la población de Tizayuca, la inspección de la Fig. 7D muestra un patrón inusual en la actividad reproductora, esta parece indicar que los machos en Tizayuca pueden ser sexualmente activos a través del año. La masa testicular comienza a aumentar de volumen en noviembre, alcanzando su máximo tamaño durante diciembre-septiembre, y desciende durante octubre, esto da como resultado un largo periodo reproductor de cerca de 10 meses. El examen histológico de los testículos y epidídimo de los machos en esta población demostró espermiogénesis a lo largo del año (Tabla 4), lo cual indica que los machos en esta población pueden aparearse en cualquier época. Sin embargo, la identificación de ejemplares que presentaron en algunos meses estadios de recrudescencia tardía (estadios 4 y 5) y regresión temprana (estadio 7) también a lo largo del año (Tabla 4), sugiere que individualmente hay un ciclo espermatogénico con cambios que pueden ser estacionales pero con un tiempo de recrudescencia temprana (estadios 1, 2 y 3) y regresión tardía (estadio 8) cortos, debido a que éstos estadios no fueron encontrados en esta población. Estos datos indican que los machos de Tizayuca se sobreponen en distintas etapas del ciclo espermatogénico de manera más amplia que en el caso de los machos de Zacualtipán, donde se define más claramente su actividad estacional.

Esta última observación acerca del ciclo reproductor de los machos en Tizayuca, muestra diferencias de las poblaciones descritas anteriormente (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005, Hernández-Salinas et al., 2010), sin embargo, estos datos son similares a lo encontrado en Tepeapulco (Ramírez-Bautista et al., 2012), donde los machos mantienen su máximo tamaño testicular de noviembre a julio, y declinan de agosto a octubre, lo que también da como resultado un largo periodo de cerca de 9 meses. Una posible explicación es que los machos de Tizayuca y Tepeapulco están respondiendo de manera similar a las condiciones ambientales locales,

ya que ambas poblaciones habitan a una elevación (2295 y 2578 msnm, respectivamente) y ambientes similares (matorral xerófilo).

En el género *Sceloporus*, el modo de espermatogénesis continua solo había sido reportado para *Sceloporus bicanthalis* (Hernández-Gallegos et al., 2002; Gribbins et al., 2011). *S. bicanthalis* es la especie hermana de *S. aeneus*, y estas especies son genéticamente muy similares (Guillette, 1982; Benabib et al., 1997). Las observaciones de Hernández-Gallegos et al. (2002) y Gribbins et al. (2011) indican que los machos adultos de *S. bicanthalis* exhibieron espermatogénesis y espermiogénesis a largo del año, y que esta estrategia surgió en relación al reciente origen de la viviparidad de esta especie mientras fue invadiendo altas elevaciones con climas más fríos, cual resultó en un cambio de la fenología reproductora. La baja variación en los factores ambientales tal como la temperatura, ha sido implicada como la causa de espermatogénesis continua en reptiles (Vial y Steward, 1985; Duvall et al., 1982). En este sentido, la espermatogénesis continua presente en la población de Tizayuca podría deberse a poca variación en la precipitación (rango: 7.7-114.8 mm; Fig. 5), ya que si se comparan los valores de dicho factor ambiental con la población de Zacualtipán, difieren considerablemente (rango: 40.7-577 mm; Fig. 4).

Diversos estudios sugieren que la precipitación, la temperatura y el fotoperiodo, juegan un papel muy importante en la regulación de la reproducción en lagartijas (Mayhew, 1964; Licht, 1973; Marion, 1982; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). Específicamente, la variación en temperatura, precipitación y fotoperiodo han sido ligadas a la actividad testicular en diferentes especies (Licht, 1973; Marion, 1982). Notablemente, la precipitación estuvo relacionada con el ciclo testicular de los machos en Zacualtipán; de esta manera, parece ser el factor de mayor importancia en la recrudescencia y duración de la actividad reproductora en esta población. Sin embargo, ninguno de los factores ambientales que se examinaron en este trabajo (temperatura, precipitación y fotoperiodo) estuvieron correlacionados con la actividad testicular de los machos en Tizayuca. Estos últimos datos son similares a lo observado en Tepeapulco (Ramírez-Bautista et al., 2012). El largo periodo de actividad reproductora inusual de los machos en estas últimas dos poblaciones explica porqué no se encontró una correlación con los factores ambientales, por lo tanto, no se descarta la posibilidad de que estos factores influyen en la actividad reproductora.

En las dos poblaciones estudiadas, la masa de los cuerpos grasos e hígado de los machos exhibió un patrón de desarrollo anual en el cual, durante el máximo periodo de actividad reproductora (Zacualtipán: abril-agosto; Tizayuca: diciembre-septiembre), disminuyeron en tamaño (Fig. 7). Este patrón es equivalente a lo observado en algunas poblaciones de *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1981; Guillette y Bearce, 1986; Ortega, 1986; Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2006a), y también en otras especies de lagartijas (p.ej., *Sceloporus variabilis*: Benabib, 1994; *Anolis nebulosus*: Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; *Urosaurus bicarinatus*: Ramírez-Bautista y Vitt, 1998; *Sceloporus jarrovii*: Ramírez-Bautista et al., 2002; *Sceloporus poinsetti*: Gadsden et al., 2005). Los resultados obtenidos sugieren que la reproducción implica costos energéticos en los machos de las dos poblaciones estudiadas.

Morfología del ovario y reproducción de las hembras

Las hembras de Tizayuca obtuvieron la madurez sexual a una LHC mayor (48.8 mm) que las hembras de Zacualtipán (44.2 mm). Así, las hembras de Zacualtipán alcanzaron la madurez sexual dentro del rango de LHCs observadas para otras poblaciones; en contraste, las hembras de Tizayuca alcanzaron la madurez sexual a una LHC mayor que otras poblaciones de *S. grammicus* previamente estudiadas (Tabla 5). Estos datos pueden estar relacionados al tiempo disponible de las hembras en la población para crecer antes de la madurez sexual o con la disponibilidad del alimento (Ballinger, 1977; Dunham, 1982; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). Mayhew (1965) encontró que la incidencia de luz puede ser un factor más importante que el calor para estimular el crecimiento en juveniles de *Dipsosaurus dorsalis*, por lo tanto, no se descarta tampoco que este factor pueda ser uno de los que esté influenciando el crecimiento de las hembras de *S. grammicus*.

La morfología general del ovario de *S. grammicus* no mostró diferencias entre las hembras de la población de Zacualtipán y Tizayuca, así estas características son similares a lo reportado para otras especies del género *Sceloporus* (Jones et al., 1982; Uribe et al., 1995), y otros reptiles (Jones et al., 1982; Guraya, 1989; Uribe et al., 1996). Los nichos germinales en esta especie son dos parches de epitelio dorsal en cada ovario. La presencia de dos nichos germinales por ovario ha sido reportado para esta y otras especies de este género (ver Jones et al., 1982; Uribe et al., 1995), también este arreglo de dos nichos

germinales por cada ovario ha sido observado en otras especies (p.ej. *Leiolopisma rhomboidalis*: Wilhoft, 1963; *Ctenosaura pectinata*: Uribe et al., 1996; *Mabuya brachypoda*: Hernández-Franyutti et al., 2005). Se ha reportado que otras de lagartijas presentan un solo nicho germinal (como *Anolis carolinensis* o *Hemidactylus frenatus*; Jones et al., 1982) o múltiples nichos germinales como lo reportado para algunos scíncidos (*Eumeces fasciatus* y *Eumeces copei*; Jones et al., 1982). Jones et al. (1982) sugieren que la presencia de un nicho germinal se observa en especies con muy bajo número de ovocitos que ovulen sincrónicamente, usualmente en especies que liberan únicamente un ovocito en cada ovulación, característica de especies de anolinos y gecónidos.

Los cambios histológicos generales de ambas poblaciones (Zacualtipán y Tizayuca) ocurridos durante la ovogénesis, siguieron un patrón similar a lo reportado para otros reptiles solo durante la previtelogénesis, como es el caso de lagartijas (Goldberg, 1970; Uribe et al., 1995, 1996), cocodrilos (Uribe y Guillette, 2000) y tortugas (Pérez-Bermúdez et al., 2012); mientras que la vitelogénesis en *S. grammicus* difiere de lo descrito para otros reptiles. Uribe et al. (1995) describen en *S. torquatus torquatus* pequeños gránulos de vitelo esféricos y acidófilos en la superficie del ovocito, mientras que la vitelogénesis avanza estos incrementan en número, son más grandes y migran hacia la región central del ovoplasma donde exhiben diferentes morfologías, algunos son homogéneos en su estructura, otros contienen vacuolas de diferentes tamaños, donde otros presentan gránulos. Se ha hipotetizado que las plaquetas vitelinas se forman por la fusión de materiales de vitelo transportado de fuera del folículo ovárico al ovoplasma (Guraya, 1989). El proceso de vitelogénesis en *S. torquatus torquatus* descrito anteriormente es similar al de casi todos los reptiles (Goldberg, 1970; Guraya, 1989; Uribe et al., 1995, 1996; Uribe y Guillette, 2000; Ochotorena et al., 2005; Uribe et al., 2010; Pérez-Bermúdez et al., 2012), excepto en el género *Mabuya*, que por tener la característica de poseer un huevo microlécito, la ovogénesis presenta características particulares (ver Gómez y Ramírez-Pinilla, 2004; Hernández-Franyutti et al., 2005).

La vitelogénesis observada en los ovocitos de *S. grammicus*, presenta un patrón diferente al de todos los demás reptiles, donde al inicio de la vitelogénesis se pueden observar varios gránulos de vitelo que se encuentran cerca de la zona pelúcida y son pequeños en comparación con aquellos que se encuentran en la zona central del ovoplasma

(Fig. 23C), también se observa la formación de pequeñas gotas de grasa distribuidas irregularmente en el ovoplasma del ovocito (Fig. 23). Conforme avanza la vitelogénesis, parece apreciarse un patrón en donde conforme avanzan estas plaquetas hacia la región central del ovocito, se fusionan formando vitelo acidófilo e hialino (Fig. 23B-C). Esta característica del vitelo en *S. grammicus* no se ha descrito en ninguna otra especie del género *Sceloporus* (*S. jarrovii*: Goldberg, 1970; *S. scalaris*: Newlin, 1976; *S. aeneus*: Guillette y Jones, 1985; *S. mucronatus*: Estrada-Flores et al., 1990; *S. torquatus torquatus*: Uribe et al., 1995), e incluso en la literatura disponible no se ha reportado algo similar para los reptiles (ver Guraya, 1989; Uribe, 2002a; Uribe et al., 2010).

Como lo que sucede con otras especies, el ovocito de *S. grammicus* es rodeado por la zona pelúcida, la cual está formada por una banda hialina y una zona radiada. Durante la foliculogénesis la zona pelúcida rodea los ovocitos e incrementa progresivamente en espesor conforme avanza la ovogénesis. En particular, la zona radiada aumenta, lo cual indica el desarrollo de abundantes microvellosidades asociadas con el transporte de sustancias del epitelio folicular al ovoplasma durante la vitelogénesis (Guraya, 1989). Esta morfología es similar a la zona pelúcida de otras especies de lagartijas (Goldberg, 1970; Uribe et al., 1995, 1996; Hernández-Franyutti et al., 2005).

Durante el crecimiento folicular se presentaron cambios morfológicos muy evidentes en la granulosa de *S. grammicus*. La granulosa es una sola capa delgada de células cúbicas rodeando el folículo primordial que después se transforma en polimórfica durante la previtelogénesis, con tres distintos tipos de células antes del inicio de la vitelogénesis. Conforme la vitelogénesis progresa, la granulosa se transforma de nuevo en una capa de células cúbicas. La reducción de la granulosa es una consecuencia de la pérdida de las células piriformes. Durante la vitelogénesis temprana, algunas de las células piriformes exhiben gránulos acidófilos en su citoplasma, muy similar a pequeñas plaquetas vitelinas que se observan en el ovoplasma después del inicio de la vitelogénesis, sugiriendo que ellas pueden contribuir en la función del transporte del vitelo.

El patrón del desarrollo de la granulosa observado en esta especie es similar a lo descrito para otras especies de lagartijas ovíparas (*Ctenosaura pectinata*: Uribe et al., 1996; *Crotaphytus collaris* y *Eumeces obsoletus*: Fox y Guillette, 1987) y vivíparas (*S. torquatus torquatus*: Uribe et al., 1995 y *Mabuya brachypoda*: Hernández-Franyutti et al., 2005). Se

ha sugerido que las células piriformes están relacionadas con el crecimiento del ovocito, específicamente se ha mencionado que los ribosomas y otros materiales del citoplasma, son transferidos al interior del ovocito (Taddei, 1972; Andreucetti et al., 1978), donde otros autores han hipotetizado que las células piriformes sirven de asistencia al transporte de precursores de vitelo en el ovocito (Neaves, 1971; Filosa y Taddei, 1976; Uribe et al., 1995, 1996; Hernández-Franyutti et al., 2005). Las observaciones en este estudio sugieren que en *S. grammicus* estas células pueden servir en ambas propiedades, aunque el significado funcional de las células piriformes aún permanece oculto. Por lo anterior, se sugiere realizar estudios adicionales identificando el rol exacto de las células piriformes en el crecimiento y maduración folicular.

Los folículos atrésicos fueron observados durante previtelogénesis y vitelogénesis, aunque ellos fueron más comunes en folículos previtelogénicos con una granulosa polimórfica, tal como lo reportado en otras lagartijas (Goldberg, 1970; Fox y Guillette, 1987; Uribe et al., 1995; Hernández-Franyutti et al., 2005). Las características morfológicas de los folículos atrésicos de *S. grammicus* son similares a las descritas para otros reptiles (Goldberg, 1970; Fox y Guillette, 1987; Guraya, 1989, Uribe et al., 1995). Durante la previtelogénesis en *S. grammicus* los folículos atrésicos muestran una desorganización en el ovoplasma y una zona pelúcida que presenta ligeros pliegues (Fig. 28A), en algunos de estos folículos se observó que las células de la granulosa invaden el folículo en un solo punto, formándose una invaginación; posteriormente las células foliculares fagocitan el ovoplasma (Fig. 28B). Esta característica es similar a las descripciones por Uribe et al. (1995) en *S. torquatus torquatus*. En los folículos vitelogénicos de *S. grammicus* las células de la granulosa se mueven al ovoplasma y el contenido del vitelo es digerido gradualmente por fagocitosis de las células foliculares. Esta característica es similar a las descripciones de la atresia folicular en folículos vitelogénicos de los reptiles (ver Guraya, 1989).

El cuerpo lúteo es un órgano endócrino encargado de secretar estrógenos y progesterona (Xavier, 1987; Uribe et al., 1995). En la mayoría de las especies de reptiles, el cuerpo lúteo se forma principalmente de las células de la granulosa del folículo, donde después de la ovulación se hipertrofia para formar la masa de células lúteas que son rodeadas por las capas de la teca (Guraya, 1989). Aunque los niveles de progesterona no se midieron en *S. grammicus*, los cambios en la apariencia histológica pueden indicar una

función similar a esta hormona, como se ha sugerido en otras especies de reptiles (Fox y Guillette, 1987). Algunos estudios han mostrado una correlación positiva entre la concentración de progesterona y la actividad histológica del cuerpo lúteo (p.ej. *S. jarrovii*, Guillette et al., 1981). Los cambios en la apariencia histológica del cuerpo lúteo en *S. grammicus* se asemejan a los descritos para otras especies del género *Sceloporus*, tal como *S. jarrovii* (Guillette et al., 1981), *S. aeneus* (Guillette y Jones, 1985), *S. torquatus torquatus* (Uribe et al., 1995), *S. palaciosi* (Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999), y otras especies de lagartijas como *Crotaphytus collaris* y *Eumeces obsoletus* (Fox y Guillette, 1987).

En *S. grammicus*, la formación temprana del cuerpo lúteo es caracterizada por una cavidad central irregular y una pared celular contraída. Conforme la luteogénesis progresa, el lumen desaparece, lo cual conduce a la formación de la masa de células lúteas, los vasos sanguíneos en la teca son abundantes en esta condición y el cuerpo lúteo viene a ser una estructura compacta. La morfología del cuerpo lúteo permanece en la condición antes mencionada cerca del estadio 39 y 40 del desarrollo embrionario, cuando la regresión lútea o luteólisis comienza. Una característica inicial de la luteólisis es la aparición de pequeñas y numerosas vacuolas y núcleo picnótico en las células lúteas (Fox y Guillette, 1987; Xavier, 1987; Guraya, 1989). Finalmente, en el último estadio el cuerpo lúteo exhibe células lúteas muy vacuoladas, de forma irregular y los límites de la periferia del cuerpo lúteo son difusos, como lo reportado para otras especies de lagartijas (Guillette, 1987; Xavier, 1987; Uribe et al., 1995).

En algunas especies, la regresión lútea aparece sólo antes de la oviposición (*S. aeneus*: Guillette y Jones, 1985), en otras como *S. torquatus torquatus* la luteólisis comienza justo después de los partos (Uribe et al., 1995); donde en otras el cuerpo lúteo se degenera hasta el último tercio de la gestación (*S. jarrovii*: Guillette et al., 1981; *S. bicanthalis*: Guillette y Jones, 1985). Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz (1999) analizaron las diferentes características del cuerpo lúteo en *S. palaciosi*, donde ellos señalan que la regresión del cuerpo lúteo se presenta después del primer tercio de la gestación (estadio embrionario 30). Estos datos de las especies mencionadas anteriormente (*S. jarrovii*: Guillette et al., 1981; *S. aeneus*, *S. bicanthalis*: Guillette y Jones, 1985; *S. palaciosi*: Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999; *S. grammicus*: este estudio),

excepto para *S. torquatus torquatus* (Uribe et al., 1995), sugieren la existencia de otras fuentes hormonales para las últimas etapas de gestación, tal como glándulas adrenales (Guillette y Fox, 1985), folículos atrésicos (Guraya y Varma, 1976) y placenta (Guillette et al., 1981).

Los análisis macroscópico y microscópico revelaron que las hembras de Zacualtipán exhibieron una clara estacionalidad, con actividad reproductora otoñal. En esta población como en otras de la misma especie, la vitelogénesis ocurrió en el otoño (agosto-septiembre; este estudio), la ovulación y fertilización en septiembre-octubre, el desarrollo embrionario se extendió de septiembre a marzo y los partos ocurrieron en marzo y abril (Tabla 5). Este patrón es típico de especies vivíparas del género *Sceloporus* que habitan ambientes de montaña, como *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980), *S. formosus* (Guillette y Sullivan, 1985; Ramírez-Bautista y Pavón, 2009), *S. jarrovii* (Goldberg, 1971; Ramírez-Bautista et al., 2002), y *S. minor* (Ramírez-Bautista et al., 2008). Notablemente las especies mencionadas exhiben reproducción asincrónica.

Numerosas especies vivíparas que habitan ambientes de montaña exhiben ciclos reproductores asincrónicos, tal es el caso de algunas especies de las familias Scincidae (Guillette, 1983; Ramírez-Bautista et al., 1996, 1998), Phrynosomatidae (Guillette, 1982; Feria-Ortiz et al., 2001; Ramírez-Bautista et al., 2008; Hernández-Salinas et al., 2010), Anguidae (Guillette y Casas-Andreu, 1987) y Cordylidae (Flemming, 1993). La asincronía en los ciclos reproductores de machos y hembras surge porque el cortejo y apareamiento ocurre meses antes de la vitelogénesis, por lo tanto, las hembras almacenan el esperma en una “espermoteca” hasta la ovulación, posteriormente ocurre la fertilización. Estas diferencias en el comienzo de la actividad reproductora en machos y hembras sugieren que los sexos usan diferentes estímulos ambientales para el inicio de la actividad reproductora (Guillette, 1983; Ramírez-Bautista et al., 2008). Varios estudios han indicado que la ventaja de este patrón de reproducción es la protección que brindan las hembras a los embriones a las bajas temperaturas del ambiente, y que ocurran los nacimientos en la primavera, cuando el recurso es más abundante (Ballinger, 1973; Guillette, 1983; Ramírez-Bautista et al., 1998). Otra ventaja en los ambientes fríos es que las hembras gestantes pueden regular la temperatura de los embriones en desarrollo (Andrews et al., 1999).

En contraste con la población de Zacualtipán, en Tizayuca las hembras con folículos vitelogénicos fueron encontradas en diciembre, enero, febrero, abril y julio (Tabla 5), y las hembras preñadas se encontraron en todos los meses del año, excepto enero. Los embriones en estadios avanzados de desarrollo fueron encontrados en mayo, julio, octubre y diciembre (estadios 39-40), así los partos parecen ocurrir de mayo a diciembre. El ciclo reproductor de las hembras de Tizayuca difiere de las poblaciones de *S. grammicus* estudiadas anteriormente en la duración y el tiempo de su actividad reproductora, excepto en Tepeapulco (Tabla 5). En general, en las poblaciones de *S. grammicus* que habitan ambientes de montaña, los partos ocurren durante un periodo de uno o dos meses, como sucede en la población de Cantimplora, Michilía o en Zacualtipán (Tabla 5); mientras que en las poblaciones bajas, este periodo es más extenso, como ocurre en Teotihuacán (febrero-abril), Pachuca (mayo-julio), Tepeapulco (mayo-octubre) o Tizayuca (mayo-diciembre).

Similar a lo que sucede en otras especies de lagartijas, las hembras almacenan energía en forma de cuerpos grasos antes del inicio de la estación reproductora, después estas reservas disminuyen conforme avanza la estación de reproducción (Guillette y Casas-Andreu, 1981; Ortega, 1986; Jiménez-Cruz et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010), esto es debido a los altos costos energéticos que se requieren para la vitelogénesis y/o para la nutrición durante los meses más fríos (Hann y Tinkle, 1965). Las hembras de Zacualtipán presentaron los valores más pequeños de la masa de los cuerpos grasos e hígado durante los meses en los que transcurrió la vitelogénesis y el desarrollo embrionario (Fig. 8). Estos datos son similares a los observados para los machos de la misma población; lo que sugiere que la reproducción en las hembras de esta población implica un alto costo energético. En la población de Tizayuca, la inspección de la Fig. 8 muestra que la masa de los cuerpos grasos e hígado de las hembras mantuvieron sus máximos valores durante los meses que no contenían folículos vitelogénicos. Estos resultados son similares a los descritos en otras poblaciones de *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1981; Jiménez-Cruz et al., 2005); sin embargo, no siempre es este el caso. En estudios anteriores se ha encontrado que cuando ocurre la actividad reproductora, la masa de los cuerpos grasos e hígado presentan sus máximos valores, lo cual indicaría que la reproducción representa costos energéticos bajos (Ramírez-Bautista et al., 2006a; Hernández-Salinas et al., 2010); a pesar de ello, se

sabe que no es así porque durante la actividad reproductora, las hembras continúan alimentándose a una tasa menor.

En Zacualtipán, el comienzo de la vitelogénesis en las hembras coincide con un incremento de la precipitación; y alcanza su máximo valor en septiembre, cuando las hembras presentan la máxima actividad reproductora; sin embargo, no solo la precipitación, sino los tres factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) en combinación parecen estimular la masa ovárica de la hembra ($P = 0.032$), esto quiere decir que juegan un papel importante en la actividad reproductora de las hembras. En Tizayuca, al igual que lo encontrado en los machos, en las hembras no se encontró una relación entre ninguno de los factores ambientales examinados y la masa ovárica. Como se señaló anteriormente, muchos estudios han sugerido que la temperatura, precipitación y fotoperiodo, de forma individual o en combinación, juegan un papel muy importante regulando la sincronización de la reproducción en lagartijas (Mayhew, 1964; Marion, 1982; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). Estos datos sugieren que las poblaciones de la misma especie responden de diferente forma a los factores ambientales, aún en poblaciones que habitan ambientes similares (p. ej. matorral xerófilo), tal es el caso de la población de Pachuca (Ramírez-Bautista et al., 2005), Tepeapulco (Ramírez-Bautista et al., 2012) y Tizayuca (este estudio), donde no se encontró relación con ninguno de los tres factores ambientales (mencionados anteriormente) y la masa gonádica de ambos sexos, en Tilcuautla (Hernández-Salinas et al., 2010) y Teotihuacán (Jiménez-Cruz et al., 2005) donde los ambientes también son de matorral xerófilo, se encontró una relación entre los tres factores ambientales y la masa gonádica de las hembras.

El tamaño de la camada en *S. grammicus* varió entre las dos poblaciones estudiadas e incrementó con el tamaño del cuerpo en ambas localidades (Tabla 5). La correlación positiva entre el tamaño de la camada y el tamaño del cuerpo (LHC) es una característica presente de algunas especies del género *Sceloporus*, tal como *S. variabilis* (Benabib, 1994), *S. spinosus* y *S. horridus* (Valenzuela-González y Ramírez-Bautista, 2002), *S. jarrovi* (Ballinger, 1973; Ramírez-Bautista et al., 2002), *S. poinsetti* (Gadsden, 2005), *S. minor* (Ramírez-Bautista et al., 2008), y *S. formosus* (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009). Las poblaciones de altas elevaciones de *S. grammicus* tienen tamaños de camada más pequeños que las de bajas elevaciones (Ramírez-Bautista et al., 2004, 2011). Esta característica

sugiere que la población de Tizayuca está respondiendo de forma similar que las poblaciones de bajas elevaciones, (Tabla 5). La población de Zacualtipán presenta una media de tamaño de camada similar a la población de La Michilía (Tabla 5), esto puede ser debido a que ambas poblaciones habitan ambientes y elevaciones similares. Las diferencias en el tamaño de camada entre poblaciones de *S. grammicus* de altas y bajas elevaciones pueden ser una respuesta de plasticidad a las condiciones ambientales, como normas de reacción (Stearns, 1993) o presiones demográficas (Ballinger, 1977; Dunham, 1982).

En resumen, diversos estudios han mostrado que existen diferencias en las características reproductoras entre poblaciones de la misma especie con una amplia distribución (Tinkle y Ballinger, 1972; Ramírez-Bautista et al., 2004, 2011). Sin embargo, las diferencias observadas entre las poblaciones de *S. grammicus* de Zacualtipán y Tizayuca son importantes. En Zacualtipán, existe una marcada estacionalidad en la actividad reproductora de los machos y las hembras, mientras que en Tizayuca, los machos pueden ser reproductivamente activos a lo largo del año, y las hembras poseen folículos vitelogénicos y embriones a lo largo del año. La actividad reproductora estacional presente en Zacualtipán es muy común en *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Martínez, 1985; Guillette y Bearce, 1986; Méndez-de la Cruz, 1988; Jiménez-Cruz et al., 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010). Recientemente se creía que todas las poblaciones de *S. grammicus* presentaban estacionalidad en la actividad reproductora; sin embargo, un trabajo reciente de Ramírez-Bautista et al. (2012) describen una actividad diferente, misma que la encontrada para la población de Tizayuca en este estudio, reproducción continua.

En contraste a la mayoría de las poblaciones estudiadas de *S. grammicus*, la reproducción de los machos y las hembras de Zacualtipán y Tizayuca fue sincrónica (Tabla 5). El análisis histológico reveló que durante el mes de septiembre en Zacualtipán, algunos machos se encontraban en máxima actividad espermatogénica y otros en regresión con abundantes espermatozoides en el epidídimo (Tabla 4), durante este mes las hembras ovulan, y debido a que pueden presentarse apareamientos en el mismo, existe una sincronía entre los sexos. En Tizayuca, el análisis histológico reveló que los machos pueden ser sexualmente activos a través del año (Tabla 4), y las hembras poseen folículos vitelogénicos y embriones a lo largo del año, indicando también reproducción sincrónica

entre los dos sexos. La base de esta variación en la sincronía de ambos sexos actualmente se desconoce. Un posible beneficio es que el almacenamiento de los espermatozoides en las hembras no es necesario en Tizayuca o Zacualtipán, como ha sido sugerido para otras poblaciones de *S. grammicus* que también presentan reproducción sincrónica (Ortega y Barbault, 1984; Guillette y Bearce, 1986; Ramírez-Bautista et al., 2012), en contraste a las demás poblaciones que presentan reproducción asincrónica (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Martínez, 1985; Méndez-de la Cruz, 1988; Jiménez-Cruz, 2005; Ramírez-Bautista et al., 2005; Hernández-Salinas et al., 2010).

Aparentemente la prolongada estación de reproducción de los machos de Tizayuca puede estar asociada con la actividad reproductora de las hembras, en la cual la vitelogénesis y preñez se presentan durante todo el año. Como señalan Ramírez-Bautista et al. (2012), la ventaja de los machos podría ser que los apareamientos se pueden presentar a lo largo del año; el análisis histológico en Tizayuca refuerza esta hipótesis, debido a que en casi todos los meses del año existen machos en máxima actividad espermatogénica, o en regresión con abundantes espermatozoides en los conductos (Tabla 4). Esto resalta la importancia de no solo efectuar estudios que involucren análisis macroscópicos en los ciclos reproductores, sino también complementar estos datos con información microscópica (histología) en la actividad gonádica para clarificar los ciclos reproductores de los machos y las hembras. Por otro lado, la ventaja de las hembras de dar nacimientos a lo largo del año, es que posiblemente pueden disminuir el riesgo de la depredación; en contraste a que si fuera solo una puesta, como lo mencionado para algunas especies ovíparas que habitan ambientes tropicales (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista et al., 2006b).

Con base en lo anterior, este estudio aporta una importante información para el conocimiento de la biología reproductora de *S. grammicus*, en donde la reproducción continua de esta especie parece haber evolucionado en el altiplano de Hidalgo, principalmente en matorral xerófilo. Estos cambios en el comportamiento reproductor (reproducción continua) de los machos y las hembras de Tizayuca, les permiten estar en condición reproductora en cualquier época del año, si es que el alimento está disponible durante todo el tiempo; otra causa podría ser si hay una tasa de depredación fuerte en algún momento o la depredación es constante durante todo el ciclo reproductor, y por lo tanto, los

individuos tienen que reproducirse en tiempos diferidos para poder responder a esa depredación.

La apariencia histológica de los testículos de *S. grammicus* es muy similar a lo reportado para otros lacertilios. De las observaciones en los cambios histológicos ocurridos en el ovario durante la ovogénesis en esta especie, es muy aparente que la composición y estructura del vitelo es diferente de los demás reptiles, siendo hialino y homogéneo durante la vitelogénesis tardía. Futuros estudios (ultraestructura e histoquímica) deben examinar con más detalle la transformación del ovoplasma durante la vitelogénesis en *S. grammicus*, si queremos entender la evolución de este proceso esencial en esta especie y de los reptiles en general.

Por último, las diferencias encontradas en las estrategias reproductoras de las poblaciones de Zacualtipán y Tizayuca, podrían ser el resultado de una respuesta de plasticidad a las condiciones ambientales locales, que a su vez pueden indicar que estas poblaciones se encuentran en una etapa temprana de un proceso de especiación. Los resultados de este estudio sugieren que investigaciones adicionales en ecología, características de historias de vida e histología en otras poblaciones de la misma especie y en miembros del complejo *S. grammicus* deben de realizarse para poder entender más sobre la evolución de las diferentes estrategias reproductoras en el género *Sceloporus*.

Conclusiones

1. En Tizayuca los machos tendieron a ser más grandes que las hembras en LHC, mientras que en Zacualtipán no se encontró diferencia entre los dos sexos. Así, la variación observada en las características morfológicas entre las poblaciones estudiadas de *S. grammicus* sugiere que las generalizaciones sobre los patrones de dimorfismo sexual en *Sceloporus* deben hacerse con precaución, especialmente cuando los datos en múltiples poblaciones de cada especie son pocos.
2. En Zacualtipán se encontró una marcada estacionalidad en la actividad reproductora de los machos y las hembras, así como sincronía entre los dos sexos. En contraste, los machos de Tizayuca pueden ser sexualmente activos a través del año y las hembras poseen folículos vitelogénicos y embriones a lo largo del año, indicando también reproducción sincrónica entre los dos sexos.

3. El tamaño de la camada en *S. grammicus* varió entre las dos poblaciones estudiadas e incrementó con el tamaño del cuerpo en ambas localidades.
4. En Zacualtipán, la masa testicular de los machos estuvo relacionada con la precipitación, y en las hembras se encontró una relación entre los tres factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) y la masa ovárica. En contraste, en Tizayuca no se encontró una relación entre ninguno de los factores ambientales examinados y la masa testicular de los machos o la masa ovárica de las hembras.
5. En los machos de *S. grammicus*, la estructura testicular y el epidídimo, así como también el desarrollo de las células germinales a lo largo de la espermatogénesis en ambas poblaciones, exhiben la misma morfología que lo reportado para otros taxones de reptiles. Por otro lado, la morfología general del ovario de las hembras no mostró diferencias entre las dos poblaciones, así estas características son similares a lo reportado para otras especies del género *Sceloporus* y otros reptiles. Sin embargo, las observaciones en los cambios histológicos ocurridos en el ovario durante la ovogénesis en *S. grammicus*, mostraron que la composición y estructura del vitelo difiere de lo descrito para todos los reptiles, siendo hialino y homogéneo durante la vitelogénesis tardía.
6. Ambas poblaciones presentan un ciclo espermatogénico identificado con 7 estadios, y un ciclo de la ovogénesis identificado con 10 estadios.
7. Los resultados obtenidos por mediciones macroscópicas pueden ser buenos indicadores de los ciclos reproductores; sin embargo, es necesario complementar estos datos con información microscópica (histología) en la actividad gonádica para clarificar los ciclos reproductores de los machos y las hembras (p.ej. etapas del ciclo espermatogénico, espermiación, etapas de previtelogénesis y vitelogénesis).
8. Las diferencias encontradas en las estrategias reproductoras de las poblaciones estudiadas en este trabajo podrían ser el resultado de una respuesta de plasticidad a las condiciones ambientales locales, adaptación local, o interacciones entre los genes y el ambiente, que a su vez pueden indicar que cada población se encuentra bajo la fuerza de un proceso de especiación.

LITERATURA CITADA

- Aguilar, M.M., Coutiño, B.B. & Salinas, P.R. (1996) *Manual general de técnicas histológicas e histoquímicas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Andreucetti, P., Taddei, C. & Filosa, S. (1978) Intercellular bridges between follicle cells and oocyte during the differentiation of follicular epithelium in *Lacerta sicula* raf. *Journal of Cell Science* 33, 341-350.
- Andrews, R.M., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Rodríguez-Romero, F. (1999) Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 33, 93-100.
- Arévalo, E., Porter, C.A., González, A., Mendoza, F., Camarillo, J.L. & Sites, J.W., Jr. (1991) Population cytogenetics and evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central México. *Herpetological Monographs* 5, 79-115.
- Astronomical Almanac. (1984) United States Government Printing Office and Her Majesty's Stationary Office, Washington, D.C., and London, UK.
- Ballinger, R.E. (1973) Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54, 269-283.
- Ballinger, R.E. (1977) Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in lizard. *Ecology* 58, 628-635.
- Benabib, M. (1994) Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8, 160-180.
- Benabib, M., Kjer, K.M. & Sites, J.W., Jr. (1997) Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and evolution of viviparity in the *Sceloporus scalaris* group (Reptilia, Squamata). *Evolution* 51, 1262-1275.
- Blackburn, D.G. (2000) Classification of the reproductive patterns of amniotes. *Herpetological Monographs* 14, 371-377.
- Carpenter, G.C. (1995) The ontogeny of a variable social badge: throat color development in three lizards *Urosaurus ornatus*. *Journal of Herpetology* 29, 7-13.
- Casas-Andreu, G. & Valenzuela-López, G. (1984) Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. *Anales del Instituto de Biología (UNAM) Serie Botánica* 55, 253-261.

- Cox, R.M. (2006) A test of the reproductive cost hypothesis for sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Animal Ecology* 75, 1361-1369.
- Dufaure, J.P. & Hubert, J. (1961) Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives Anatomic Microscopie Morphologie Experimental* 50, 309-328.
- Dunham, A.E. (1982) Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38, 208-221.
- Dunham, A.E. & Miles, D.B. (1985) Patterns of covariations in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny considered. *American Naturalist* 126, 208-221.
- Duvall, D., Guillette, L.J., Jr. & Jones, R.E. (1982) Environmental control of reptilian reproductive cycles. *Biology of Reptilia*. C. Gans & F.H. Pough (eds.), pág. 201-231, Vol. 13D. Academic Press, New York, U.S.A.
- Estrada-Flores, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Méndez-de la Cruz, F.R. & Casas-Andreu, G. (1990) Gonadal changes throughout the reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 46, 43-50.
- Feria-Ortiz, M., Nieto-Montes de Oca, A. & Salgado-Ugarte, I.H. (2001) Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35, 104-112.
- Ferreira, A., Laura, I., & Dolder, H. (2002) Reproductive cycle of male Green iguanas, *Iguana iguana* (Reptilia: Sauria: Iguanidae), in the Pantanal region of Brazil. *Brazilian Journal of Morphological Science* 19, 23-28.
- Ferreira, A., Silva, D.N., Van Sluys, M. & Dolder, H. (2009) Seasonal changes in testicular and epididymal histology of the Tropical lizard, *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987), during its reproductive cycle. *Brazilian Journal of Biology* 69, 429-435.
- Filosa, S. & Taddei, C. (1976) Intercellular bridges in lizard oogenesis. *Cell differentiation* 5, 199-206.
- Fitch, H.S. (1970) Reproductive cycles in lizard and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* 52, 1-247.

- Fitch, H.S. (1978) Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin*, 51, 441-461.
- Flemming, A.F. (1993) The male reproductive cycle of the lizard *Pseudocordylus m. melanotus* (Sauria: Cordylidae). *Journal of Herpetology* 27, 473-478.
- Fox, S.L. & Guillette, L.J., Jr. (1987) Luteal morphology, atresia, and plasma concentrations during the reproductive cycle of two oviparous lizards, *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. *The American Journal of Anatomy* 179, 324-332.
- Gadsden, H. (2005) Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsettii* Baird y Girard 1852 (Squamata: Phrynosomatidae) en el centro del desierto Chihuahuense, México.
- García, E. (1981) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3rd ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Goldberg, S.R. (1970) Seasonal ovarian histology of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Journal of Morphology* 132, 265-276.
- Goldberg, S.R. (1971) Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Herpetologica* 27, 123-131.
- Goldberg, S.R. & Lowe, C.H. (1966) The reproductive cycle of the Western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southern Arizona. *Journal of Morphology* 118, 543-548.
- Goldberg, S.R. & Parker, W.S. (1975) Seasonal testicular histology of the colubrid snakes *Masticophis taeniatus* and *Pitouphis melanoleucus*. *Herpetologica* 31, 317-322.
- Gómez, D. & Ramírez-Pinilla, M.P. (2004) Ovarian histology of the placentotrophic *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *Journal of Morphology* 259, 90-105.
- Gorman, G.C. & Licht, P. (1974) Seasonality in ovarian cycles among tropical *Anolis* lizards. *Ecology* 55, 360-369.
- Gribbins, K.M. (2010) Temperate reptilian spermatogenesis: A new amniotic mode of germ cell development. *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*. O. Hernández-Gallegos, F.R. Méndez-de la Cruz & J.F. Méndez-Sánchez (eds.), pág. 137-167. Estado de México, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Gribbins, K.M. (2011) Reptilian spermatogenesis: A histological and ultrastructural perspective. *Spermatogenesis*. Y. Cheng (eds.), pág. 250-269, 1:3. Landes Bioscience, Austin, TX.

- Gribbins, K.M. & Gist, D.H. (2003) Cytological evaluation of spermatogenesis within the germinal epithelium of male European wall lizard, *Podarcis muralis*. *Journal of Morphology* 258, 296-306.
- Gribbins, K.M., Elsey, R.M. & Gist, D.H. (2006) Cytological evaluation of the germ cell development strategy within the testis of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Acta Zoologica* 87 59–69.
- Gribbins, K.M., Gist, D.H. & Congdon, J. (2003) Cytological evaluation of spermatogenesis in the Red-eared slider, *Trachemys scripta*. *Journal of Morphology* 255, 337–346.
- Gribbins, K.M., Rheubert, J.L., Anzalone, M.L., Siegel, D.S. & Sever, D.M. (2010) Ultrastructure of spermiogenesis in the Cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus* (Squamata: Viperidae: Crotalinae). *Journal of Morphology* 271, 293-304.
- Gribbins, K.M., Rheubert, J.L., Siegel, D.S., Collier, M.H. & Sever, D.M. (2008) Histological analysis of spermatogenesis and the germ cell development strategy within the testis of the male Western Cottonmouth snake, *Agkistrodon piscivorus leucostoma*. *Annals of Anatomy* 190, 461–476.
- Gribbins, K.M., Anzalone, M., Collier, M., Granados-González, G., Villagrán-Santa Cruz, M & Hernández-Gallegos, O. (2011) Temporal germ cell development strategy during continuous spermatogenesis within the montane lizard, *Sceloporus bicanthalis* (Squamata; Phrynosomatidae). *Theriogenology* 76, 1090-1099.
- Gribbins, K.M., Rheubert, J.L., Poldemann, E.H., Collier, M.H., Wilson, B. & Wolf, K. (2009) Continuous spermatogenesis and the germ cell development strategy within the testis of the Jamaican Gray anole, *Anolis lineatopus*. *Theriogenology* 72, 484–492.
- Guarino, F.B., Paulesu, L., Cardone, A., Bellini, L., Ghiara, G. & Angelini, F. (1998) Endocrine activity of the corpus luteum and placenta during pregnancy in *Chalcides chalcides* (Reptilia: Squamata). *General and Comparative Endocrinology* 111, 261-270.
- Guillette, L.J., Jr. (1982) The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38, 94-103.

- Guillette, L.J., Jr. (1983) Notes concerning reproduction of the montane skink, *Eumeces copei*. *Journal of Herpetology* 17, 144-148.
- Guillette, L.J., Jr. & Bearce, D.A. (1986) The reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus grammicus disparilis*. *Transactions of the Kansas Academy Science* 89, 31-39.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. (1980) Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14, 143-147.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. (1981) Seasonal variation in fat body weights of the Mexican high elevation lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 15, 366-371.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. (1987) The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43, 29-38.
- Guillette, L.J., Jr. & Jones, R.E. (1985) Ovarian, oviductal and placental morphology of the reproductively bimodal lizard *Sceloporus aeneus*. *Journal of Morphology* 184, 85-98.
- Guillette, L.J., Jr. & Méndez-de la Cruz, F.R. (1993) The reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus*. *Journal of Herpetology* 27, 168-174.
- Guillette, L.J., Jr. & Sullivan, W.P. (1985) The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus formosus*. *Journal of Herpetology* 19, 474-480.
- Guillette, L.J., Jr., Spielvogel, S. & Moore, F.L. (1981) Luteal development, placentation, and plasma concentration in the viviparous lizard *Sceloporus jarrovi*. *General and Comparative Endocrinology* 43, 20-29.
- Guraya, S.S. (1989) *Ovarian Follicles in Reptiles and Birds*. Berlin: Springer-Verlag.
- Guraya, S.S & Varma, S.K. (1976) Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the house lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Acta Morphologica Neerlando-Scandinavica* 14, 165-192.
- Hann, W. & Tinkle, D.W. (1965) Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Experimental Zoology* 158, 79-86.

- Hernández-Franyutti, A. & Uribe, M.C. (2012) Seasonal spermatogenesis cycle and morphology of germ cells in the viviparous lizard *Mabuya brachypoda* (Squamata, Scincidae). *Journal of Morphology* 273, 1199-1213.
- Hernández-Franyutti, A., Uribe, M.C. & Guillette, L.J., Jr. (2005) Oogenesis in the viviparous matrotrophic lizard *Mabuya brachypoda*. *Journal of Morphology* 265, 152-164.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Andrews, R. (2002) Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central Mexico. *Herpetologica* 58, 415-421.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A. & Smith, G.R. (2010) Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, México. *Herpetologica* 66, 12-22.
- Hess, R.A. & de Franca, L.R. (2008) Spermatogenesis and cycle of the seminiferous epithelium. *Molecular Mechanisms in Spermatogenesis*. Y. Cheng (ed.), pág. 1-15. Landes Bioscience and Springer Science.
- Inger, R.F. & Greenberg, B. (1966) Annual reproductive patterns of lizards from a Bornean rain forest. *Ecology* 47, 1007-1021.
- Jiménez-Cruz, E., Ramírez-Bautista, A., Marshall, J.C., Lizana-Avia, M. & Nieto-Montes de Oca, A. (2005) Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, México. *The Southwestern Naturalist* 50, 178-187.
- Jones, R.E., Swain, T., Guillette, L.J., Jr. & Fitzgerald, K.T. (1982) The comparative anatomy of lizard ovaries, with emphasis on the number of germinal beds. *Journal of Herpetology* 16, 240-252.
- Lara-Góngora, G. (2004) A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *grammicus* complex from Chihuahua and Sonora, México. *The Maryland Herpetological Society* 40, 1-45.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. & Ballinger, R.E. (2001) Sexual dimorphism and body temperatures of *Sceloporus siniferus* from Guerrero, México. *Western North American Naturalist* 61, 498-500.

- Leyte-Manrique, A. (2011) Especiación en el complejo *Sceloporus grammicus*: Evidencias morfológicas y ecológicas. Tesis Doctoral, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U. y Ramírez-Bautista, A. (2005) *Sceloporus grammicus* (Mezquite Lizard). Cannibalism. *Herpetological Review* 36, 454.
- Licht, P. (1973) Environmental influences on the testis cycles of the lizards *Dipsosaurus dorsalis* and *Xantusia vigilis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 45, 7-20.
- Marion, K.R. (1982) Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38, 26-39.
- Marion, K. R. & Sexton, O.J. (1971) Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus malaquiticus* in Costa Rica. *Copeia* 1971, 517-520.
- Marshall, J.C., Arévalo, E., Benavides, E., Sites, J.L. & Sites, J.W., Jr. (2006) Delimiting species: comparing methods for Mendelian characters using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) complex. *Evolution* 60, 1050-1065.
- Martínez, R. (1985) Estudio comparativo de dos poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus microlepidotus*, en el Ajusco y Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mayhew, W.W. (1964) Photoperiodic responses in three species of the lizard genus *Uma*. *Herpetologica* 20, 95-113.
- Mayhew, W.W. (1965) Growth response to photoperiodic stimulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 14, 209-216.
- Mayhew, W.W. & Wright, S.J. (1970) Seasonal changes in testicular histology of three species of the lizard genus *Uma*. *Journal of Morphology* 130, 163-186.
- McKinney, R.B. & Marion, K.R. (1985) Reproductive and fat body cycles in the male lizard, *Sceloporus undulatus*, from Alabama, with comparisons of geographic variation. *Journal of Herpetology* 19, 208-217.
- Méndez-de la Cruz, F. (1988) Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia:

- Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Andrews, R.M. (1998) Evolution of viviparity on lizard of genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54, 521-532.
- Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Cuellar, O. (1994) Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographica* 70, 59-67.
- Michaud, E.J. & Echternacht, A.C. (1995) Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *Journal of Herpetology* 29, 86-97.
- Moran, M.D. (2003) Arguments for rejecting the sequential Bonferroni on ecological studies. *Oikos* 100, 403-405.
- Neaves, W.B. (1971) Intercellular bridges between follicle cells and oocyte in the lizard *Anolis carolinensis*. *The Anatomical Record* 170, 285-302.
- Newlin, M.E. (1976) Reproduction in the bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*. *Herpetologica* 32, 171-184.
- Ochotorena, A.S., Uribe-Aranzábal, M.C. & Guillette, L.J., Jr. (2005) Seasonal gametogenic cycles in a Cuban tropical lizard, *Anolis porcatius*. *Journal of Herpetology* 39, 443-454.
- Olsson, M. (1994) Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour* 48, 607-613.
- Ortega, A. (1986) Fat Body cycles in a montane population of *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology* 20, 104-108.
- Ortega, A. & Barbault, R. (1984) Reproductive cycles in the mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology* 18, 168-175.
- Palmer, B.D., DeMarco, G. & Guillette, L.J., Jr. (1997) Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard *Sceloporus woodi*. *Journal of Morphology* 217, 205-217.
- Pearson, D., Shine, R. & Williams, A. (2002) Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia* 131, 418-426.

- Pérez-Bermúdez, Ruiz-Urquiola, A., Lee-González, I., Petric, B., Almaguer-Cuenca, N., Sanz-Ochotorena, A. & Espinosa-López, G. (2012) Ovarian follicular development in the hawksbill turtle (Cheloniidae: *Eretmochelys imbricata* L.). *Journal of Morphology* 273, 1338-1352.
- Pianka, E.R. (1970) Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51, 703-20.
- Ramírez-Bautista, A. & Pavón, N. (2009) Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 553-563.
- Ramírez-Bautista, A. & Vitt, L.J. (1997) Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53, 423-431.
- Ramírez-Bautista, A. & Vitt, L.J. (1998) Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *The Southwestern Naturalist* 43, 381-390.
- Ramírez-Bautista, A., Balderas-Valdivia, C. & Vitt, L.J. (2000) Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000, 712-722.
- Ramírez-Bautista, A., Barba-Torres, J. & Vitt, L.J. (1998) Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretero, México. *Journal of Herpetology* 32, 18-24.
- Ramírez-Bautista, A., García-Collazo, R. & Guillette, L.J., Jr. (2006b) Reproductive, fat body and liver cycles of male and female Rose-Bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of Southern Veracruz, Mexico. *Southwestern Naturalist* 51, 163-171.
- Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz, E. & Marshall, J.C. (2004) Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist* 64, 175-183.
- Ramírez-Bautista, A., Maciel-Mata, C.A. & Martínez-Morales, M.A. (2005) Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. *Acta Zoologica Sinica* 51, 998-1005.

- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O. & Sites, J.W., Jr. (2002) Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central México. *Journal of Herpetology* 36, 225-233.
- Ramírez-Bautista, A., Guillette, L.J., Jr., Gutiérrez-Mayén, G. & Uribe-Peña, Z. (1996) Reproductive biology of the lizard *Eumeces copei* (Lacertilia; Scincidae) from the Eje Neovolcánico, Mexico. *Southwestern Naturalist* 41, 103-110.
- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., Leyte-Manrique, A. & Sánchez-Rojas, G. (2006a): Influencia del cuerpo graso e hígado en la reproducción de cuatro poblaciones de la lagartija *Sceloporus grammicus* del estado de Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 14, 1-11.
- Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Marshall, J.C. & Smith, G.R. (2011) Effects of elevation on litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist* 71, 215-221.
- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O., Stephenson, B.P. & Smith, G.R. (2008) Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar Region, San Luis Potosí, Mexico. *Herpetological Journal*, 18, 121-127.
- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B.P., Lozano, A., Uribe-Rodríguez, H. & Leyte Manrique, A. (2012) Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Ecology and Evolution* 2, 1903-1908.
- Rand, M.S. (1992) Hormonal control of polymorphic and sexually dimorphic coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *General and Comparative Endocrinology* 88, 461-468.
- Rheubert, J.L., McHugh, H.H, Collier, M.H., Sever, D.M. & Gribbins, K.M. (2009) Temporal germ cell development strategy during spermatogenesis within the testis of the Ground Skink, *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae). *Theriogenology* 72, 54-61.
- Rice, W.R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223-225.

- Ruby, D.E. (1978) Seasonal changes in the territorial behavior of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1978, 430-438.
- Ruby, D.E. (1981) Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Natural Selection and Social Behavior*. R.D. Alexander, D.W. Tinkle (eds.), pág. 96-107. New York, Chiron Press.
- Ruibal, R., Philibosnian, R. & Adkings, J.L. (1972) Reproductive cycle and growth in the lizard *Anolis acutus*. *Copeia* 1972, 509-518.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa Wiley, Ciudad de México, México.
- Sexton, O.J., Ortleb, E.P., Hathaway, L.M., Ballinger, R.E. & Licht, P. (1971) Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52, 201-215.
- Shine, R. (1983) Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39, 1-8.
- Sites, J.W., Jr., Archie, J.W., Cole, C.J. & Flores-Villela, O. (1992) A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae) Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin American Museum of Natural History* 213, 1-110.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A. & Ballinger, R.E. (2003) Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard *Sceloporus ochoteranae*. *Southwestern Naturalist* 48, 123-126.
- Somma, C.A. & Brooks, G.R. (1976) Reproduction in *Anolis oculatus*, *Ameiva fuscata* and *Mabuya mabouya* from Dominica. *Copeia* 1976, 249-256.
- Stamps, J.A. (1983) Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. *Lizard ecology: studies of a model organism*. R.B Huey & E.R. Pianka (eds.), pág. 149-160. Harvard University.
- StatSoft, Inc. (2004) STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stearns, S.C. (1993) *The evolution of life histories*. New York, Oxford University Press.
- Stephenson, B.P. & Ramírez-Bautista, A. (2012) Did sexually dimorphic dorsal coloration evolve by a pre-existing bias in males in the lizard *Sceloporus minor*?. *Evolutionary Ecology* 26, 1277-1291.

- Sutherland, W.J. (1998) The importance of the behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56, 801-809.
- Taddei, C. (1972) The significance of pyriform cells in the ovarian follicle of *Lacerta sicula*. *Experimental Cell Research* 72, 562-566.
- Tinkle, D.W. (1969) The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life history of lizards. *The American Naturalist* 103, 501-516.
- Tinkle, D.W. & Ballinger, R.E. (1975) *Sceloporus undulatus*: a study of a intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53, 570-584.
- Tokarz, R.R. (1978) Oogonial proliferation, oogenesis and folliculogenesis in non-mammalian vertebrates. *The Vertebrate Ovary-Comparative Biology and Evolution* R.E. Jones (ed.), pág. 145-179. New York: Plenum Press.
- Trauth, S.E. (1978) Ovarian cycle of *Crotaphytus collaris* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae) from Arkansas with emphasis on corpora albicaria, follicular atresia and reproductive potential. *Journal of Herpetology* 12, 461-470.
- Uribe, M.C. (2002a) Aparato reproductor femenino. *Atlas de Histología de Vertebrados*. E. Estrada-Flores & M.C. Uribe-Aranzábal (eds.), pág. 149-171. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Uribe, M.C. (2002b) Aparato reproductor masculino. *Atlas de Histología de Vertebrados*. E. Estrada-Flores & M.C. Uribe-Aranzábal (eds.), pág. 133-148. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Uribe, M.C. & Guillette, L.J., Jr. (2000) Oogenesis and ovarian histology of the American Alligator *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology* 245, 225-240.
- Uribe, M.C.A., Portales, G.L., & Guillette, L.J., Jr. (1996) Ovarian Folliculogenesis in the oviparous Mexican lizard *Ctenosaura pectinata*. *Journal of Morphology* 230, 99-102.
- Uribe, M.C., Hernández-Franyutti, A.A., Sanz-Ochotorena, A. & González-Porter, G. (2010) Estructura comparada de los folículos ováricos en reptiles. *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*. Hernández-Gallegos, F.R. Méndez-de la Cruz & J.F. Méndez-Sánchez (eds.), pág. 169-201. Estado de México, Universidad Autónoma del Estado de México.

- Uribe, M.C.A., Mendez-Omana, M.E., González-Quintero, J.E., & Guillette, L.J., Jr. (1995) Seasonal variation in ovarian histology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus*. *Journal of Morphology* 226, 103-119.
- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A., & Casas-Andreu, G. (1999) *Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México*. Cuadernos del Instituto de Biología No. 32, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valdéz-González, M.A. & Ramírez-Bautista, A. (2002) Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 36, 36-43.
- Vial, J.L. & Stewart, J.R. (1985) The reproductive cycle of *Barisia monticola*: a unique variation among viviparous lizards. *Herpetologica* 41, 51-57.
- Villagrán-Santa Cruz, M & Méndez-de la Cruz, F.R. (1999) Corpus luteum through the gestation of *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae). *Copeia* 1999, 214-218.
- Villagrán-Santa Cruz, M., Méndez-de la Cruz, F.R. & Parra-Gámez, L. (1994) Ciclo espermatogénico del lacertilio *Sceloporus mucronatus* (Reptilia: Phrynosomatidae). *Revista de Biología Tropical* 42, 289-296.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2009) *Herpetology*. 3rd Ed. Academic Press, Elsevier.
- Vitt, L.J. & Congdon, J.D. (1978) Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112, 595-608.
- Vitt, L.J. & Price, H.J. (1982) Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38, 237-255.
- Wiens, J.J., Kuczynski, C.A., Afrif, S. & Reeder, T.W. (2010) Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular Phylogenetics Evolution* 54, 150-161.
- Wildt, D.E. (1989) Reproductive research in conservation biology: Priorities and avenues for support. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 20, 391-395.
- Wilhoft, D.C. (1963) Gonadal histology and seasonal changes in tropical Australian lizard, *Leiopisma rhomboidalis*. *Journal of Morphology* 113, 185-204.

Xavier, F. (1987) Functional morphology and regulation of the corpus luteum. *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*. D.O. Norris & R.E. Jones (eds.), pág. 241-282. New York: Plenum Press.

Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.