



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO
DE HIDALGO**

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE DOS
POBLACIONES DE *SCELOPORUS GRAMMICUS* (SAURIA:
PHRYNOSOMATIDAE) DEL ESTADO DE HIDALGO,
MÉXICO**

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

URIEL HERNÁNDEZ SALINAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA

Pachuca Hidalgo,

Diciembre del 2006.

Índice

	Resumen -----	1
I.	Introducción -----	2
II.	Antecedentes de reproducción en lagartijas -----	4
	Modos de reproducción en lagartijas -----	4
	Oviparidad y vivíparidad en lagartijas -----	5
III.	<i>Sceloporus grammicus</i> -----	7
	Distribución de <i>Sceloporus grammicus</i> -----	7
	El grupo <i>grammicus</i> en especiación -----	8
	Justificación -----	9
	Hipótesis -----	10
IV.	Objetivos -----	10
V.	Materiales y métodos -----	12
	Localización geográfica -----	12
	Aspectos físico-bióticos del área de estudio -----	13
	Tipo de vegetación -----	13
	Tamaño de muestra y trabajo de campo -----	13
	Trabajo de laboratorio -----	16
VI.	Análisis de reproducción -----	17
	Longitud Hocico Cloaca a la madurez sexual -----	17
	Tamaño de la camada con la longitud hocico cloaca -----	17
	Ciclo de las gónadas, cuerpos grasos e hígado -----	18
	Dimorfismo sexual -----	18
	Relación de los factores ambientales con la actividad reproductiva -----	19
VII.	Resultados -----	20
	Longitud hocico cloaca a la madurez sexual -----	20
	Dimorfismo sexual -----	20
	Tamaño de la camada -----	23
	Ciclos reproductivos de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	26
	Factores ambientales y reproducción de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	28
	Ciclo de los cuerpos grasos de los machos de la población de La Estanzuela Y Tilcuautla -----	28
	Ciclo del hígado de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	31
	Ciclo reproductivo de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	33
	Factores ambientales y actividad reproductiva de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	35
	Relación del tamaño de la camada con la LHC de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	35
	Ciclo de los cuerpos grasos de las hembras de la población de La estanzuela y Tilcuautla -----	37

	Ciclo del hígado de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla -----	39
VIII.	Discusión -----	41
	LHC mínima a la madurez sexual -----	41
	Tamaño de la camada -----	41
	Relación entre el tamaño de la camada y la LHC de las hembras -----	44
	Dimorfismo sexual -----	44
	Ciclos reproductivos -----	45
	Ciclos de los cuerpos grasos e hígado -----	48
	Factores ambientales contra actividad reproductiva -----	49
IX.	Conclusiones -----	51
X.	Literatura citada -----	55
XI.	Apéndices -----	62

Resumen

Los estudios sobre variación geográfica en las características reproductivas entre poblaciones de la misma especie han mostrado que éstas son evidentes. *Sceloporus grammicus* pertenece al complejo del mismo nombre, que se distribuye desde el norte de México, altiplanicie Mexicana y montañas de Oaxaca. A la fecha se sabe que las características reproductivas de las poblaciones de montaña y las de la Altiplanicie Mexicana varían en la longitud hocico-cloaca (LHC) a la madurez sexual, periodo reproductivo, tamaño de la camada y tamaño de la cría al nacer. En este trabajo se presentan algunas características reproductivas de la lagartija vivípara *S. grammicus* de las localidades de La Estanzuela y Tilcuautla del estado de Hidalgo. Los objetivos fueron: (1) conocer la LHC mínima a la madurez sexual de ambos sexos, (2) conocer los ciclos reproductivos, cuerpos grasos e hígado (3) determinar si los factores ambientales influyen en la actividad reproductiva, (4) conocer el tamaño medio de la camada (TMC) de las hembras, y (5) conocer si el TMC está correlacionada con la LHC de las hembras. La colecta de datos se realizó de enero a diciembre del 2005, la muestra fue de dos a tres machos y hembras adultas en cada sitio y mes del año. Los machos de la población de La Estanzuela alcanzaron la madurez sexual a una LHC más grande que los machos de Tilcuautla; mientras que las hembras de La Estanzuela fueron más pequeñas en la LHC a las de Tilcuautla. Los testículos de los machos de La Estanzuela incrementaron de mayo a julio, alcanzando su máximo tamaño de agosto a octubre, y decreciendo en noviembre, mientras que en la población de Tilcuautla, éstos incrementaron de junio a agosto, alcanzando su máxima masa en octubre y decreciendo en noviembre. La vitelogénesis ocurrió del mes de junio a diciembre y la ovulación en noviembre en ambas poblaciones.

I. INTRODUCCIÓN

La diversidad de anfibios y reptiles de México es alta, con cerca de 1200 especies (Ramírez-Bautista, 2002; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004). Esta diversidad es el reflejo de la compleja orografía que México presenta (Rzedowski, 1978). Los diferentes mosaicos de climas con sus diferentes tipos de vegetación han dado como resultado una riqueza alta de especies, considerada entre las más importantes del mundo (Smith y Smith, 1993). La riqueza de especies de reptiles, también refleja la evolución de diferentes formas y tamaños de cuerpos, hábitos (terrestres, arborícolas, saxícolas, diurnas y nocturnas), formas de forrajeo, entre otras (Vitt, 1992; Ramírez-Bautista, 2003, 2004). Por lo tanto, también ha evolucionado una alta diversidad de historias de vida en las especies de lagartijas que habitan en los distintos ambientes del Mundo (Vitt, 1992). Estas características de historias de vida son, edad y talla (longitud hocico-cloaca) a la primera reproducción, tasa de crecimiento, supervivencia, tamaño de la camada o puesta y periodo reproductivo (Stearns, 1984).

Los estudios comparativos sobre patrones reproductivos e historias de vida se han incrementado de manera significativa a partir de los trabajos de Tinkle (1969), Tinkle *et al.* (1970) y Ferguson *et al.* (1980). Las predicciones más importantes de Tinkle *et al.* (1970) sobre las características reproductivas son: (1) especies de madurez temprana y con tasa de crecimiento rápida, talla pequeña, vida corta, tamaño de puesta pequeña con múltiples puestas, y ovíparas; las cuales deben de ocurrir en ambientes tropicales, y (2) las especies de madurez tardía y con tasa de crecimiento lenta, talla mediana o grande, vida larga, tamaño de puesta grande, una sola puesta durante la estación reproductiva, ovíparas o vivíparas, las cuales ocurren en ambientes templados o de altas altitudes (montaña). A partir de estas hipótesis se iniciaron numerosos trabajos con la finalidad de probar estas

predicciones (Dunham y Miles, 1985; Dunham *et al.*, 1988; Miles y Dunham, 1992; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997).

Estos y otros trabajos han documentado la variación de historias de vida y demografía entre especies (Ballinger, 1973; Dunham, 1980; Valdez-González y Ramírez-Bautista, 2002; Ramírez-Bautista y G. Gutierrez-Mayen, 2003, 2004) y entre poblaciones de la misma especie (Ballinger, 1979; Ferguson *et al.*, 1980; Dunham, 1982; Benabib, 1994; Ramírez-Bautista *et al.*, 1995; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004). Las variaciones de historias de vida encontradas en estos estudios posiblemente son adaptaciones a las presiones de los diferentes ambientes en que viven las lagartijas (Ferguson *et al.*, 1980). Varios estudios sobre historias de vida de lagartijas, han intentado obtener datos empíricos para probar las hipótesis de evolución de historias de vida (Tinkle *et al.*, 1970, Vitt y Congdon, 1978; Dunham, 1982), pero esta idea está limitada por la escasez de estudios intraespecíficos (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004).

Los estudios entre poblaciones de la misma especie sobre patrones reproductivos han revelado variación geográfica en las características de historias de vida tales como: periodo reproductivo, tamaño de la camada o puesta, tamaño del huevo o del embrión, fecundidad, edad y tamaño del cuerpo a la madurez (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004). Entre grupos taxonómicos mayores (a nivel de género o familia), existen componentes del ciclo reproductivo que también varían, como la longitud del periodo reproductivo, tiempo de gestación, longitud hocico-cloaca (LHC) a la madurez sexual (*Sceloporus variabilis*: Benabib, 1994; *Sceloporus grammicus*: Ramírez-Bautista *et al.*, 2004). Se ha encontrado que la variación de estas características están relacionadas a los factores ambientales tales como alimento disponible en el ambiente (Ballinger, 1977; Dunham, 1982), duración de

buenas condiciones del ambiente (Benabib, 1994; Ramírez-Bautista, 1995) o bien la historia filogenética (Dunham y Miles, 1985; Vitt, 1992; Ramírez-Bautista, 2004).

II. ANTECEDENTES DE REPRODUCCIÓN EN LAGARTIJAS

Modos de reproducción en lagartijas

Los modos de reproducción de las lagartijas pueden ser cíclicos, donde se reportan tres modalidades ecológicas, la primera como “actividad primaveral”, donde ocurre la gametogenesis, el apareamiento y la fertilización, dando nacimientos de las crías en el verano siguiente, por ejemplo: *Gerrhonotus coeruleus* (Vitt, 1973), *Larceta vivípara* (Heulin, 1990) y *Xantusia vigilis* (Miller, 1954). El segundo modo reproductivo es el “otoñal,” donde la máxima actividad gonádica, el cortejo y los apareamientos ocurren en el verano, y todo el desarrollo embrionario, el cual se inicia en el otoño y continúa en el invierno con los nacimientos de las crías en la primavera. Algunas de las subespecies y especies que representan este modo de reproducción son: *Sceloporus grammicus microlepidotus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980) *S. torquatus* (Guillette y Méndez-De la Cruz, 1993; Feria-Ortiz *et al.*, 2001) y *Eumeces lynxe* (Ramírez-Bautista *et al.*, 1998). El tercer modo reproductivo es el continuo o acíclico con mayor actividad reproductiva durante la época de lluvias o bien de secas (Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006); y este modo de reproducción ocurre en ambientes tropicales húmedos, en especial en lagartijas geckonidos, por ejemplo *Phyllodactylus laney* (Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006). En estas especies, la temporada de lluvias es un factor que inicia la actividad reproductiva (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-De la Rosa, 2002).

Oviparidad y viviparidad en lagartijas

Especies ovíparas

La mayoría de las lagartijas depositan sus huevos cuidadosamente en nidos bien contruidos, y ahí son abandonados. Los huevos se desarrollan independientemente del cuidado de los padres y se alimentan directamente de los nutrientes de la yema (vitelo) del mismo huevo, un proceso conocido como “lecitotrofia”. En estas especies de lagartijas ovíparas, por ejemplo, los huevos de algunos geckos (*Phyllodactylus lanei*; Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006), tienen la cáscara calcificada, resistente a la pérdida de agua y son frecuentemente depositados en lugares abiertos y húmedos; mientras que la especie *Gonatodes humeralis* deposita sus huevos debajo de la corteza y piezas sueltas de madera o en troncos de los árboles (Shine y Bull 1979). Lo anterior, es una característica típica de depositar los huevos en el exterior y abandonarlos.

Algunas de las ventajas de las especies que ponen huevos es que la hembra no carga con los embriones durante todo el desarrollo, y de esta manera evita una mayor depredación, además incrementa la oportunidad de tener varios eventos reproductivos en una estación (Guillette, 1989).

Especies vivíparas

La viviparidad es definida como la retención de los embriones dentro del útero de la madre hasta que se completa el desarrollo embrionario y nace la cría. La madre debe proveer un medio uterino adecuado para el intercambio de gas, agua y nutrientes para un buen desarrollo embrionario, de este modo tuvo que evolucionar una placenta muy compleja para el intercambio de nutrientes (Blackburn 1982, 1985).

La viviparidad es considerada como una estrategia que adoptaron los reptiles para habitar los climas fríos (Guillette, 1981, 1982). Por tal motivo, una hembra que retiene sus huevos en la estación reproductiva, percha en los sitios adecuados durante los días soleados para tener una mejor y mayor termorregulación, esto le permite obtener una mayor tasa de desarrollo embrionario (Yaron, 1985). En el proceso de evolución de la oviparidad a la viviparidad se considera que un incremento en el tiempo de retención de los huevos en el oviducto llevó al decremento en el espesor de la cáscara calcárea. El adelgazamiento de la cáscara del huevo y disminución de las glándulas calcáreas hace suponer que la viviparidad surgió de la oviparidad. La viviparidad y la retención del huevo han prevalecido principalmente en las regiones frías, así como en las altas elevaciones (montañas) y altas latitudes (Tinkle y Gibbons 1977; Shine y Bull 1979).

Cerca del 20% de todas las especies de lagartijas en el mundo son vivíparas, y producen crías idénticas a los padres, pero en miniatura (Blackburn 1982, 1985). Esta estrategia reproductiva ha surgido en al menos once diferentes familias: Agamidae, Anguidae, Chamaleonidae, Cordylidae, Diplodactylidae, Phrynosomatidae, Lacertidae, Scincidae, Trogonophidae, Xantusiidae y Xenosauridae, pero no existe en las familias Helodermatidae, Varanidae, Gekkonidae, Eublepharidae, Pygopodidae, Amphisbaenidae, Biperidae, Teiidae, Gymnophthalmidae y Dibamidae (Guillette, 1985).

Algunas de las ventajas de la viviparidad son entre otras, que la madre protege a sus embriones de la depredación, otra es que los embriones están protegidos de bacterias y elementos patógenos del suelo, y que las hembras termoregulan su temperatura interna y esto favorece al desarrollo de los embriones, además, el intercambio de nutrientes con la madre por medio de una placenta permite el desarrollo completo de las crías llamada matotrófia (Blackburn, 1984).

Sin embargo, la viviparidad tiene desventajas, una de ellas es la reducción en la fecundidad o en la frecuencia de camadas, y un riesgo de depredación mayor para las madres vivíparas que en las especies ovíparas durante la preñez (Guillette, 1989).

III. *Sceloporus grammicus*

Distribución de *Sceloporus grammicus*

Sceloporus grammicus es una especie que se distribuye ampliamente desde la parte sur de Texas en Estados Unidos y Chihuahua (Smith y Taylor, 1950; Sites *et al.*, 1992) a la región norte, Eje Neovolcánico y sureste (Oaxaca) de México (Sites, 1993).

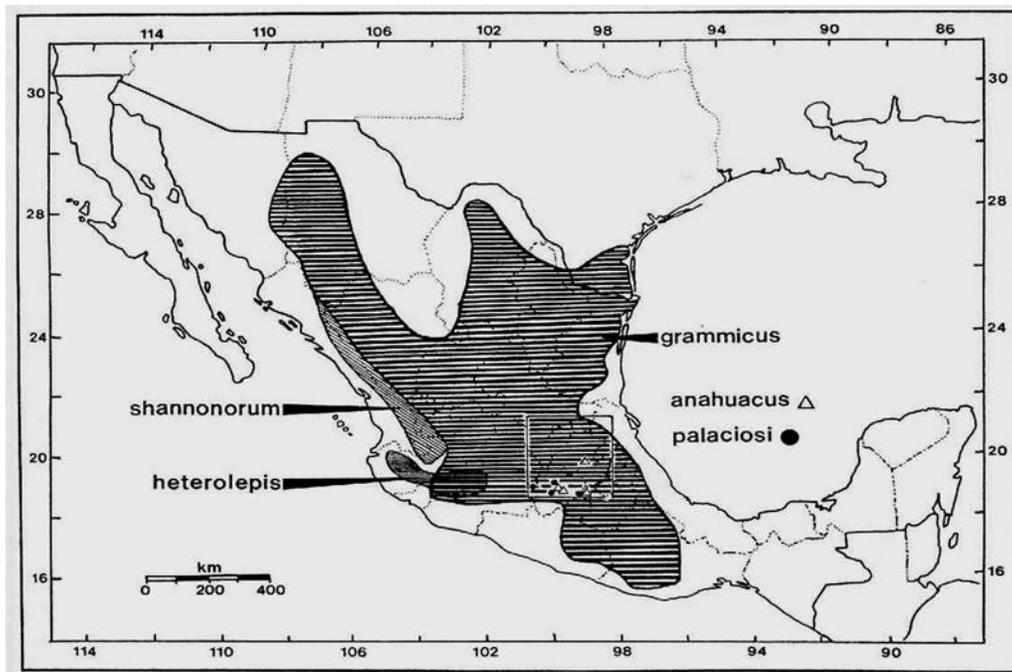


Figura. 1. Distribución geográfica de las especies que conforman el grupo *grammicus* en México (tomado de Sites *et al* 1992).

Las poblaciones más conspicuas de esta especie se encuentran en la región centro y en las montañas del Eje Neovolcánico de México (Fig. 1). Por las variaciones morfológicas, conductuales, cromosómicas y ecológicas que presentan las diferentes poblaciones de esta especie, Sites y Davis (1989) y Sites (1993), la proponen como un grupo de especies compleja. Arévalo *et al.* (1991) estudiaron varias poblaciones de la parte centro y de montañas de México, encontrando variaciones en los pares cromosómicos, por lo que, proponen siete razas cromosómicas de esta especie: S (LS y HS), F6, F5, F5 + 6, FM3, FM1 y FM2 (ver Leyte-Manrique *et al.*, 2006).

El grupo *grammicus* en especiación

En la actualidad, el complejo *grammicus* se compone de cinco diferentes especies: *S. anahuacus*, *S. gramicus*, *S. heterolepis*, *S. palaciosi* y *S. lemosespinali* (Lara-Góngora, 2004), y seis subespecies, cuatro para *S. gramicus* (*S. g. gramicus*, *S. g. disparilis*, *S. g. microlepidotus* y *S. g. tamaulipensis*) y dos para *S. heterolepis* (*S. h. heterolepis* y *S. h. shannonorum*). Esta es una clasificación basada en fenotipos de las diferentes especies del grupo *grammicus* (Lara-Góngora, 2004).

Actualmente, existen trabajos que intentan determinar la variación y divergencia genética entre las diferentes especies y subespecies del grupo *grammicus*, en los cuales se han empleado diferentes técnicas, como aloenzimas. Por su parte, Sites y Davis (1989) estudiaron las relaciones de historia evolutiva de siete razas cromosómicas pertenecientes al complejo *S. gramicus* en la zona centro de México, principalmente en el estado de Hidalgo, empleando para su estudio marcadores nucleares y mitocondriales. Como resultado de ellos proponen que aún se necesita realizar trabajos taxonómicos, ecológicos, conductuales y de reproducción para poder señalar a estas razas cromosómicas como

especies verdaderas, indicando también que el estado de Hidalgo es una zona de especiación para este grupo de reptiles.

Justificación

A pesar de que existen numerosos trabajos sobre la sistemática en el complejo *Sceloporus grammicus*, y también trabajos sobre aspectos de reproducción (Guillette y Bearce, 1986; Guillette y Casas-Andreu, 1980; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005), no existen estudios comparativos sobre las características reproductivas entre poblaciones de este complejo de lagartijas en el área de distribución de las siete razas cromosómicas para el estado de Hidalgo (Sites *et al.*, 1992).

Este estudio contribuye a las predicciones de las características reproductivas de poblaciones de *S. grammicus* de partes bajas (≤ 2700 m) y altas (de montaña, > 3000 m) de la altiplanicie Mexicana (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004). Estas predicciones documentan que el tamaño de la camada, la LHC a la madurez sexual, tamaño de las crías al nacer son menores en poblaciones que habitan en partes bajas. Estas características son fundamentales para entender la evolución de las historias de vida de algunas poblaciones de lagartijas. Por lo que, este trabajo aporta información valiosa sobre la variación de las historias de vida de *S. grammicus* analizando dos poblaciones de partes bajas del estado de Hidalgo.

Hipótesis

Debido a que las condiciones de humedad en cada sitio afectan las características reproductivas tales como LHC a la madurez sexual, tamaño de camada y periodo reproductivo, se espera que las poblaciones de *Sceloporus grammicus* de La Estanzuela y Tilcuautla, ambas de partes bajas y con ambientes contrastantes, muestren diferencias significativas en relación a sus características reproductivas.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

1. Establecer las características reproductivas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* en dos poblaciones, La Estanzuela, Municipio de Mineral del Chico y Tilcuautla, perteneciente al Municipio de San Agustín Tlaxiaca, dentro del estado de Hidalgo.

Objetivos particulares

1. Conocer la longitud hocico-cloaca (LHC) mínima a la madurez sexual de los machos y de las hembras de *S. grammicus* de ambas poblaciones.
2. Comparar el tamaño de la camada de las hembras de ambas poblaciones.
3. Determinar si existe relación entre el tamaño de la camada y la LHC de las hembras en ambas poblaciones.
4. Determinar si existe dimorfismo sexual entre los machos y las hembras de ambas poblaciones.

5. Determinar el ciclo reproductivo de los machos y las hembras de ambas poblaciones.
6. Conocer los ciclos de los cuerpos grasos y del hígado de los machos y de las hembras en las dos poblaciones.
7. Relacionar los factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) con la actividad reproductiva de los machos y de las hembras en ambas poblaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización geográfica

Este estudio se condujo de enero a diciembre del año 2005 en dos localidades del estado de Hidalgo, La Estanzuela perteneciente al Municipio del Mineral del Chico (20°06'52'' Latitud Norte, 98°53'12'' Longitud Oeste), localizada a 9 km al N de la Ciudad de Pachuca con 2700 msnm y Tilcuautila perteneciente al Municipio de San Agustín Tlaxiaca (20°12'52'' Latitud Norte, 98°53'12'' Longitud Oeste; Fig. 2), a 10 km al NO de la Ciudad de Pachuca, y con una elevación de 2370 m.

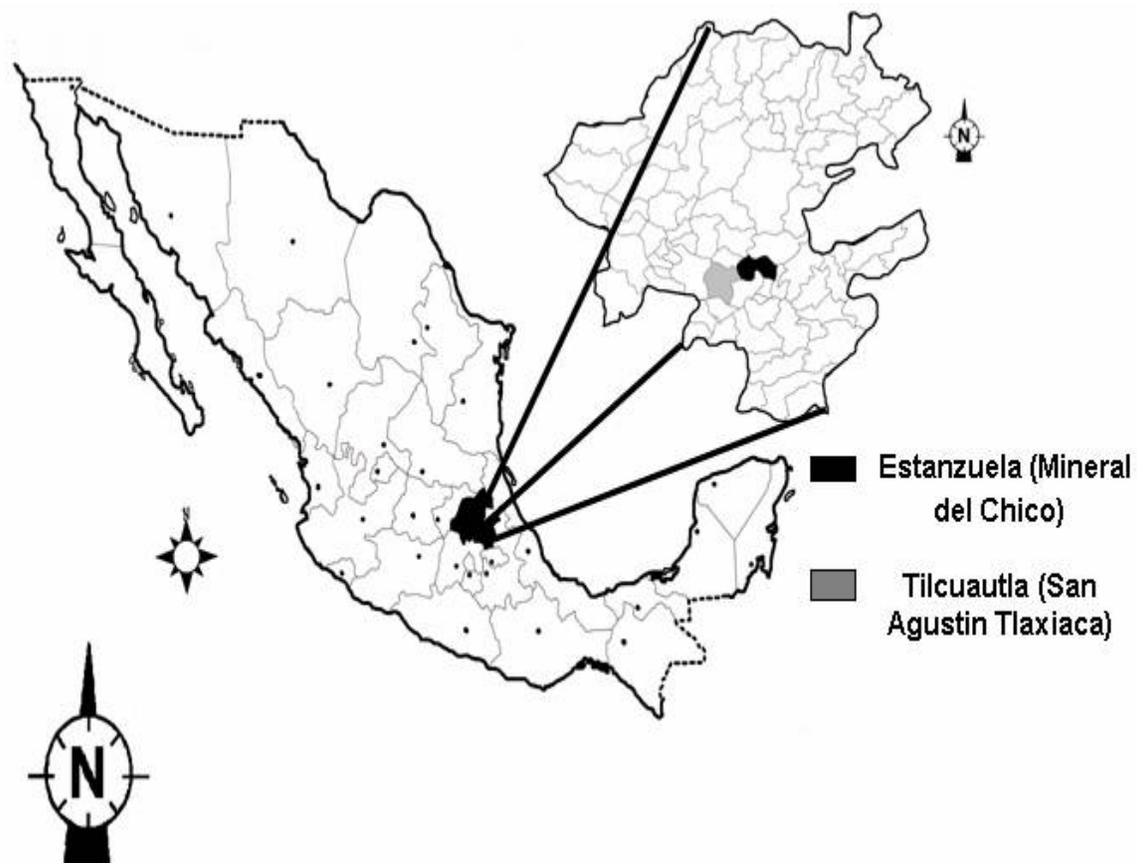


Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio.

Aspectos físico-bióticos del área de estudio

La Estanzuela presenta un tipo de clima templado frío $C(m) b(i')g$, mientras que el de Tilcuautla es templado subhúmedo con lluvias en verano $BS_1 km(i')g$, (INEGI, 2004). Presentan una temperatura media anual de 14°C y 17°C, respectivamente (INEGI, 2004). La precipitación media anual de La Estanzuela es de 1506 mm y de 750 mm en Tilcuautla (INEGI, 2004).

Tipo de vegetación

El tipo de vegetación dominante en La Estanzuela es de bosque de pino-encino, *juniperus* y con algunos parches de matorral xerófilo; mientras que para Tilcuautla es exclusivamente de matorral xerófilo (Rzedowski, 1978; Cuadro 1).

Cuadro 1. Descripción general del hábitat, incluyendo la precipitación y temperatura media anual de las localidades de La Estanzuela y Tilcuautla en el estado de Hidalgo, México.

Características	La Estanzuela	Tilcuautla
Altitud (msnm)	2700	2370
Temperatura (°C)	14	17
Precipitación (mm)	1506	50
Tipo de Vegetación	pino, encino, pino-encino, juníperos, parches de matorral xerófilo	matorral xerófilo

Tamaño de muestra y trabajo de campo

Los datos empleados para este trabajo fueron obtenidos de individuos de *Sceloporus grammicus* colectados a partir de enero del 2005 hasta diciembre del mismo año, en las localidades ya mencionadas. Los recorridos se hicieron en zonas de aproximadamente 100 metros cuadrados (sitios de cultivo) donde los magueyes funcionan como microhábitat para esta lagartija y además son límites entre los cultivos. La colecta se iniciaba revisando a

criterio dichos agaves y se continuaba así hasta que se obtuviera el número mínimo de colecta.

Se tomó en cuenta las condiciones del día, ya que en días no asoleados era complicado obtener el número de muestra deseado. El método empleado de colecta de esta especie de lagartija no pone en riesgo a la población, ya que se trataba de visitar diferentes sitios en esa misma zona para no afectar la densidad poblacional y no ponerla en riesgo. La colecta de ejemplares de esta especie fue de tipo manual o bien con la ayuda de ligas de hule del número cinco, (las cuales para capturar a los organismos, éstas fueron estiradas y lanzadas cuando se tenía a las lagartijas bien fijadas en un punto, donde nos permitiera atraparlas). El tamaño de colecta para cada mes fue de dos a cinco hembras y machos adultos para cada uno de los sitios, con una longitud hocico cloaca (LHC mm) que asegurara que los individuos colectados presentaban la talla a la madurez sexual (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997). El tamaño de muestra total para ambos sitios fue de 148 ejemplares, 39 hembras y 36 machos para La Estanzuela, y 40 hembras y 33 machos para la población de Tilcuautla.

Adicionalmente, durante el periodo de nacimientos se colectaron tres individuos crías para conocer a que longitud hocico-cloaca (mm) nacen. Se registraron datos del ambiente, como temperatura del día, y se revisó la base de datos de la Comisión Nacional del Agua (CNA, 1999) para hacer un climograma de cada zona de colecta (Fig. 2). Además, se obtuvieron datos ecológicos como tipo de microhábitat y altura de la percha (Leyte-Manrique *et al.*, 2006).

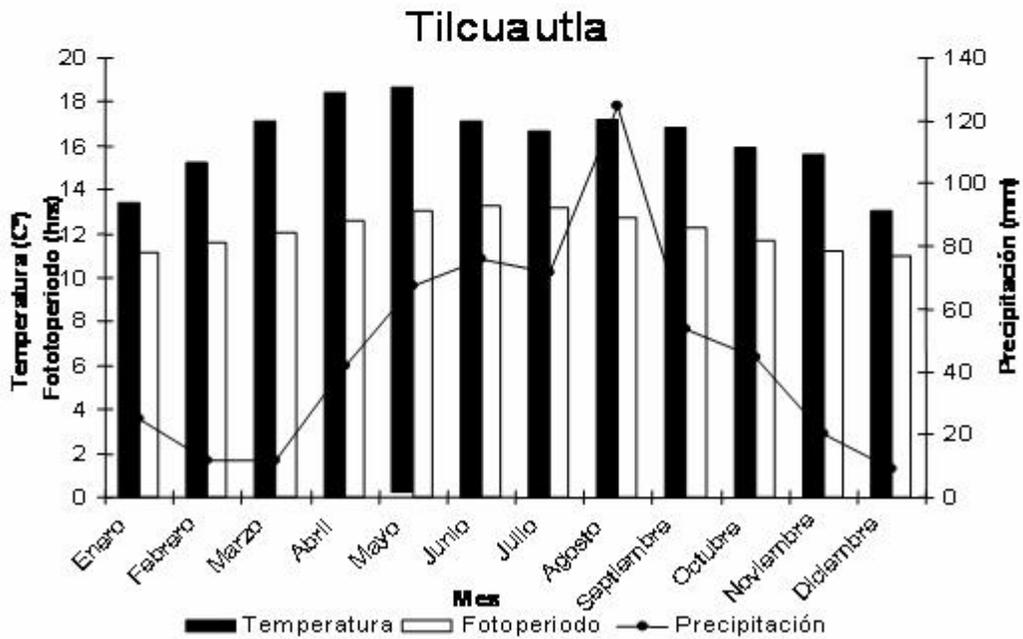
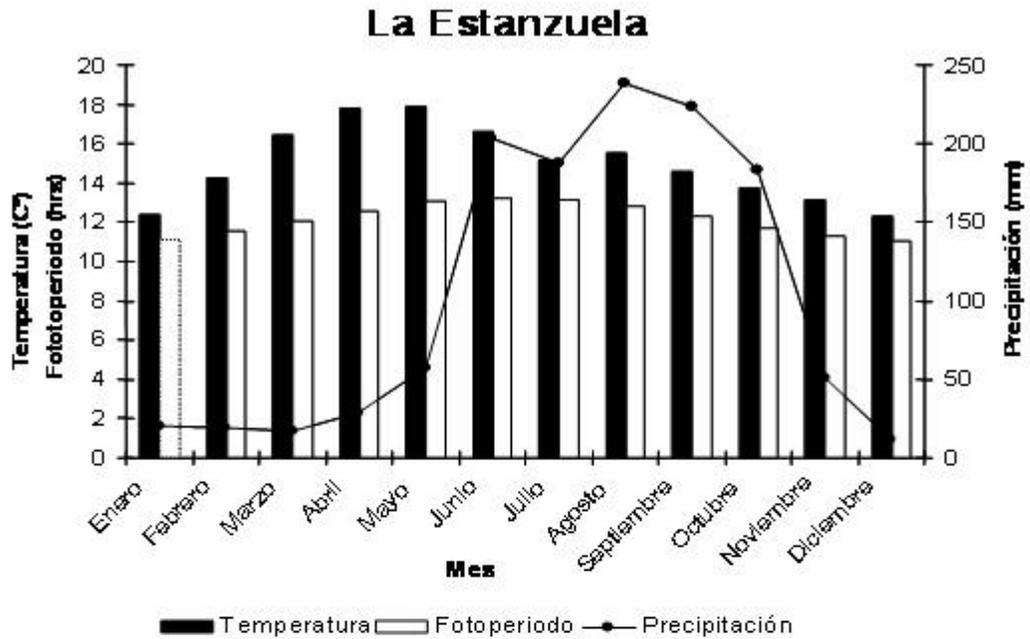


Fig 2. Climogramas de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, mostrando promedios mensuales de temperatura (C°), fotoperiodo y presipitación. Datos tomados de la comisión Nacional del Agua (CNA, 1999) del estado de Hidalgo. Los datos de fotoperiodo fueron tomados del Almanaque Astronómico del Mundo (1984).

Trabajo de laboratorio

Los organismos colectados fueron llevados al laboratorio y sacrificados por medio de congelamiento. Posteriormente a estos organismos se les tomó datos morfológicos empleando un vernier con una precisión de 0.5 mm. Algunas de las medidas morfológicas obtenidas fueron: longitud hocico-cloaca (LHC), largo total (LT), ancho de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), largo de la tibia (LT), largo del fémur (LF), y largo del antebrazo (LA) para machos y hembras. Estas variables morfológicas se normalizaron convirtiéndolas en \log_{10} , y se analizaron mediante una prueba de t para conocer las diferencias entre ambos sexos y poblaciones. También se tomó el peso total de los organismos (g) con la ayuda de una balanza marca Pesola (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002). Posteriormente, estos organismos fueron fijados con formol al 10% y conservados en alcohol al 70% (Casas-Andreu *et al.*, 1991). Una vez fijados y conservados, se colocaron en frascos etiquetados y divididos por meses de colecta (Casas-Andreu *et al.*, 1991).

A todas las hembras de ambas poblaciones se les realizó una incisión en la parte ventral del cuerpo, para así poder remover las diferentes clases de folículos y huevos, tales como folículos vitelogénicos (FV), huevos o embriones (H) y folículos no vitelogénicos (FNV) que presentaron en los ovarios o en los oviductos. También fueron removidos y pesados los cuerpos grasos e hígado. A los machos se les, realizó de la misma forma que las hembras, una incisión en la región ventral, para remover y extraer los testículos, cuerpos grasos e hígado, con la finalidad de conocer los cambios mensuales en la masa de estos órganos y describir los ciclos anuales (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002, 2005).

Los organismos colectados se encuentran depositados en el Laboratorio de Ecología de Poblaciones bajo el cuidado del Dr Aurelio Ramírez Bautista, mientras sean utilizados

para estudios morfológicos, alimentarios, entre otros, y posteriormente serán llevados a la colección de anfibios y reptiles del Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEH.

Análisis de reproducción

Longitud hocico cloaca mínima a la madurez sexual

La LHC de las hembras más pequeñas con FV o huevos en el oviducto o embriones fue usada para establecer la LHC mínima a la madurez sexual. Los machos que presentaron los testículos alargados y con el epidídimo desarrollado (evidencia de producción de esperma) fueron considerados como sexualmente maduros (Goldberg y Lowe, 1966). Los FNV, FV, y H fueron removidos de los ovarios o de los oviductos y pesados (0.0001 g).

Tamaño de la camada y relación con la longitud hocico cloaca de las hembras

En las hembras reproductivas, la gónada más grande entre los H oviductales, los FV, o los FNV en cada lado del cuerpo fue pesado y multiplicado por el número de huevos totales (de ambos lados), para estimar la masa gonádica total, y para compara el tamaño de la camada de las hembras de ambas poblaciones se utilizo una prueba de *t* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000, 2002). Se calculó también el coeficiente de correlación con una prueba de Pearson para detectar si hay una relación entre el tamaño de la camada y la LHC de las hembras (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002). También se calculó la masa relativa de la camada (MRC; Vitt y Congdon, 1978) como masa de la camada sobre/ masa de las hembras menos – peso de la camada. Además, se determinó la etapa de desarrollo embrionario según Dufaure y Hubert (1961).

Ciclos de las gónadas, cuerpos grasos e hígado

Para conocer los ciclos reproductivos, los ciclos de los cuerpos grasos y del hígado, primero se calculó la regresión del peso de los órganos transformados a \log_{10} , contra el \log_{10} de la LHC de ambos sexos. Debido a que la masa de los órganos covaría con la LHC de hembras y de machos, por tal motivo es recomendable convertir o transformar estas variables a \log_{10} .

Para las regresiones que fueron significativas (indicando el efecto de la talla del cuerpo con la masa de los órganos), se utilizaron los residuales de las regresiones. Los residuales se utilizaron para ajustar los datos de ambas variables y de esta forma poder describir los ciclos reproductivos, ciclo de los cuerpos grasos y ciclos del hígado en los machos y las hembras de ambas poblaciones. Sin embargo, para una mejor interpretación biológica, los ciclos reproductivos, ciclos de los cuerpos grasos y del hígado, se presentan en las gráficas con los datos normales (sin transformar a \log_{10} , y sin residuales). Las variaciones mensuales en la masa de las gónadas, de los cuerpos grasos e hígado, se realizaron mediante una ANOVA, usando el mes como factor para determinar si existe variación mensual significativa (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002).

Dimorfismo sexual

Las descripciones morfológicas y las comparaciones de dimorfismo sexual de éstas, fueron restringidas para los machos y hembras sexualmente maduras de ambas poblaciones. Para todas las lagartijas colectadas se midió la longitud total (LT), longitud hocico cloaca (LHC), peso (g), largo de la cabeza (LC), y ancho de la cabeza (AC), además, se estimó también el largo del antebrazo (LANTB), largo del fémur (LF), y largo de la tibia (LT)

midiéndolo del codo o la rodilla, respectivamente, y se utilizó una prueba paramétrica (*t* de student) para conocer las diferencias en estas estructuras entre los machos y las hembras. Puesto que algunas de estas variables usualmente covarían con la LHC, primero calculamos las regresiones sobre los datos de cada una de estas variables con la LHC trasformada a \log_{10} . Para las regresiones significativas, utilizamos los residuales de las regresiones de las variables sobre la LHC de las variables ajustadas (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002).

Relación de los factores ambientales con la actividad reproductiva

Las temperaturas y la precipitación medias mensuales fueron tomadas de un periodo de alrededor de 10 años del área de estudio (CNA, 1999). Los datos de fotoperiodo fueron tomados del Almanaque Astronómico del Mundo (1984). Estos datos se usaron para hacer un análisis de correlación entre la masa gonádica como variable dependiente de los machos y de las hembras y los factores ambientales tomados como variable independiente, (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000, 2002).

Se presentan las medias de los datos (± 1 error estándar) a menos que se indique otra cosa. Todos los análisis estadísticos se hicieron con StatView IV (Abacus Concepts, Inc., Berkley, CA, 1992). El nivel de probabilidad utilizada es de $\alpha = 0.05$.

VI. RESULTADOS

Longitud hocico cloaca mínima a la madurez sexual

En la población de La Estanzuela, los machos alcanzaron la madurez sexual a una longitud hocico-cloaca mínima de 42.2 mm y una talla media de 52.0 ± 0.78 mm (42.2 – 58.8 mm, $n = 36$), mientras que en las hembras de esta misma población fue de 41.6 – 57.4 mm (49.3 ± 0.63 , $n = 39$). En la población de Tilcuautla, los machos alcanzaron una LHC mínima a la madurez sexual de 38.9 – 64.4 mm (53.6 ± 1.1 , $n = 33$) y para las hembras fue de 44.6 – 62.4 mm (52.2 ± 0.68 , $n = 40$). La LHC media de los machos (52.0 mm) y de las hembras (49.3 mm) mostró diferencias significativas en la población de La Estanzuela ($P < 0.05$), pero no para la población de Tilcuautla ($P = 0.0638$). La LHC media de los machos de La Estanzuela fue similar a la de los machos de la población de Tilcuautla ($P = 0.2310$), pero las hembras de la población de La Estanzuela no fueron similares en la LHC a las de Tilcuautla ($P = 0.002$ Cuadros 2, 3). La LHC media para las crías al nacer en la población de La Estanzuela fue mayor ($x = 20.2 \pm 0.31$ mm, $n = 16$) que en la población de Tilcuautla ($x = 17.3 \pm 0.84$, $n = 18$; $t = 3.16$, $P = 0.0034$).

Dimorfismo sexual

Para conocer las diferencias entre los machos y las hembras en las medidas morfológicas, se utilizó una prueba paramétrica (t de student). La LHC (mm) media de los machos de La Estanzuela (52.0 ± 0.78) fue similar a los machos de la población de Tilcuautla (53.6 ± 1.1 , $P = 0.2310$), pero las hembras de la población de La Estanzuela (49.3 ± 0.63) fueron diferentes a la población de Tilcuautla (52.2 ± 0.68 , $P < 0.005$; Cuadros 2, 3). Mientras que en el peso (g) de los machos y de las hembras de ambas poblaciones, los machos de la población de La Estanzuela presentaron un peso medio de

4.6 ± 0.21 g y los de Tilcuautla fue de 4.8 ± 0.31 g; mientras que, el peso medio de las hembras de la población de La Estanzuela fue de 3.7 ± 0.16 g y para las de Tilcuautla de 4.3 ± 0.21 g (Cuadro 2).

Al comparar las variables morfológicas entre los machos de ambas poblaciones, como fueron, la longitud hocico-cloaca, masa del cuerpo, largo del cráneo, ancho del cráneo, largo del antebrazo, largo del fémur y largo de la tibia de los machos de ambas poblaciones sexualmente maduros, no revelaron diferencias significativas entre si ($P > 0.05$), sin embargo para las hembras de ambas poblaciones no se observaron diferencias significativas en las variables mencionadas, excepto en la longitud hocico-cloaca ($P < 0.005$) y en la masa del cuerpo ($P < 0.01$; Cuadro 3), entre ambas poblaciones.

Cuadro 2. Características morfológicas (LC = Largo de la cabeza, AC = Ancho de la cabeza, LA = Largo del antebrazo, LT = Largo de la Tibia, LAnt = Largo del antebrazo y LF = Largo del fémur) de los machos y de las hembras de *S. grammicus*. Las pruebas estadísticas son “prueba de t” ($P < 0.05 = *$, $P < 0.0005 = **$, $P < 0.0001 = ***$, n.s. = no-significativo).

Características	La Estanzuela		Prueba	P	Tilcuautla		Prueba	P
	Machos	Hembras			Machos	Hembras		
LHC (mm)								
Masa del cuerpo (g)	52.0 ± 0.78	49.3 ± 0.68	$t = - 2.68$	*	53.6 ± 1.2	52.2 ± 0.68	$t = - 1.11$	n.s.
LC (mm)	4.6 ± 0.21	3.7 ± 0.16	$t = - 3.73$	**	4.8 ± 0.31	4.3 ± 0.21	$t = - 1.27$	n.s.
AC (mm)	12.4 ± 0.18	11.2 ± 0.22	$t = - 4.3$	***	10.30	11.7 ± 0.18	$t = - 3.36$	**
LAnt (mm)	10.4 ± 0.20	9.3 ± 0.21	$t = - 3.66$	**	10.6 ± 0.26	9.7 ± 0.21	$t = - 3.385$	*
LFemur (mm)	7.9 ± 0.16	7.1 ± 0.16	$t = - 3.21$	**	7.6 ± 0.27	7.0 ± 0.21	$t = - 1.745$	n.s.
LT (mm)	9.2 ± 0.22	8.2 ± 0.22	$t = - 4.31$	***	8.8 ± 0.32	8.2 ± 0.22	$t = - 1.55$	n.s.
	10.4 ± 0.20	9.1 ± 0.16	$t = - 5.28$	***	10.0 ± 0.32	9.4 ± 0.23	$t = - 1.629$	n.s.

Cuadro 3. Comparación de las características morfológicas entre machos y hembras de *S. grammicus* de La Estanzuela y Tilcuautla). La prueba estadística fue “prueba de t” ($P < 0.05 = *$, $P < 0.005 = **$, n.s. = no-significativa).

Características	Machos		Hembras	
	La Estanzuela vs Tilcuautla Prueba	P	Tilcuautla vs La Estanzuela Prueba	P
LHC (mm)	$t = -1.209$	n.s.	$t = -3.127$	**
Masa del cuerpo (g)	$t = -1.051$	n.s.	$t = -2.50$	*
LC (mm)	$t = -1.132$	n.s.	$t = -1.767$	n.s.
AC (mm)	$t = -0.727$	n.s.	$t = -1.199$	n.s.
LAnt (mm)	$t = 1.274$	n.s.	$t = 0.356$	n.s.
LFemur (mm)	$t = 1.141$	n.s.	$t = -0.570$	n.s.
LT (mm)	$t = 1.149$	n.s.	$t = -1.034$	n.s.

Tamaño de la camada

El número promedio de folículos vitelogénicos de la población de hembras de La Estanzuela fue similar a la de la población de Tilcuautla ($t = 0.287, P = 0.7761$; Cuadro 4). El número promedio de folículos vitelogenicos varió con el número promedio de embriones para la población de La Estanzuela ($t = -4.698, P < 0.0001$; Cuadro 4), en contraste, para la población de Tilcuautla, la media de los folículos vitelogenicos y embriones fueron similares ($t = -1.954, P = 0.0606$). El tamaño medio de la camada para la población de La Estanzuela fue de 4.35 ± 0.269 crías (3.0 a 6.0, $n = 14$), mientras que para la población de Tilcuautla fue de 5.64 ± 0.626 crías (3.0 a 12.0, $n = 14$).

El desarrollo embrionario para ambas poblaciones comenzó con los primeros estadios (1-6 estadios, cuando los folículos no vitelogenicos comienzan a mostrarse en los ovarios de las hembras), entre el mes de noviembre y diciembre, y el avance de éstos (25-40 estadios, cuando se observa a los embriones en el estadio 25 aun con vitelo y en el estadio 40 los embriones estan totalmente desarrollado), fueron registrados de enero a abril en las hembras de la población de La Estanzuela, y los mismos estadios se presentaron de abril a marzo en las hembras de la población de Tilcuautla. La masa de embriones oviductales fue similar para ambas poblaciones ($t = 0.306, P = 0.7620$; Cuadro 4). La ovulación de los huevos en la población de La Estanzuela comenzó el 10 de noviembre y para Tilcuautla el 11 de noviembre. El periodo de desarrollo embrionario fue estimado con las primeras hembras con embriones en el oviducto, a la fecha en que se encontraron las primeras crías. La fecha de nacimiento de las primeras crías fue el 10 de marzo y 1 de abril para La Estanzuela y Tilcuautla, respectivamente.

La masa relativa de la camada (MRC) promedio para La Estanzuela fue similar a la población de Tilcuautla ($t = -1.888, P = 0.0703$; Cuadro 4). La MRC fue correlacionada

con la LHC de las hembras en la población de La Estanzuela ($r = 0.55$, $P < 0.05$) y Tilcuautla ($r = 0.77$, $P < 0.001$). No se observó una variación significativa en la MRC entre los meses en la población de La Estanzuela ($F_{5, 8} = 0.776$, $P > 0.05$), pero sí para la población de Tilcuautla ($F_{5, 8} = 4.257$, $P < 0.05$). La masa relativa de la camada para Tilcuautla varió de septiembre a diciembre (de 1.02 a 1.39), enero ($\bar{x} = 0.561 \pm 0.112$, $n = 6$) y febrero ($\bar{x} = 0.637 \pm 0.031$, $n = 3$). La masa promedio del cuerpo de las crías al nacer para la población de La Estanzuela fue de 0.23 ± 0.005 g ($n = 16$) masa promedio similar a las crías de Tilcuautla ($\bar{x} = 0.22 \pm 0.012$, $n = 18$; $t = 0.888$, $P > 0.05$).

Cuadro 4. Características reproductivas de *S. grammicus* de La Estanzuela y Tilcuautla, Hidalgo, México. Media \pm Error estándar (intervalo, tamaño de la muestra); masa relativa de la camada (MRC).

Características	La Estanzuela	Tilcuautla	<i>t</i>	<i>P</i>
Pico de actividad de machos	mayo – noviembre	junio – noviembre		
Pico de actividad de hembras	octubre – marzo	octubre – febrero		
Pico de desarrollo embrionario	noviembre – marzo	noviembre – febrero		
Foliculos vitelogenicos	junio – diciembre	junio – diciembre		
Tamaño de la camada (Embriones)	4.4 \pm 0.27 (3 – 6, <i>N</i> = 14)	5.6 \pm 0.63 (3 – 12, <i>N</i> = 14)		
Foliculos vitelogenicos	9.1 \pm 0.79 (2 – 14, <i>N</i> = 18)	8.6 \pm 1.3 (1 – 16, <i>N</i> = 16)		
Masa embrionaria (g)	0.305 \pm 0.02 (0.164 – 0.388, <i>N</i> = 14)	0.295 \pm 0.03 (0.014 – 0.457, <i>N</i> = 14)	-1.888	0.0703
MRC	0.745 \pm 0.14 (0.283-1.8, <i>N</i> = 14)	0.765 \pm 0.101 (0.267 – 1.64, <i>N</i> = 14)	0.287	0.7761
LHC al nacer (mm)	20.2 \pm 0.314 (18.9 – 22.8, <i>N</i> = 16)	17.3 \pm 0.84 (12.9 – 22.8, <i>N</i> = 18)	0.519	0.2508
Masa al nacer (g)	0.229 \pm 0.005 (0.194 – 0.266)	0.218 \pm 0.012 (0.088 – 0.321)	-1.066	0.2960
LHC a la madurez sexual (mm)			3.159	0.0034
Machos			0.888	0.3814
Hembras	52.0 \pm 0.78 (42.2 – 58.8, <i>N</i> = 36)	53.6 \pm 1.1 (38.9 – 64.4, <i>N</i> = 33)	-1.209	0.2310
	49.3 \pm 0.63 (41.6 – 57.4, <i>N</i> = 39)	52.2 \pm 0.68 (44.6 – 62.4, <i>N</i> = 40)	-3.127	0.0025

Ciclos reproductivos de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

No se observó una relación significativa entre la LHC (mm) y la masa testicular (g) en los machos de la población de La Estanzuela ($r^2 = 0.012$, $F_{1, 34} = 0.42$, $P > 0.05$) ni en los machos de la población de Tilcuautla ($r^2 = 0.001$, $F_{1, 31} = 0.033$, $P > 0.05$). Una ANOVA aplicada a las regresiones reveló un cambio significativo de la masa testicular durante los meses para La Estanzuela ($F_{11,24} = 6.226$, $P < 0.0001$) y Tilcuautla ($F_{10,22} = 2.939$, $P < 0.01$, Fig. 4). Sin embargo, como se explicó en los métodos, los ciclos están representados en las gráficas con los datos normales (no transformados). Mientras que en la población de La Estanzuela, la masa testicular comenzó a incrementar de tamaño de mayo ($\bar{x} = 0.025 \pm 0.003$ g) a julio ($\bar{x} = 0.040 \pm 0.023$ g), alcanzando el peso máximo de agosto ($\bar{x} = 0.062 \pm 0.014$ g) a octubre ($\bar{x} = 0.032 \pm 0.005$ g), seguido por un decremento en la masa testicular en noviembre ($\bar{x} = 0.019 \pm 0.001$ g) y diciembre ($\bar{x} = 0.009 \pm 0.002$ g; Fig. 4). En la población de Tilcuautla, la masa testicular comenzó a incrementar en junio ($\bar{x} = 0.016 \pm 0.013$ g), alcanzando un pico máximo en los meses de agosto ($\bar{x} = 0.067 \pm 0.019$ g) y octubre ($\bar{x} = 0.066 \pm 0.017$ g), seguido por un decremento en la masa testicular en los meses de noviembre ($\bar{x} = 0.017 \pm 0.002$ g) y diciembre ($\bar{x} = 0.007 \pm 0.003$ g; Fig. 4).

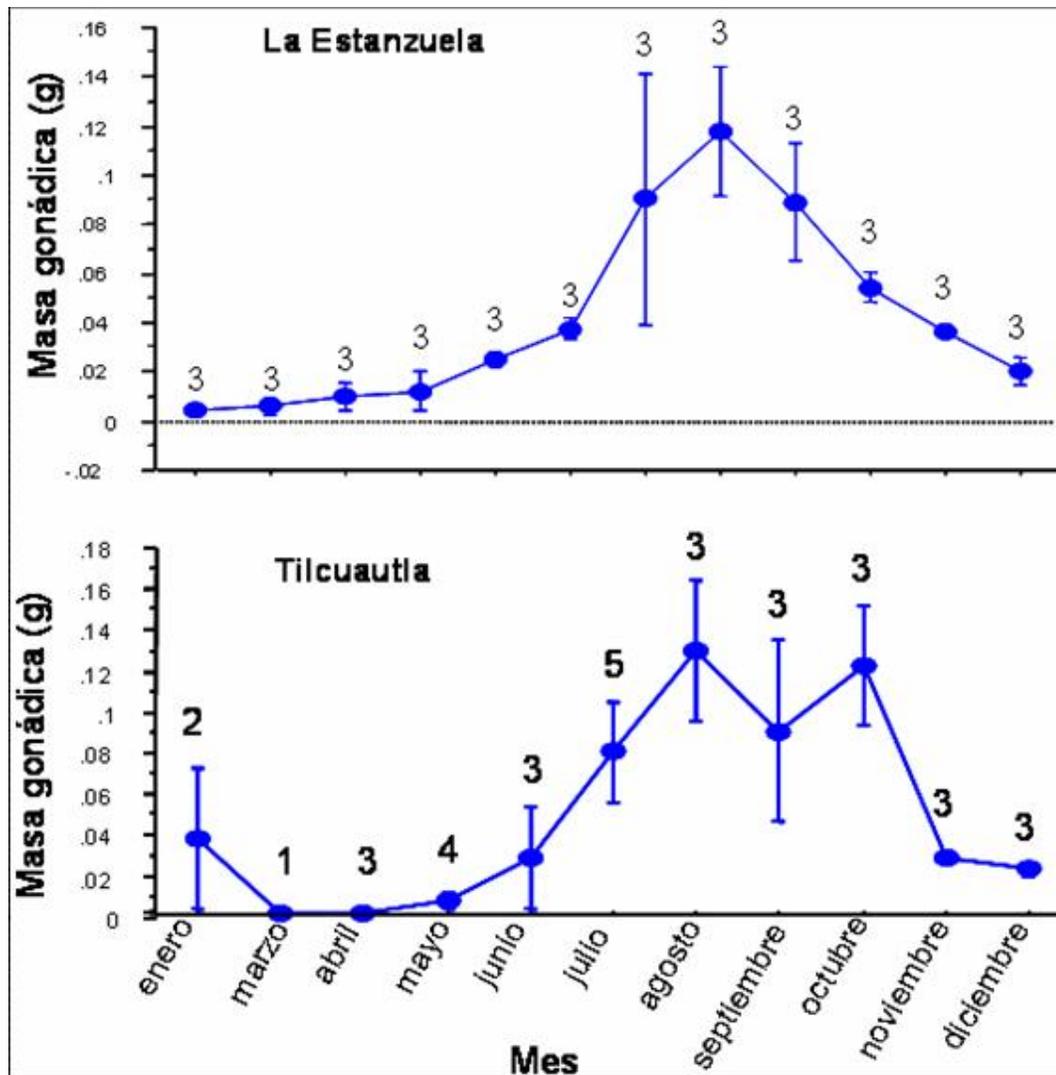


Figura 4. Ciclos reproductivos de los machos de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

Factores ambientales y reproducción de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Se utilizó un análisis de regresión simple, para conocer la relación entre los factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperiodo) y la actividad reproductiva de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla. El crecimiento testicular para los machos de La Estanzuela estuvo asociado positivamente con la precipitación ($r^2 = 0.774$, $F_{1,10} = 34.15$, $P < 0.0005$) y con el fotoperiodo ($r^2 = 0.394$, $F_{1,10} = 6.512$, $P < 0.05$), pero no con la temperatura ($r^2 = 0.058$, $F_{1,10} = 0.614$, $P > 0.05$). Mientras que el crecimiento testicular de los machos de Tilcuautla estuvo correlacionado con la precipitación ($r^2 = 0.374$, $F_{1,9} = 5.376$, $P < 0.05$), pero no con la temperatura ni con el fotoperiodo ($r^2 = 0.117$, $F_{1,9} = 1.194$, $P > 0.05$, $r^2 = 0.001$, $F_{1,9} = 0.011$, $P = 0.9182$, respectivamente).

Ciclo de los cuerpos grasos de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Una análisis de regresión reveló una relación positiva y significativa entre la LHC (mm) y la masa de los cuerpos grasos (g) ($r^2 = 0.32$, $F_{1,32} = 14.25$, $P < 0.001$) para los machos de la población de La Estanzuela pero no para los machos de la población de Tilcuautla ($r^2 = 0.12$, $F_{1,29} = 3.77$, $P > 0.05$). Posteriormente, para los machos de La Estanzuela se realizó una ANOVA con los residuales de la regresión, indicando que no existen diferencias significativas de la masa de los cuerpos grasos entre los meses ($F_{11,22} = 1.733$, $P = 0.1313$; Fig. 5), pero si existieron diferencias significativas para los machos de Tilcuautla ($F_{10,20} = 4.196$, $P < 0.005$, Fig. 5). Los cambios mensuales en la masa de este órgano para La Estanzuela y Tilcuautla se graficó de acuerdo al método ya indicado (datos normales). Mientras tanto el ciclo de los cuerpos grasos de los machos de La Estanzuela, se

inició en el mes de marzo ($\bar{x} = .043 \pm .024$ g), obteniendo un pico máximo en el mes de agosto ($\bar{x} = 0.050 \pm .046$ g) y diciembre ($\bar{x} = 0.047 \pm 0.025$) y decreciendo en el mes de enero ($\bar{x} = 0.033 \pm .001$ g), mientras que el ciclo de los cuerpos grasos de los machos de la población de Tilcuautila se inició en el mes de abril ($\bar{x} = 0.016 \pm .010$), alcanzando un pico máximo en el mes de junio ($\bar{x} = 0.089 \pm .030$ g), y decreciendo en el mes de julio ($\bar{x} = 0.021 \pm .007$ g), manteniéndose constante hasta el mes de noviembre ($\bar{x} = 0.040 \pm .014$ g) y obteniendo nuevamente un incremento en el mes de diciembre ($\bar{x} = 0.216 \pm 0.038$; Fig. 5).

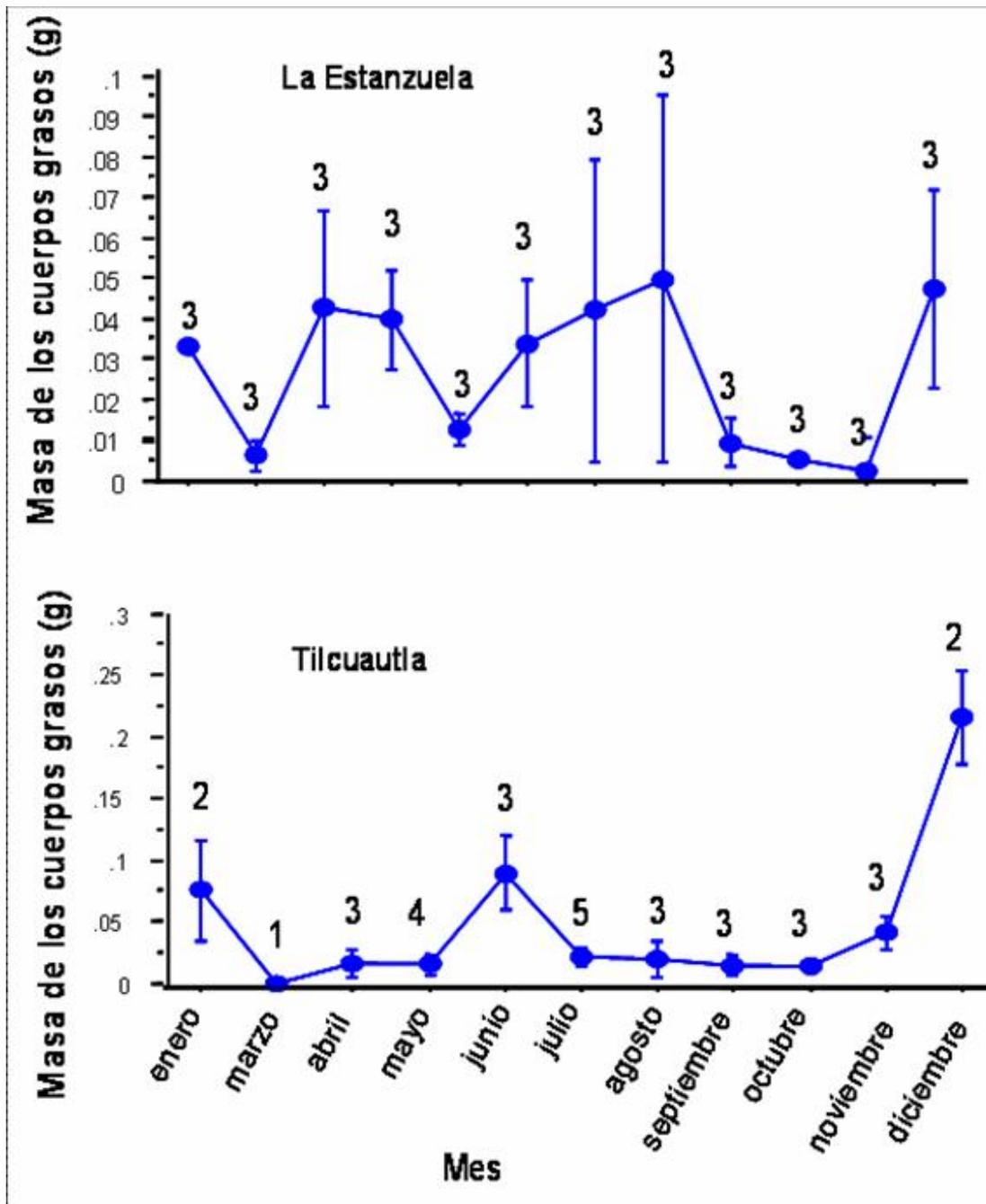


Figura 5. Ciclos de los cuerpos grasos de machos de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

Ciclo del hígado de los machos de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Mediante un análisis de regresión se demostró que existe una relación positiva entre la LHC (mm) y la masa del hígado (g) de los machos de la población de La Estanzuela ($r^2 = 0.42$, $F_{1, 34} = 25.36$, $P < 0.0001$), pero no para los machos de la población de Tilcuautla ($r^2 = 0.075$, $F_{1, 30} = 2.417$, $P > 0.05$). Sin embargo, los residuales de la regresión analizados mediante una ANOVA no revelaron un efecto mensual significativo sobre la masa del hígado de los machos de La Estanzuela y Tilcuautla ($F_{11,24} = 1.884$, $P > 0.05$, $F_{10, 21} = 2.17$, $P > 0.05$; Fig. 6). El ciclo del hígado de los machos de La Estanzuela se inició en el mes de febrero ($\bar{x} = 0.088 \pm .025$ g), obteniendo un pico máximo de volumen en masa en el mes de junio ($\bar{x} = 0.133 \pm .029$ g) y manteniéndose durante el resto del año. Mientras que el ciclo del hígado de los machos de Tilcuautla, se inició con el aumento de la masa en el mes de mayo ($\bar{x} = 0.094 \pm .011$ g), aumentando en el mes de septiembre ($\bar{x} = 0.093 \pm .015$ g) a diciembre ($\bar{x} = 0.195 \pm .004$ g), y decreciendo en el mes de enero ($\bar{x} = 0.058 \pm .054$ g; Fig. 6).

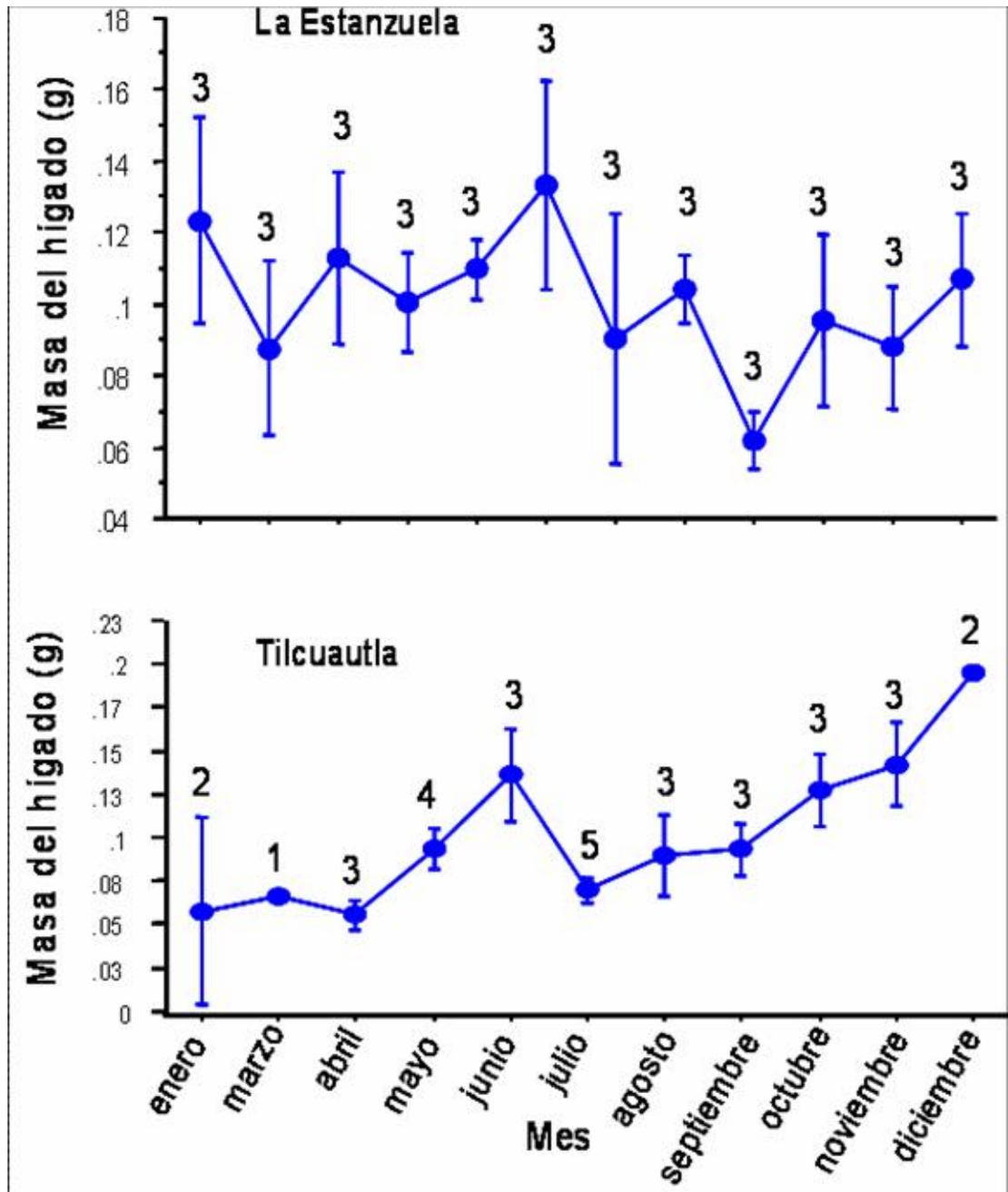


Figura 6. Ciclos del hígado de machos de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

Ciclo reproductivo de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Un análisis de regresión indicó que la LHC (mm) de las hembras de la población de La Estanzuela no estuvo relacionada significativamente con la masa gonádica ($r^2 = 0.03$, $F_{1, 37} = 1.302$, $P > 0.05$) y tampoco para las hembras de Tilcuautla ($r^2 = 0.008$, $F_{1, 38} = 0.325$, $P > 0.05$; Fig. 7). Sin embargo, la ANOVA mostró efectos significativos mensuales en la masa gonádica de la población de La Estanzuela ($F_{11, 27} = 14.84$, $P < 0.0001$; Fig. 7) y Tilcuautla ($F_{11, 28} = 14.96$, $P < 0.0001$). El promedio de la masa gonádica de las hembras de La Estanzuela se incrementó a partir del mes de octubre ($\bar{x} = 0.577 \pm 0.166$ g) al mes de marzo ($\bar{x} = 1.544 \pm 0.151$ g), y decreció significativamente en el mes de mayo, cuando alcanzo su menor tamaño ($\bar{x} = 0.005 \pm 0.001$ g; Fig. 7). La vitelogenesis en La Estanzuela ocurrió del mes de junio con un incremento en la masa folicular ($\bar{x} = 0.012 \pm 0.008$) hasta el mes de noviembre ($\bar{x} = 0.029 \pm .013$ g). Mientras, que durante los meses de noviembre y diciembre, que es cuando ocurre la ovulación, la masa folicular incrementó ($\bar{x} = 0.037 \pm .019$ g). Para las hembras de la población de Tilcuautla la masa folicular se incrementó a partir del mes de octubre ($\bar{x} = 0.301 \pm 0.137$ g) a febrero ($\bar{x} = 1.921 \pm .186$ g), y fue muy baja en el mes de abril ($\bar{x} = 0.003 \pm .001$ g; Fig. 7). La vitelogenésis para las hembras de Tilcuautla ocurrió en el mes de junio ($\bar{x} = 0.002 \pm .0001$ g) hasta el mes de diciembre ($\bar{x} = 0.046 \pm .011$ g) y la ovulación se registró en el mes de noviembre ($\bar{x} = 0.043 \pm 0.01$ g; Fig. 7).

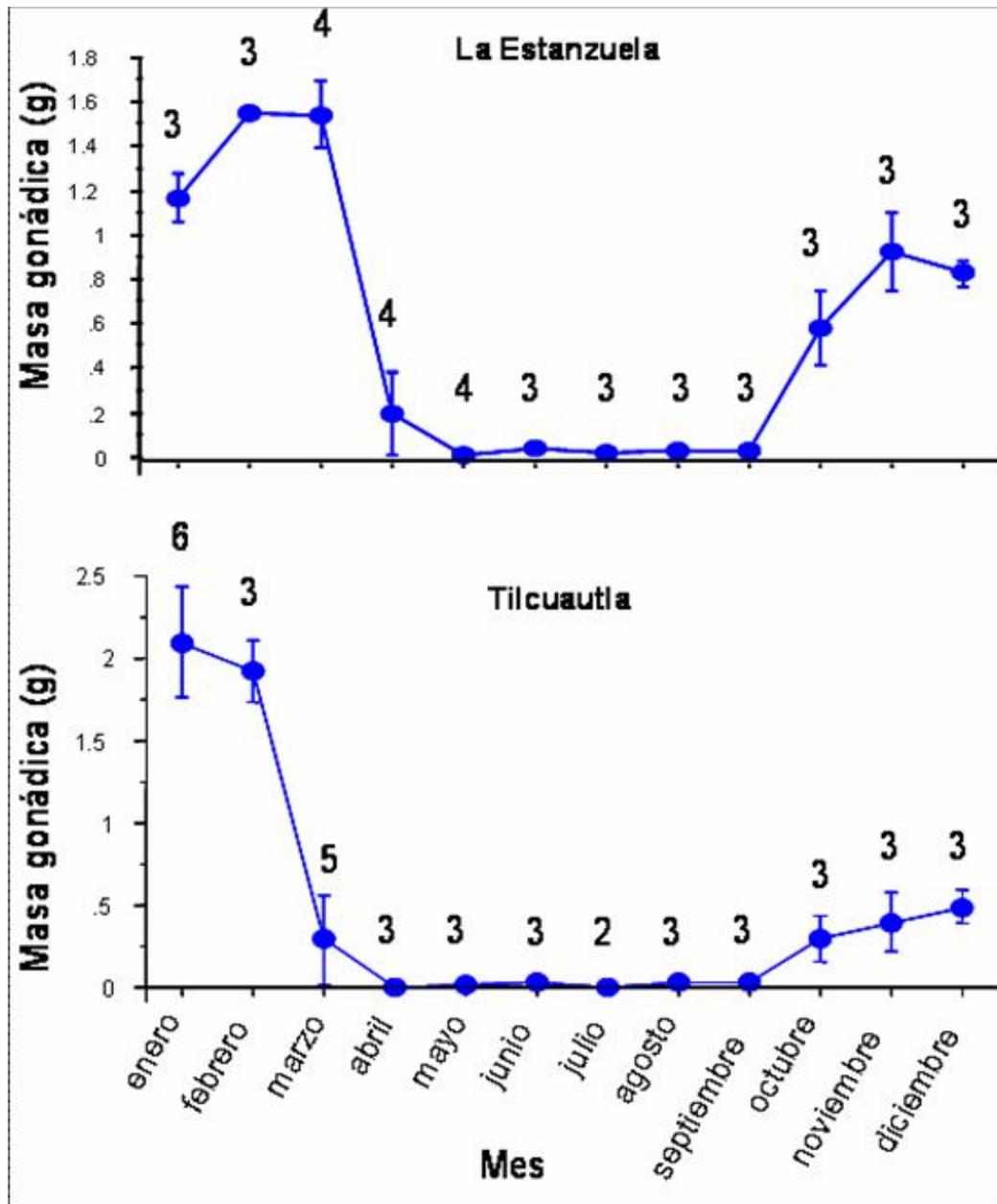


Figura 7. Ciclos reproductivos de hembras de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

Factores ambientales y actividad reproductiva de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Un análisis de correlación aplicado a la masa de las gónadas y a los factores ambientales (temperatura, precipitación y fotoperíodo) para las hembras de La Estanzuela, mostró que la vitelogenesis y el crecimiento folicular de las hembras estuvieron correlacionados positivamente con la precipitación ($r = 0.72$, $F_{1,10} = 10.93$, $P < 0.005$) y el fotoperíodo ($r = 0.75$, $F_{1,10} = 12.63$, $P < 0.005$) pero no con la temperatura ($r = 0.48$, $F_{1,10} = 2.984$, $P > 0.05$). Mientras que el mismo análisis aplicado a las hembras de Tilcuautla mostró que el crecimiento folicular estuvo correlacionado positivamente con la temperatura ($r = 0.33$, $F_{1,10} = 4.935$, $P < 0.05$) y el fotoperíodo ($r = 0.41$, $F_{1,10} = 7.018$, $P < 0.05$) pero no con la precipitación ($r = 0.29$, $F_{1,10} = 4.086$, $P < 0.05$).

Relación del tamaño de la camada con la LHC de hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Considerando sólo el número de huevos o embriones, se encontró que el tamaño de la camada para las hembras de la población de La Estanzuela fue de 4.35 ± 0.269 y para las hembras de Tilcuautla de 5.64 ± 0.626 crías por hembra con un intervalo de 3 a 6 ($n = 14$) para La Estanzuela y de 3 a 12 ($n = 14$) para Tilcuautla. En cuanto a la existencia de alguna relación entre el tamaño de la camada y la LHC de las hembras de La Estanzuela y Tilcuautla, se realizó una correlación que resulto positiva y significativa entre estas dos variables para ambas poblaciones ($r = 0.55$, $F_{1,12} = 5.216$, $P < 0.05$ y $r = .77$, $F_{1,12} = 17.845$, $P < 0.001$, respectivamente; Fig. 8).

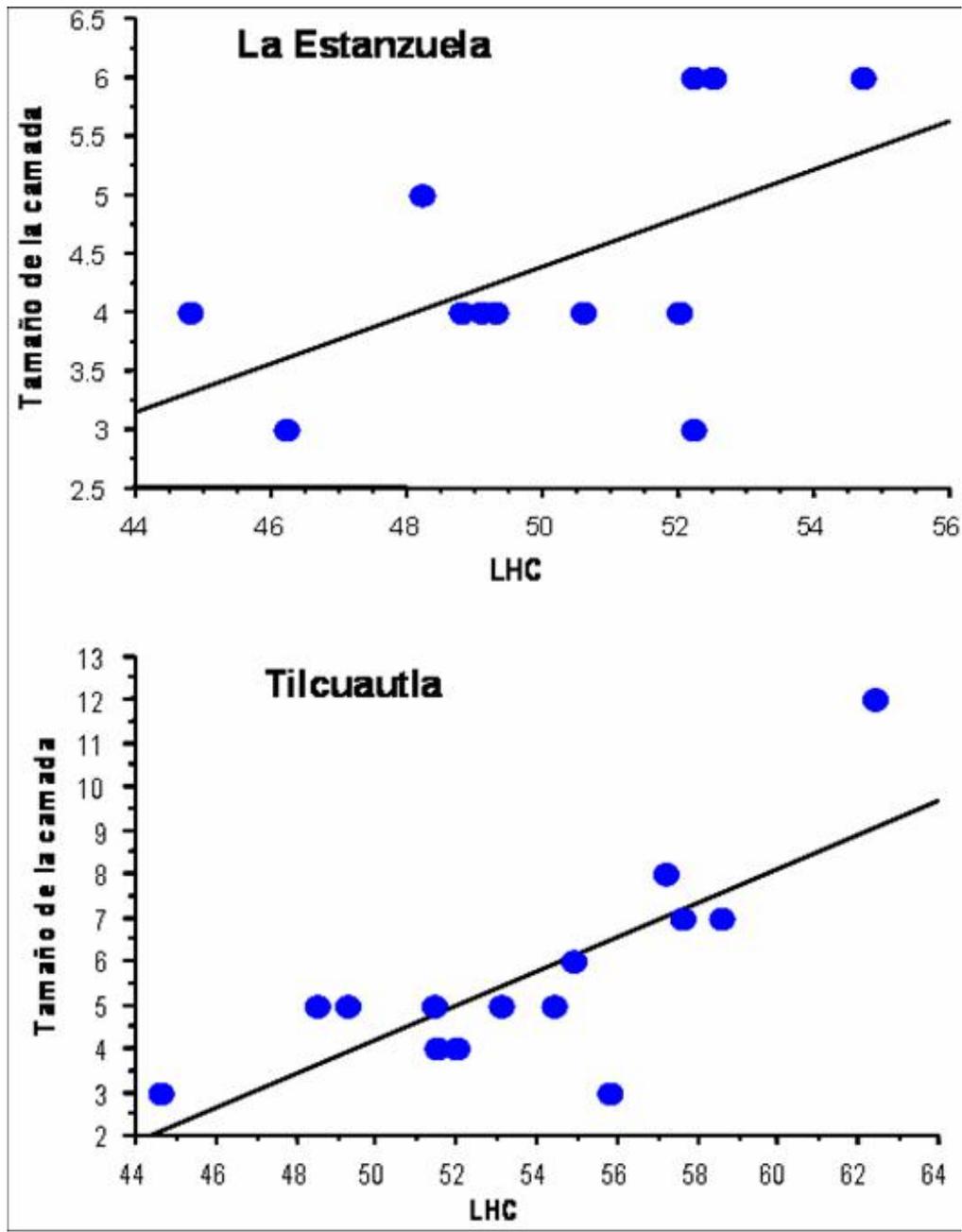


Figura 8. Relación entre la LHC (mm) y el tamaño de la camada de las hembras de *S. gammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla.

Ciclo de los cuerpos grasos de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

Un análisis de regresión no reveló una relación significativa entre la LHC (mm) transformada a \log_{10} y la masa de los cuerpos grasos (g) también transformados a \log_{10} de las hembras de La Estanzuela ($r^2 = 0.06$, $F_{1, 37} = 2.32$, $P > 0.05$) y tampoco para las hembras de Tilcuautla ($r^2 = 0.019$, $F_{1, 38} = 0.014$, $P > 0.05$). Sin embargo, la ANOVA mostró diferencias significativas en la masa de los cuerpos grasos entre los meses para La Estanzuela ($F_{11, 27} = 17.24$, $P = <0.0001$) y Tilcuautla ($F_{11, 28} = 10.36$, $P < 0.0001$). Mientras tanto el ciclo de los cuerpos grasos de las hembras de la población de La Estanzuela se inició en el mes de mayo ($\bar{x} = 0.026 \pm 0.018$ g) con un aumento de la masa en el mes de junio ($\bar{x} = 0.089 \pm 0.027$ g) al mes de septiembre ($\bar{x} = 0.144 \pm 0.065$ g), y decreciendo significativamente en el mes de noviembre ($\bar{x} = 0.037 \pm 0.003$ g; Fig. 9). El inicio del ciclo de los cuerpos grasos de las hembras de la población de Tilcuautla fue a partir del mes de abril ($\bar{x} = 0.026 \pm 0.014$ g), creciendo exponencialmente hasta el mes de septiembre ($\bar{x} = 0.237 \pm 0.054$ g) y decreciendo significativamente en el mes de noviembre ($\bar{x} = 0.042 \pm 0.003$ g) hasta el mes de febrero ($\bar{x} = 0.016 \pm 0.008$ g; Fig. 9).

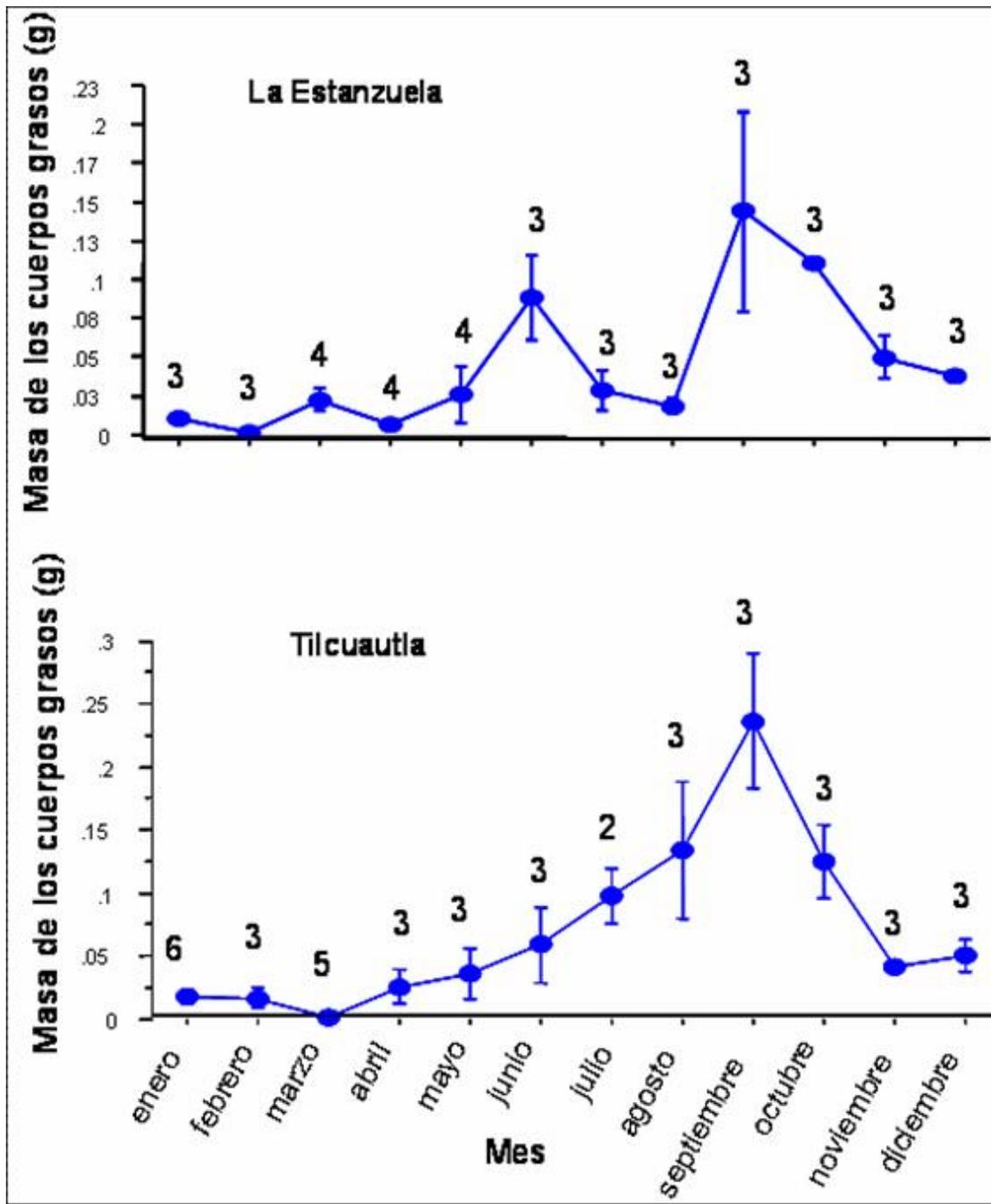


Figura 9. Ciclo de los cuerpos grasos de las hembras de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

Ciclo del hígado de las hembras de la población de La Estanzuela y Tilcuautla

El análisis de regresión mostró que las hembras de la población de La Estanzuela presentaron una relación significativa entre la LHC (mm) y la masa del hígado (g) ($r^2 = 0.11$, $F_{1,37} = 4.74$, $P < 0.05$) pero no ocurrió lo mismo para las hembras de Tilcuautla ($r^2 = 0.040$, $F_{1,38} = 1.577$, $P > 0.05$, ambas variables transformadas a \log_{10}). Una ANOVA, usando los residuales de la regresión, reveló un efecto significativo mensual sobre la masa del hígado para La Estanzuela ($F_{11,27} = 5.79$, $P < 0.0001$), similar a las hembras de Tilcuautla ($F_{11,28} = 3.572$, $P < 0.005$). El ciclo del hígado de las hembras de la población de La Estanzuela se inició en el mes de abril ($\bar{x} = 0.064 \pm 0.014$ g), con un incremento de actividad en el mes de junio ($\bar{x} = 0.135 \pm 0.017$ g) y un máximo de tamaño en el mes de octubre ($\bar{x} = 0.175 \pm 0.017$ g), decreciendo de manera constante desde noviembre hasta el mes de marzo ($\bar{x} = 0.038 \pm 0.0079$ g; Fig. 10). Mientras que la masa del hígado de las hembras de Tilcuautla se empezó a incrementar en el mes de mayo ($\bar{x} = 0.060 \pm 0.014$ g) y junio ($\bar{x} = 0.121 \pm 0.024$ g), alcanzando los valores más altos en los meses de septiembre ($\bar{x} = 0.182 \pm 0.034$ g) a noviembre ($\bar{x} = 0.200 \pm 0.066$ g) y decreciendo del mes de diciembre ($\bar{x} = 0.130 \pm 0.003$ g) a febrero ($\bar{x} = 0.060 \pm 0.005$ g; Fig. 10).

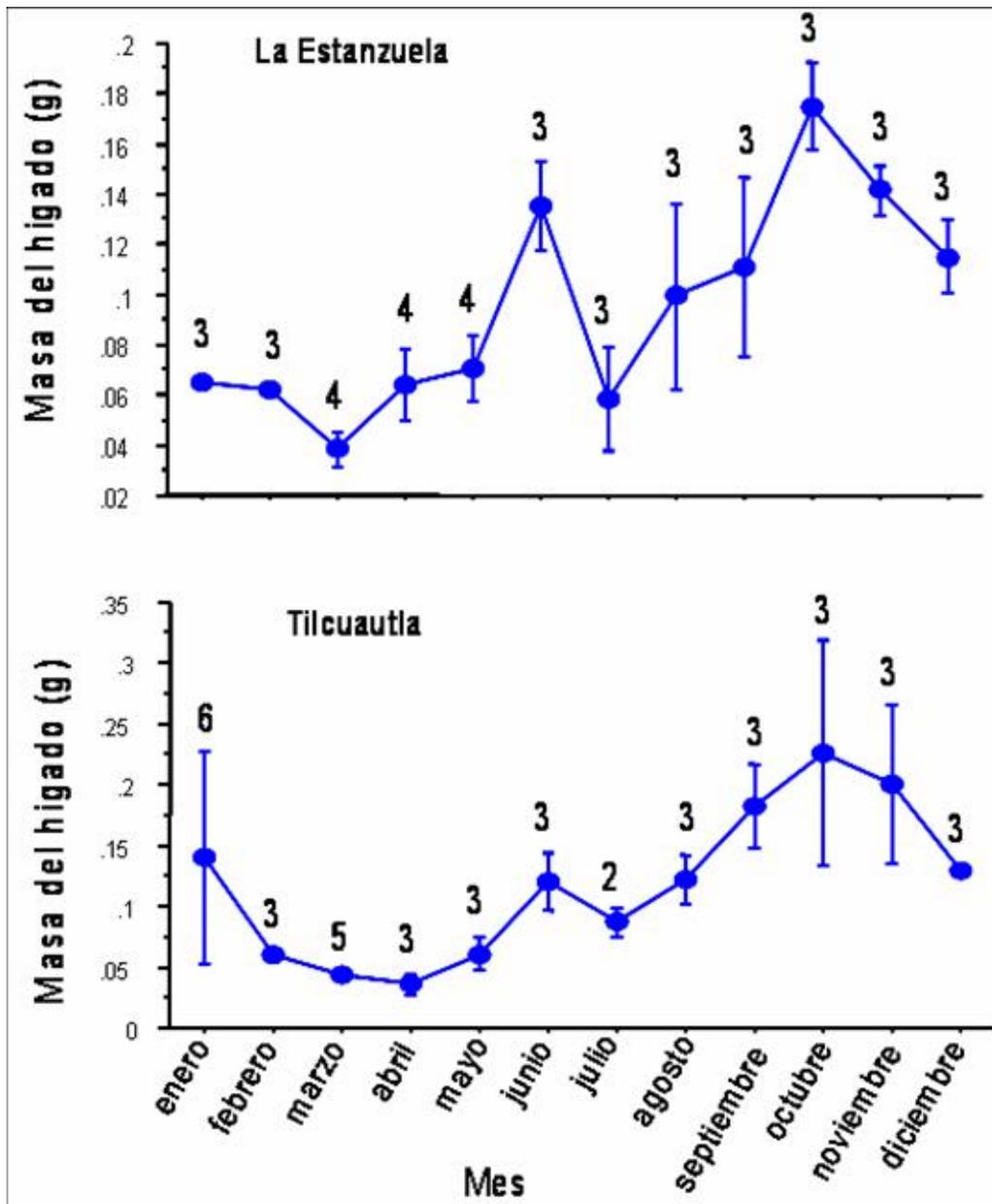


Figura 10. Ciclo del hígado de las hembras de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela y Tilcuautla, el símbolo “●” representa la masa media mensual, los números por arriba de los puntos (medias) indican el tamaño de muestra mensual y las líneas verticales representan el error estándar (EE).

DISCUSIÓN

Longitud hocico cloaca mínima a la madurez sexual

Las hembras de La Estanzuela presentaron una LHC más pequeña y una masa de cuerpo menor que las de la población de Tilcuautla ($t = -3.127 P < 0.005$, $t = -2.50 P < 0.05$, respectivamente; Cuadro 2), mientras que los machos fueron similares en estas características en ambas poblaciones ($t = -1.2009 P > 0.05$, $t = -1.051 P > 0.05$; Cuadro 3). La evidencia de dimorfismo sexual se encontró en los machos y en las hembras de la población de La Estanzuela (Cuadro 2), por ejemplo, los machos alcanzaron la madurez sexual a una talla y peso mayor que las hembras ($t = -2.68 P > 0.05$, $t = -3.73 P > 0.05$, respectivamente; Cuadro 2). En contraste, los machos de la población de Tilcuautla alcanzaron la madurez sexual a una talla de LHC más pequeña que las hembras pero a una talla media similar ($t = -1.11 P > 0.05$; Cuadros 2, 4). Estas características indican que los machos y las hembras de ambas poblaciones están respondiendo de manera diferente, es decir, los machos de La Estanzuela maduran a una talla más grande que los de Tilcuautla. Situación que puede explicar que la tasa de crecimiento es más rápida, periodo reproductivo más temprano ($t = -3.127 P < 0.0005$; Cuadro 4) en los machos de La Estanzuela que los machos de Tilcuautla, como sucede con otras especies de lagartijas (Fitch, 1978). La variación y similitudes en la masa corporal encontrada entre los sexos y poblaciones de *S. grammicus* (Cuadro 2 y 3), podría indicar que los organismos están respondiendo de manera diferente a las presiones ambientales: depredación, competencia por alimento y espacio del ambiente en que viven (Ramírez-Bautista, *et al.*, 2002, 2004).

Tamaño de la camada

Aunque estadísticamente el tamaño de la camada entre ambas poblaciones no fue diferente, las hembras de la población de La Estanzuela muestran un tamaño de camada

más pequeño (4.4 crías al nacer) que las de Tilcuautila (5.6 crías al nacer). Al igual que otras especies de Sceloporinos, el tamaño de la camada en estas dos poblaciones aumentó con la LHC de la hembra (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Ortega-Rubio y Barbault, 1984; Guillette y Bearce, 1986; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2005). En estudios previos, el tamaño de la camada para las poblaciones de partes bajas fue muy similar (Cuadro 5). Por ejemplo, en la población del Pedregal San Ángel, el tamaño de la camada fue de 5.3 crías, y para las hembras de la población de Teotihuacán de 5.1, mientras que para la población de Pachuca el tamaño de la camada fue de 5.2 crías. Sin embargo, las poblaciones de ambientes templados de montañas tienden a mostrar un tamaño de camada pequeño, tales como Monte Alegre Ajusco (3.5 crías) y el Capulín (3.7 crías), las cuales se encuentran a una elevación de 3200 y 3400 m, respectivamente (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2005). Las diferencias en el tamaño de la camada entre ambas poblaciones de *S. grammicus* sugiere diferencias en su sensibilidad a las condiciones ambientales ("normas de reacción" de Stearns, 1993), o también llamada plasticidad fenotípica, y que se define como un grupo de fenotipos que pueden ser producidos por un genotipo único que es o está expuesto a diferentes condiciones ambientales. Las normas de reacción pueden ser plásticas o no plásticas, es decir, el fenotipo puede cambiar o permanecer fijo con o sin respuesta al cambio ambiental y a las presiones demográficas (Ballinger, 1977; Dunham, 1982). El tamaño de la camada de las poblaciones de *S. grammicus* de partes altas (> 3000 m) y de bajas (≤ 2700) son diferentes, pero no así entre poblaciones de partes bajas, aparentemente son similares. Sin embargo, las pequeñas diferencias (estadísticamente no significativas), biológicamente podría significar un aislamiento entre poblaciones, como lo ha comentado Sites y Davis (1989) y Arévalo *et al.* (1991).

La masa relativa de la camada (MRC) de las poblaciones de La Estanzuela y Tilcuautla fueron similares entre si. Aunque estadísticamente la MRC no mostró variación en el desarrollo embrionario entre los meses en la población de La Estanzuela. Por ejemplo, la MRC del mes de noviembre fue más pequeña (0.646) que la de enero (0.852) y febrero (1.22). Mientras que la MRC para las hembras de la población de Tilcuautla varió entre los meses, por ejemplo, los valores fueron más altos en el mes de diciembre (1.39) que en enero (0.561) y febrero (0.637). Estos datos sugieren que el periodo de gestación es de alrededor de 141 y 134 días para La Estanzuela y Tilcuautla, respectivamente.

A la fecha se conoce que una MRC es más alta en especies de lagartijas del género *Sceloporus* que presentan el modo de forrajeo de “sentar y esperar” (Vitt y Price, 1982). Sin embargo, la MRC media encontrada en las hembras de ambas poblaciones es la más alta hasta ahora conocida para lagartijas del genero *Sceloporus* (Vitt y Price, 1982; Ramírez-Bautista *et al*, 2002, 2005). La MRC está asociada a la conducta de forrajeo y comportamiento de escape a los depredadores, ya que un tamaño de camada grande provoca un peso considerable para las hembras, ya que se ven limitadas para escapar rápidamente de sus depredadores. La MRC también es afectada por la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente, ya que las hembras que no se alimentan bien, sus crías nacerán más pequeñas y serán vulnerables a los depredadores y serán menos competitivas (Vitt y Price, 1982). La MRC encontrada en ambas poblaciones, hasta el momento, mayor que en otras especies del mismo género, indica que las crías son muy competitivas en el tipo de ambiente en que habitan.

Relación entre el tamaño de la camada y la longitud hocico cloaca de las hembras

La relación que existe entre el tamaño de la camada y la LHC de las hembras fue similar para ambas poblaciones. En este estudio se probó que conforme aumenta el tamaño de las lagartijas, de igual forma se incrementa el tamaño de la camada, característica que ocurre en otras poblaciones de la misma especie y en especies de ambientes diferentes (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000, 2005). La población de hembras puede estar en condición reproductiva por un periodo de tiempo más largo, lo que significa que en el ambiente existe una gran cantidad de alimento, por lo tanto, las hembras pueden alimentarse constantemente y mejor, lo que permite tener un mayor tamaño de camada. Sin embargo, puede ser que las hembras no se reproduzcan cada año, tal como ocurre en algunas especies de lagartijas vivíparas (Ramírez-Bautista *et al.*, datos no publicados). Esto ocasiona que las crías nazcan con un tamaño mayor para enfrentar las presiones del ambiente (depredación y competencia). Esta estrategia es característica de la mayoría de las especies ovíparas y vivíparas del género *Sceloporus* (Goldberg, 1971; Guillette y Casas-Andreu, 1980; Méndez-De la Cruz, 1988; Guillette y Méndez-De la Cruz, 1993; Guillette y Sullivan, 1995; Ramírez-Bautista *et al.*, 2002). Estudios previos, por ejemplo, Tinkle *et al.* (1970) encontraron que en especies de ambientes templados y tropicales estacionales, es frecuente encontrar una relación positiva entre el tamaño de la camada y el tamaño corporal, como se presenta en estas dos poblaciones.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual fue más pronunciado en las estructuras morfológicas para los machos y las hembras de la población de La Estanzuela que en la población de Tilcuautla, excepto en el largo de la cabeza (LC) y ancho de la cabeza (AC). Mientras que los machos

de Tilcuautla fueron más grandes que las hembras en el largo y ancho de la cabeza (Cuadro 2). El dimorfismo sexual es muy común en el género *Sceloporus* (Fitch, 1978). Estudios previos sobre poblaciones de *S. grammicus* han mostrado dimorfismo sexual, tal como se encontró en la población de La Estanzuela en este estudio.

Como en otras especies del género, el dimorfismo sexual dentro de poblaciones de *S. grammicus* se puede atribuir a selección sexual (Trivers, 1972; Molina-Borja, 2003). En especies con reproducción asincrónica tal como la de este estudio, los machos más grandes se aparean con más hembras que machos más pequeños. Otros factores que pueden explicar el dimorfismo sexual, son las tasas de crecimiento diferencial (Trivers, 1976), los combates entre machos (Ruby, 1981; Kratochvil y Frynta, 2002; Olsson *et al.*, 2002), y la defensa del territorio (Greer, 1967; Stamps, 1977), es decir que los machos con mayor tamaño tendrán ventaja durante un combate por acceso a las hembras que un macho con una talla menor. Al igual que en el caso de la defensa del territorio, los machos con un tamaño mayor regularmente salen victoriosos. En contraste, las estructuras morfológicas similares (LHC, masa del cuerpo, largo del antebrazo, largo del brazo, y largo de la tibia) entre machos y hembras de la población de Tilcuautla pueden ser explicadas de diferentes maneras, tales como la similitud en la proporción de sexos o por los patrones de coloración durante la estación reproductiva, los cuales juegan un papel muy importante en los despliegues como ocurren en otras especies de lagartijas (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998).

Ciclos reproductivos

Los resultados indican que los machos de *S. grammicus* de la población de La Estanzuela tienen una estación reproductiva más larga (mayo-noviembre) que los machos de la población de Tilcuautla (junio-noviembre; Cuadro 4).

La actividad reproductiva de los machos de ambas poblaciones comienza en la segunda mitad de la estación seca (mayo en La Estanzuela y junio en Tilcuautla), alcanzando un pico máximo de junio a septiembre en La Estanzuela y a mediados de la estación húmeda cálida, de agosto a octubre, en Tilcuautla. Esta diferencia en el periodo reproductivo de los machos de la Estanzuela (mayo-noviembre) y de Tilcuautla (junio-noviembre), indica que los machos de la primera población tienen un periodo reproductivo mayor que los machos de la segunda población. Además, el pico máximo de actividad reproductiva también es mayor, lo que indica que esto favorece a que puedan fertilizar un mayor número de hembras que los machos de la población de Tilcuautla.

Este patrón reproductivo de los machos de ambas poblaciones, es similar al de otras poblaciones de partes altas y bajas de la misma especie (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Guillette y Bearce, 1986; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2005) y al de otras especies vivíparas de montaña (Ramírez-Bautista *et al.*, 1995, 1998, 2002, 2005). Por ejemplo, los machos de la población de Teotihuacán muestran una actividad reproductiva máxima de julio a octubre que la población de Pachuca que es de julio a agosto, mientras que las poblaciones de La Estanzuela, es a partir de junio a octubre y Tilcuautla de agosto a octubre (Cuadro 5). Estas diferencias interpopulacionales en la actividad reproductiva pueden ser respuestas a las condiciones del ambiente local. Mientras que las semejanzas tales como la reproducción asincrónica y la LHC a la madurez sexual, podrían estar relacionadas a su historia evolutiva (Dunham y Miles, 1985; Miles y Dunham, 1992).

La reproducción de las hembras de ambas poblaciones mostró una actividad reproductiva otoñal, típica de especies vivíparas de montaña tales como *S. formosus* (Guillette y Sullivan, 1995), *S. jarrovi* (Goldberg, 1971; Ramírez-Bautista *et al.*, 2002), *Barisia imbricata* (Guillette y Casas-Andreu, 1987), *Eumeces copei* (Guillette, 1983;

Ramírez-Bautista *et al.*, 1996), y *E. lynxe* (Ramírez-Bautista *et al.*, 1998). Este tipo de reproducción, es una adaptación a los climas fríos, en la que el desarrollo embrionario ocurre en el periodo más frío y los nacimientos en el verano, cuando la disponibilidad del alimento en el ambiente es adecuado.

La masa ovárica comienza aumentar cuando termina la estación de lluvias (octubre) en las poblaciones de La Estanzuela y Tilcuautla. El apareamiento ocurrió inmediatamente en los meses anteriores de mayo-junio. En estas poblaciones, el pico máximo de la vitelogénesis ocurrió durante la estación más húmeda (junio-octubre), y la ovulación y fertilización en noviembre y diciembre. El desarrollo embrionario ocurre durante la estación fría y seca del año (Fig. 7, Cuadro 4). Los nacimientos ocurrieron en marzo y febrero en las poblaciones de La Estanzuela y Tilcuautla, respectivamente. Este patrón es diferente a otras poblaciones de la misma especie, en el cual los nacimientos ocurren en el mes de abril (Teotihuacan; Jiménez-Cruz *et al.*, 2005, Cuadro 5; Monte Alegre Ajusco, El Capulín, Pedregal de San Ángel; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004), mayo (Parque Nacional Zoquiapan; Guillette y Casas-Andreu, 1980; Cantimplora, Laguna, y Paredón; Ramírez-Bautista *et al.*, 2004), julio (Pachuca; Ramírez-Bautista *et al.*, 2005; Cuadro 5). Lo cual se debe a las condiciones favorables del ambiente (disponibilidad de alimento) y a que los organismos alcancen a una LHC más grande en un tiempo corto, lo que favorece una LHC máxima a la madurez sexual al inicio de la estación reproductiva, y por lo tanto, contar con un periodo reproductivo mayor que los individuos que alcanzan una LHC mínima a la madurez sexual más tarde.

Ciclo de los cuerpos grasos e hígado

La masa de los cuerpos grasos y del hígado de las hembras de La Estanzuela y Tilcuautla varió entre los meses (Figs. 5, 6, 9, 10), mostrando un patrón inconsistente, es decir, los cuerpos grasos y el hígado no mostraron un patrón similar de actividad energética durante la actividad reproductiva de las hembras en ambas poblaciones. Pero los valores más altos ocurrieron durante la vitelogénesis y el desarrollo embrionario a consecuencia de los cuerpos grasos, los cuales tienen que ser sintetizados por el hígado en forma de proteínas y posteriormente ser absorbidos y utilizados como energía en forma de vitelo durante la elaboración de folículos y durante todo el desarrollo embrionario. Este patrón de comportamiento de los ciclos de los cuerpos grasos e hígado de las hembras de ambas poblaciones, sugiere que pueden estar implicados en el contexto energético como ocurre en otras especies de lagartijas (Selcer, 1987).

El periodo de gestación corresponde a la estación fría y a la disponibilidad de alimento en el ambiente. El comportamiento en la variación de la masa de los cuerpos grasos y el hígado de las hembras de ambas poblaciones suele afectar el desarrollo embrionario. Sin embargo, se sabe que muchas hembras preñadas de poblaciones de partes altas continúan forrajeando en la estación reproductiva (octubre-diciembre). Este patrón ocurre en muchas especies de lagartijas (Selcer, 1987, 1990; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista *et al.*, 2002; Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006). En *Hemidactylus turcicus* (Selcer, 1987), *Anolis nebulosus* (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), *Sceloporus jarrovii* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002) y *Phyllodactylus lanei* (Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006), la masa de los cuerpos grasos y el hígado incrementa de tamaño durante la máxima producción de huevos (especies ovíparas) y desarrollo embrionario (especies vivíparas). En el caso de los machos, la masa de los cuerpos grasos y del hígado fue altamente variable, y

coincide con la máxima actividad reproductiva de los machos de la población de La Estanzuela. En contraste, dentro de la población de Tilcuautla, los ciclos de los cuerpos grasos y del hígado mostraron un patrón similar, los valores de la masa de los cuerpos grasos fueron mantenidos a principio de la primavera (de abril a junio) y a inicio del otoño (octubre), incrementando la masa de los cuerpos grasos de noviembre a diciembre. Este patrón de comportamiento de la masa de los cuerpos grasos y del hígado durante estas estaciones coincide con la máxima actividad reproductiva de los machos de la población de Tilcuautla. El comportamiento de los cuerpos grasos y masa del hígado de los machos de ambas poblaciones, es similar al de otras especies vivíparas (por ejemplo, *S. jarrovi*; Ramírez-Bautista *et al.*, 2002) y ovíparas (*Aspidoscelis communis*, *A. lineatissimus*; Ramírez-Bautista *et al.*, 2000; Ramírez-Bautista y Pardo-De la Rosa, 2002). *Sceloporus grammicus* es un depredador con estrategia de “asecho” (Cooper, 1995), lo que implica que no gasta mucha energía en la búsqueda de su alimento, por lo tanto, la energía almacenada en forma de cuerpos grasos y en la masa del hígado puede contribuir a la producción de esperma en los machos. Este patrón sugiere que durante la estación reproductiva, aunque la actividad alimentaria decrece, los machos continúan la búsqueda del alimento, lo que puede ser una estrategia para favorecer la acumulación de energía en forma de cuerpos grasos e hígado.

Factores ambientales vs actividad reproductiva

Los ciclos reproductivos de *S. grammicus* para ambas poblaciones exhiben una actividad gonádica asincrónica entre los machos y las hembras. Esto sugiere que los requerimientos para cada sexo son diferentes, es decir, los factores ambientales y endógenos son diferentes para que ocurra la reproducción. Si consideramos que la actividad

reproductiva de los machos comienza en mayo (La Estanzuela) y en junio (Tilcuautla), con un máximo entre junio y septiembre (La Estanzuela) y de agosto hasta octubre (Tilcuautla), donde la precipitación y la temperatura están en su más alto nivel, se observa que estos dos factores ambientales son muy importantes en la actividad reproductiva de las lagartijas, a pesar de que la temperatura no estuvo correlacionada con la actividad testicular para ambas poblaciones.

Generalmente, se considera que los factores ambientales tales como la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo tienen un efecto sobre la actividad testicular de las especies de lagartijas (Marion, 1982; Ramírez-Bautista *et al.*, 1995, 1998). En las hembras de la población de La Estanzuela, la precipitación y el fotoperiodo influyeron en la masa gonádica, es decir que la cantidad de agua en el ambiente y la cantidad de luz en los días, influyeron sobre el desarrollo de los huevos y embriones, pero no así la temperatura. Mientras que en las hembras de la población de Tilcuautla, la temperatura y el fotoperiodo estuvieron relacionados significativamente con la masa gonádica, factores que actuaron de la misma forma que en las hembras de La Estanzuela. Varios estudios sugieren que estos tres factores, o cualquiera de estos juegan un papel muy importante en regular la actividad reproductiva (Marion, 1982; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998). Las diferencias en la sincronía y el tiempo (extensión) de la vitelogenesis, la ovulación y el periodo de gestación entre poblaciones de *S. garmmicus* pueden ser una respuesta diferencial de cada población a las condiciones ambientales. Por ejemplo, una población de altas elevaciones (Capulín, Monte Alegre Ajusco, Parque Nacional Zoquiapan), y bajas elevaciones (Teotihuacan, Oaxaca, La Estanzuela y Tilcuautla; Cuadro 5) tiene una extensión similar en la actividad reproductiva (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2005). Las características reproductivas encontradas entre las poblaciones de La Estanzuela y Tilcuautla, tales como el periodo de la

vitelogenesis, periodo de gestación, tamaño de la camada, LHC media, y LHC mínima a la madurez sexual fueron menores en la población de La Estanzuela que en la población de Tilcuautla. Estos datos sugieren que las presiones ambientales son diferentes para ambas poblaciones (Cuadro 1) y cada una está respondiendo de manera diferente, lo que indica que en la población de La Estanzuela, las presiones podrían ser menores que en la población de Tilcuautla.

Finalmente, varios puntos emergen de este estudio dentro del contexto de lo que sabemos acerca de la reproducción de poblaciones de *S. grammicus*. Primero muchas especies de sceloporinos vivíparos estudiados de altas elevaciones, actividad reproductiva otoñal (Guillette y Casas-Andreu-Andreu, 1980) y poblaciones de bajas elevaciones que parecen reproducirse en un período del tiempo más largo presentan algunas características reproductivas diferentes, similares a las poblaciones de este estudio (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004, 2005). La MRC para ambas poblaciones fue mayor que para otras poblaciones de la misma especie y de otros sceloporinos hasta hoy estudiados. Con este trabajo podemos concluir que las poblaciones de La Estanzuela y Tilcuautla presentan similitudes en las características reproductivas, posiblemente por pertenecer a una misma raza cromosómica FM2 (Arévalo *et al.*, 1991), pero también las diferencias podrían indicar aislamiento entre poblaciones.

V. CONCLUSIONES

1. Los machos fueron más grandes que las hembras en la población de la Estanzuela. Las únicas diferencias morfológicas para machos y hembras encontradas en la población de Tilcuautla fueron el largo y ancho de la cabeza.

2. Las hembras de la población de La Estanzuela maduran a una LHC más pequeña que los machos. Mientras que en la población de Tilcuautla, los machos alcanzaron una LHC mínima a la madurez sexual menor que las hembras (Cuadro, 4).
3. Los ciclos reproductivos de las hembras y los machos de ambas poblaciones son asincrónicos, como sucede en la mayoría de las especies vivíparas de montaña.
4. La actividad reproductiva de los machos y de las hembras, estadísticamente no estuvieron correlacionados con la masa de los cuerpos grasos e hígado, excepto en las hembras de Tilcuautla, donde estuvo correlacionada con los cuerpos grasos.
5. Los factores ambientales (precipitación y fotoperíodo) estuvieron correlacionados con la actividad reproductiva de los machos y de las hembras de La Estanzuela, pero no así con la temperatura. Sin embargo, la temperatura y el fotoperíodo estuvieron correlacionados con la actividad reproductiva de las hembras de Tilcuautla, pero no con la actividad reproductiva de los machos, sólo la precipitación influyó en la actividad reproductiva de éstos.
6. El tamaño medio de la camada fue mayor en la población de Tilcuautla que en La Estanzuela. El tamaño de la camada de ambas poblaciones estuvo correlacionado positivamente con la LHC de las hembras.
7. Finalmente, especies de lagartijas que pertenecen a una misma especie que esta ampliamente distribuida, muestran una gran diversidad en las estrategias reproductivas, como las que se mencionan en este estudio, las cuales son parte de su historia de vida, dichas características reflejan las adaptaciones a los diferentes ambientes donde se encuentran estas poblaciones, y además muestran parte de la historia filogenética del grupo.

8. Las dos poblaciones de *S.grammicus* muestra características reproductivas similares lo cual permite asignarlas como poblaciones pertenecientes a una misma raza cromosomica (FM2), compartiendo una historia evolutiva similar.

Cuadro 5. Características reproductivas de hembras de diferentes poblaciones de *Sceloporus grammicus* de México.

Poblaciones	Teotihuacan ¹	Pachuca ²	Oaxaca ³	Tepeapulco ⁴	La Estanzuela ⁵	Tilcuautla ⁶
Vitelogénesis	oct-nov	jul-nov	ago-nov	oct-Jul	may – noviembre	jun-noviembre
Ovulación	noviembre	nov-dic	nov-dic	noviembre	noviembre	noviembre
Periodo de gestación	nov-abr	nov-jul	nov-abr	nov-oct	noviembre-marzo	noviembre-abril
Tamaño de la camada	5.1 ± 0.2	5.2 ± 0.2	4.9 ± 0.16	5.1 ± 0.25	4.4 ± 0.27	5.6 ± 0.63
Rango	2 – 9	2 – 10	3 – 7	2 – 8	3 - 6	3 – 12
Masa relativa de la camada	0.338 ± 0.024	-----	-----	0.343 ± 0.036	0.745 ± 0.14	0.765 ± 0.101
LHC (mm)	48.8 ± 0.6	51.7 ± 0.5	57.4 ± 0.9	55.3 ± 0.9	49.3 ± 0.63	52.2 ± 0.68
Rango LHC (mm)	44.1 – 72.3	40.0 – 67.1	45.0 – 68.1	42.0 – 66.0	41.6 – 57.4	44.6 – 62.4
Modo de reproducción	otoñal	otoñal	otoñal	atípica	otoñal	otoñal
N	119	164	76	52	39	40

¹Jiménez-Cruz *et al.*, 2005

²Ramírez-Bautista *et al.*, 2005

³Ríos-Pérez, 2005

⁴Ramírez-Bautista y Uribe-Rodríguez (no publicado)

^{5,6} Este estudio

VI. Literatura Citada

- Arévalo, E., C. A. Porter, A. González, F. Mendoza, J. L. Camarillo y J. W. Sites Jr.** 1991. Population cytogenetics of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanid) in central México. *Herpetological Monographs* 5: 79-115.
- Astronomical Almanac of the World.** 1984. United States Government Printing Office and Her Majesty's Stationary Office, London.
- Ballinger, R. E.** 1973. Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54:269-283.
- , 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in lizard. *Ecology* 58:628-635.
- , 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- Benabid, M.** 1994. Reproduction and lipid utilization of population of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160-180.
- Blackburn, D. G.** 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. 1. Sauria. *Amphibaenia. Reptilia* 3:185- 205.
- , 1984. Euterian- like reproductive specialization in viviparous reptile. *Proc. Natural Academic Society* 81: 4860-4863.
- , 1985, Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia e Ichthyosauria. *Amphibaenia. Reptilia* 5: 259- 291.
- Casas-Andreu, G, Valenzuela-López y Ramírez-Bautista; A.** 1991. Como hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuaderno numero 10. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. 68 p.
- Comisión Nacional del Agua (CNA).** 1999. Estaciones meteorológicas para el estado de Hidalgo.
- Cooper, W. E. Jr.** 1995. Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny in lizards. *Animal Behavior* 50:973-985.
- Dufaure, J. P y J. Hubert.** 1961. Table du developpement du lézard vivipare: Lacerte (*Zootoca*) vivipara Jacquin. *Arch. Anat. Microscop. Morphol. Exp.* 50:309- 328.
- Dunham, A. E.** 1980. An experimental study of interespecific competition between the iguanid lizard *Sceloporus merrami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecology Monographs* 50:309-330.

- Dunham, A. E.** 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- , **y D. B. Miles.** 1985. Pattern of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist* 126:231-257.
- , **D. B. Miles y D. N. Resnick.** 1988. Life history patterns of squamate reptiles. Pp. 441-552. In *Biology of the reptilian*. Vol. 16, Ecology B. Defense and life history. C. Gans and H. Pough. (eds) John Wiley & Sons, New York.
- Ferguson, G. W., C. H. Boleen y H. P. Woolley.** 1980. *Sceloporus Undulatus*: Comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology* 61: 313-332.
- Feria-Ortíz, M., A. Nieto-Montes De Oca y I. H. Salgado-Ugarte.** 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104-112.
- Fitch, H. S.** 1978. Sexual size differences in genus *Sceloporus*. *The University of Kansas Science Bulletin* 51:441-461.
- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez.** 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20(2):115-144.
- Golodberg, S. R.** 1971. Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Herpetological* 27: 123-131.
- **y C. H. Lowe.** 1966. The reproductive cycle of the western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southern Arizona. *Journal of Morphology* 118: 543- 548.
- Greer, A. E.** 1967. The ecology and behavior of two sympatric *Lygodactylus* geckos. *Breviora* 268:1-19.
- Guillette, L. J. Jr.** 1981. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus* *Herpetological* 36:201-215.
- Guillette, L. J. Jr.** 1982. The evolution of egg retention in lizards: a physiological model. Pp 379-386. En: G. Grigg, R. Shine y H. Ehmann. (eds.) *The Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, Australia.
- Guillette, L. J. Jr.** 1983. Notes concerning reproduction of the montane skink, *Eumeces copei*. *Journal of Herpetology* 17:144-148.
- Guillette, L. J. Jr.** 1985. The evolution of egg retention in lizards: a physiological model. Pages Ehmann, eds. *The Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, Australia.

- Guillette, L. J. Jr.** 1989. The evolution of vertebrate viviparity: morphological modifications and endocrine control. Pp 219-233. En: D.B. Wake y G. Roth, (eds.) Complex Organism Functions: Integration and Evolution in Vertebrates. John Wiley y Sons, New York.
- Guillette, Jr. L. J y D. A. Bearce.** 1986. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. Transactions of the Kansas Academy of Sciences 89: 31-39.
- Guillette, Jr. L. J y G. Casas-Andreu.** 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. Journal of Herpetology 14: 143-147.
- Guillette, Jr. L. J. y G. Casas-Andreu.** 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. Herpetological 43: 29-38.
- Guillette, Jr. L. J y F. R. Mendez- De la Cruz.** 1993. The reproductive cycle of the viviparous maxacan lizard *Sceloporus torquatus*. Journal of herpetology 27: 168-174.
- Guillette, Jr. L. J y W. P. Sullivan.** 1995. The relative and fat body cycle of the lizard *Sceloporus formosus*. Journal of herpetology 19: 474-480.
- Huelin, B.** 1990. Etude comparative de la membrane coquillere chez les souches ovipare et vivipare du lezard *Larceta vivipara*. Canadian Journal Zoology 68: 1015-1019.
- INEGI.** 2004. Atlas de la geografía del Estado de Hidalgo y sus municipios. Gobierno del Estado de Hidalgo.
- Jiménez-Cruz, E., A. Ramírez-Bautista, J. C. Marshall, M. Lizana-Avia y A. Nieto-Montes de Oca.** 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacan, State of Mexico. Southwestern Naturalist 50:178-187.
- Kratochvil, L y D. Frynta.** 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in Eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). Biol. J. Linn. Soc. 76: 303-314.
- Lara-Gongora, G.** 2004. A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *Sceloporus grammicus* complex from Chihuahua and Sonora, Mexico. Bulletin of the Maryland Herpetological Society 40: 1-41.
- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Chávez-Calzada, E., Sánchez, Ma.C., Marshall, J.C. y Ramírez-Bautista, A.** 2006. El Complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana, Méx. 14: 18-24.

- 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.
- Mendez-De la Cruz, F.** 1988. Estudio comparativo de la reproducción, topología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham.** 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139:848-869.
- Miller, M. R.** 1954. Further observations on reproduction in the lizard *Xantusia virgilis*. *Copeia* 1954: 38-40.
- Molina-Borja M.** 2003. Sexual dimorphism of *Gallotia atlantica atlantica* and *Gallotia atlantica mahorratea* (Lacertidae) from the eastern canary Islands. *Journal of Herpetology* 37: 769- 772.
- Olsson, M., R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari, y T. Madsen.** 2002. Sexual dimorphism in lizards body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538- 1542.
- Ortega-Rubio. A y R. Barbault.** 1984. Reproductive cycles in the mezquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology* 18: 168-173.
- Ramírez-Bautista, A.** 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la Region de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral, facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 160 p.
- Ramírez-Bautista, A.** 2002. Conocimiento básico sobre manejo, conservación y aprovechamiento de los anfibios y reptiles de México. XXIII Aniversario, Programa de Ganadería, Colegio de Posgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad.
- Ramírez-Bautista, A.** 2003. Some reproductive characteristics of a tropical arid lizard assemblage from Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Herpetological Review* 34: 328-331.
- Ramírez-Bautista, A.** 2004. Diversidad de las estrategias reproductivas en un ensamble de lagartijas de una región tropical estacional de las costas del pacifico de México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 12 (1): 7-16.
- Ramírez-Bautista, A. y G. Gutiérrez-Mayén.** 2003. Reproductive ecology of *Sceloporus utiformis* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *Journal of Herpetology* 37:1-10.

- Ramírez-Bautista, A. y L. J. Vitt.** 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica* 53:423-431.
- Ramírez-Bautista, A. y L. J. Vitt.** 1998. Reproductive Biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *Southwestern Naturalist* 43:381-390.
- Ramírez-Bautista, A. y D. Pardo-de la Rosa.** 2002. Reproductive cycle of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus comunis*, from Jalisco, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 47: 205-214.
- Ramírez-Bautista, A., J. Barba-Torres y L. J. Vitt.** 1998. Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretaro, México. *Journal of Herpetology* 32:18-24.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia y L. J. Vitt.** 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000:712-722.
- Ramírez-Bautista, A., E. Jiménez-Cruz y J. C. Marshall.** 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist* 64: 175-183.
- Ramírez-Bautista, A., CA. Maciel-Mata y MA. Martínez-Morales.** 2005. Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. *Acta Zoologica Sinica* 51:998-1005.
- Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores y J. W. Sites 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., Z. Uribe-Peña y L. J. Guillette Jr.** 1995. Reproductive biology of the lizard *Urosaurus bicarinatus* (Reptilia: Phrynosomatidae) from Río Balsas Basin, México. *Herpetological* 51:24-33.
- Ramírez-Bautista, A., L. J. Guillette, Jr., G. Gutiérrez- Mayén y Z. Uribe-Peña.** 1996. Reproductive biology of the lizard *Eumeces copei* (Lacertilia, Scincidae) from the Eje Neovolcánico, México. *Southwestern Naturalist* 41:103-110.
- Ramírez-Sandoval, A. Ramírez-Bautista y Laurie J. Vitt.** 2006. Reproduction in the Lizard *Phyllodactylus laney* (Squamata: Gekkonidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Copeia* 2006: 1-9
- Ruby, D. E.** 1981. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetological* 40: 272-280.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa Wiley, México.

- Selcer, K. W.** 1987. Seasonal variation in fat body and liver mass of the introduced mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, in Texas. *Journal of Herpetology* 21:74-78.
- , 1990. Egg-size relationships in a lizard with fixed clutch size: variation in a population of the Mediterranean gecko. *Herpetologica* 46:15-21.
- Shine, R., y Bull. J. J.** 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *Western North American Naturalist*. 113. 905- 923.
- Sites, J. W. Jr.** 1993. Chromosomal variation in the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). Pp 137-145 En: A. T. Summer y A. C. Chandley, (eds.), *Chromosomes today*. Chapman and Hall, London.
- y **S. K. Davis.** 1989. Phylogenetic relationships and molecular variability within and among sex chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria, Iguanidae), based on nuclear and mitochondrial markers. *Evolution* 43:296-317.
- , **J. W. Archie, C. J. Cole y O. Flores-Villela.** 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213: 1-110.
- Smith, H. M y R. B. Smith.** 1993. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. VII (Bibliographic Addendum IV and Index, Bibliographic Addenda II-IV, 1979-1991). University of Colorado, Boulder.
- Smith, H. M., y E. H. Taylor.** 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. Smithsonian Institution United States National Museum. 199: 1-253.
- Stamps, J. A.** 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. Pp. 265-334. En: C. Gans y D. W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 7, Ecology and Behaviour, Academic Press, New York.
- Stearns, S. C.** 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist* 123: 56-72.
- , 1993. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Tinkle, D. W.** 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 103:501-516.
- Tinkle, D. W y H. Wilbur y S. G. Tilley.** 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Tinkle, D. W, y J. W. Gibbons.** 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc. Publ. Museum. Zoology. University. Michigan* 154: 1-55.

- Trivers, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179, En: B. Campbell (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Publishing Co., Chicago.
- 1976. Sexual selection and resources-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30:253- 269.
- Vitt, L. J.** 1973. Reproductive biology of the anguid lizard *Gerrhonotus coeuleus principis*. *Herpetologica* 29: 197-184.
- , 1992. Diversity of reproduction strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation. Pp. 135-149. En: *Reproductive biology of South American Vertebrates*. Editor. Springer-Verlag, New York
- y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112:595-608.
- y **H. J. Price.** 1982 Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237- 255.
- Valdez-González, M. A. y A. Ramírez-Bautista.** 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 36:36-43.
- Yaron, Z.** 1985. Reptilian placentation and gestation: structures, fuction and endocrine control. Pp. 527-603. En: C. Gans y F. Billett, (eds.) *Biology of the Reptilia*. Vol. 15. Jonh Wiley y Sons, New York.
- StatView IV** (Abacus Concepts, Inc., Berkley, CA, 1992).

X. APENDICE

Localidad	Acronimo	Sexo
La Estanzuela	EST-ENE1	Hembra
La Estanzuela	EST-ENE3	Hembra
La Estanzuela	EST-FEB1	Hembra
La Estanzuela	EST-FEB3	Hembra
La Estanzuela	EST-MAR1	Hembra
La Estanzuela	EST-MAR3	Hembra
La Estanzuela	EST-MAR5	Hembra
La Estanzuela	EST-MAR6	Hembra
La Estanzuela	EST-ABR3	Hembra
La Estanzuela	EST-ABR4	Hembra
La Estanzuela	EST-ABR5	Hembra
La Estanzuela	EST-ABR6	Hembra
La Estanzuela	EST-MAY1	Hembra
La Estanzuela	EST-MAY2	Hembra
La Estanzuela	EST-MAY3	Hembra
La Estanzuela	EST-MAY6	Hembra
La Estanzuela	EST-JUN1	Hembra
La Estanzuela	EST-JUN5	Hembra
La Estanzuela	EST-JUN6	Hembra
La Estanzuela	EST-JUL3	Hembra
La Estanzuela	EST-JUL5	Hembra
La Estanzuela	EST-JUL6	Hembra
La Estanzuela	EST-GOS1	Hembra
La Estanzuela	EST-GOS2	Hembra
La Estanzuela	EST-GOS6	Hembra
La Estanzuela	EST-SEP2	Hembra
La Estanzuela	EST-SEP3	Hembra
La Estanzuela	EST-SEP6	Hembra
La Estanzuela	EST-OCT3	Hembra
La Estanzuela	EST-OCT5	Hembra
La Estanzuela	EST-OCT6	Hembra
La Estanzuela	EST-NOV1	Hembra
La Estanzuela	EST-NOV2	Hembra
La Estanzuela	EST-NOV3	Hembra
La Estanzuela	EST-DIC1	Hembra
La Estanzuela	EST-DIC4	Hembra
La Estanzuela	EST-DIC5	Hembra

Localidad	Acronimo	Sexo
La Estanzuela	EST-ENE2	Macho
La Estanzuela	EST-ENE4	Macho
La Estanzuela	EST-ENE5	Macho
La Estanzuela	EST-ENE6	Macho
La Estanzuela	EST-FEB2	Macho
La Estanzuela	EST-FEB4	Macho
La Estanzuela	EST-MAR2	Macho
La Estanzuela	EST-MAR4	Macho
La Estanzuela	EST-MAR7	Macho
La Estanzuela	EST-ABR1	Macho
La Estanzuela	EST-ABR2	Macho
La Estanzuela	EST-ABR7	Macho
La Estanzuela	EST-MAY4	Macho
La Estanzuela	EST-MAY5	Macho
La Estanzuela	EST-MAY7	Macho
La Estanzuela	EST-JUN2	Macho
La Estanzuela	EST-JUN3	Macho
La Estanzuela	EST-JUN4	Macho
La Estanzuela	EST-JUL1	Macho
La Estanzuela	EST-JUL2	Macho
La Estanzuela	EST-JUL4	Macho
La Estanzuela	EST-GOS3	Macho
La Estanzuela	EST-GOS4	Macho
La Estanzuela	EST-GOS5	Macho
La Estanzuela	EST-SEP1	Macho
La Estanzuela	EST-SEP4	Macho
La Estanzuela	EST-SEP5	Macho
La Estanzuela	EST-OCT1	Macho
La Estanzuela	EST-OCT2	Macho
La Estanzuela	EST-OCT4	Macho
La Estanzuela	EST-NOV4	Macho
La Estanzuela	EST-NOV5	Macho
La Estanzuela	EST-NOV6	Macho
La Estanzuela	EST-DIC2	Macho
La Estanzuela	EST-DIC3	Macho
La Estanzuela	EST-DIC6	Macho

Localidad	Acronimo	Sexo
Tilcucutla	TILC-ENE2	Hembra
Tilcucutla	TILC-ENE3	Hembra
Tilcucutla	TILC-ENE4	Hembra
Tilcucutla	TILC-ENE5	Hembra
Tilcucutla	TILC-ENE6	Hembra
Tilcucutla	TILC-ENE7	Hembra
Tilcucutla	TILC-FEB1	Hembra
Tilcucutla	TILC-FEB2	Hembra
Tilcucutla	TILC-FEB3	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAR1	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAR2	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAR3	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAR4	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAR5	Hembra
Tilcucutla	TILC-ABR1	Hembra
Tilcucutla	TILC-ABR4	Hembra
Tilcucutla	TILC-ABR5	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAY1	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAY3	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAY4	Hembra
Tilcucutla	TILC-MAY5	Hembra
Tilcucutla	TILC-JUN2	Hembra
Tilcucutla	TILC-JUN4	Hembra
Tilcucutla	TILC-JUN6	Hembra
Tilcucutla	TILC-JUL3	Hembra
Tilcucutla	TILC-JUL5	Hembra
Tilcucutla	TILCAGO4	Hembra
Tilcucutla	TILC-AGO5	Hembra
Tilcucutla	TILC-AGO6	Hembra
Tilcucutla	TILC-SEP3	Hembra
Tilcucutla	TILC-SEP4	Hembra
Tilcucutla	TILC-SEP5	Hembra
Tilcucutla	TILC-OCT3	Hembra
Tilcucutla	TILC-OCT6	Hembra
Tilcucutla	TILC-NOV1	Hembra
Tilcucutla	TILC-NOV2	Hembra
Tilcucutla	TILC-NOV3	Hembra
Tilcucutla	TILC-DIC3	Hembra
Tilcucutla	TILC-DIC5	Hembra
Tilcucutla	TILC-DIC6	Hembra

Localidad	Acronimo	Sexo
Tilcucutla	TILC-ENE1	Macho
Tilcucutla	TILC-ENE8	Macho
Tilcucutla	TILC-MAR6	Macho
Tilcucutla	TILC-ABR2	Macho
Tilcucutla	TILC-ABR3	Macho
Tilcucutla	TILC-ABR6	Macho
Tilcucutla	TILC-MAY2	Macho
Tilcucutla	TILC-MAY6	Macho
Tilcucutla	TILC-MAY7	Macho
Tilcucutla	TILC-JUN1	Macho
Tilcucutla	TILC-JUN3	Macho
Tilcucutla	TILC-JUN5	Macho
Tilcucutla	TILC-JUL1	Macho
Tilcucutla	TILC-JUL2	Macho
Tilcucutla	TILC-JUL4	Macho
Tilcucutla	TILC-JUL6	Macho
Tilcucutla	TILC-JUL7	Macho
Tilcucutla	TILC-AGO1	Macho
Tilcucutla	TILC-AGO2	Macho
Tilcucutla	TILC-AGO3	Macho
Tilcucutla	TILC-SEP1	Macho
Tilcucutla	TILC-SEP2	Macho
Tilcucutla	TILC-SEP6	Macho
Tilcucutla	TILC-OCT1	Macho
Tilcucutla	TILC-OCT4	Macho
Tilcucutla	TILC-OCT5	Macho
Tilcucutla	TILC-NOV4	Macho
Tilcucutla	TILC-NOV5	Macho
Tilcucutla	TILC-NOV6	Macho
Tilcucutla	TILC-DIC1	Macho
Tilcucutla	TILC-DIC2	Macho
Tilcucutla	TILC-DIC4	Macho