



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ESTRATEGIAS REPRODUCTORAS EN LAS HEMBRAS DE DOS ESPECIES HERMANAS DE LACERTILIOS: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthatis*"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

NORMA LETICIA MANRIQUEZ MORAN



MEXICO, D.F.



1995

FALLA DE ORIGEN

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

90 res.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Estrategias reproductoras en las hembras de dos especies hermanas
de lacertilios: Sceloporus aeneus y S. bicanthalis"
realizado por Manríquez Morán Norma Leticia

con número de cuenta 8840677-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	
Propietario	Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz
Propietario	Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Propietario	M. en C. Patricia Rivas Manzano
Suplente	M. en C. Fernando Mendoza Quijano
Suplente	Biól. Manuel Feria Ortiz
	FACULTAD DE CIENCIAS
	Consejo Departamental de Biología
	M. en C. Alejandro Martínez Mena

Manríquez Morán Norma Leticia
Patricia Rivas Manzano
Fernando Mendoza Quijano
Manuel Feria Ortiz

A mis padres:
Albertina Morán A. y Raúl Manríquez G. por
la ayuda y el apoyo que siempre me han dado.

A mis hermanos:
Lucía y Raúl Alberto por todos los momentos
que hemos pasado juntos.

A mis abuelitos:
Guadalupe Arteaga y José Morán, por su ayuda
durante los primeros años de la carrera.

A Oswaldo Hernández:
Por su constante ayuda y cariño en todo momento.

AGRADECIMIENTOS

A mis profesores: la Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz y el Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por todas sus enseñanzas y su constante ayuda, gracias a lo cual fue posible este trabajo.

A mis sinodales: la Dra. Maricela Villagrán S., el Dr. Fausto R. Méndez de la C., la M. en C. Patricia Rivas M., el M. en C. Fernando Mendoza Q. y el Biól. Manuel Feria O. por todas sus sugerencias, las cuales contribuyeron enormemente a mejorar este trabajo.

A los laboratorios de "Biología de la Reproducción Animal", de la Facultad de Ciencias y de "Herpetología", del Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades brindadas para la realización de éste trabajo.

A la Dra. Maricela Villagrán, la Biól. Teresa López y a Oswaldo Hernández por su ayuda en el trabajo histológico.

A todos mis profesores y compañeros, especialmente a los de la Biología de Campo.

A CONACYT (proyecto 400355-5-2155 N9303) y a DGAPA (proyecto IN210594) por el apoyo económico otorgado.

A todas aquellas personas que de alguna forma colaboraron en la realización de este trabajo.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	6
Patrones reproductores en los reptiles	6
Características de los ovarios de los reptiles	9
Ciclo ovárico	10
Ovogénesis y producción folicular	11
Vitelogénesis y ovulación	11
Atresia folicular	13
Cuerpo lúteo	14
Tamaño de la camada	16
Factores que afectan la actividad reproductora	17
Viviparidad en lacertilios	20
OBJETIVOS	23
DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO	24
Milpa Alta	24
Zoquiaan	25
METODOLOGÍA	28
RESULTADOS	
<i>Sceloporus aeneus</i>	31
Actividad reproductora	31
Tamaño de la nidada	43
Desarrollo embrionario	43
Factores que afectan la reproducción	45

<i>Sceloporus bicanthalis</i>	47
Actividad reproductora	47
Tamaño de la camada	57
Desarrollo embrionario	58
Factores que afectan la reproducción	59
DISCUSIÓN	
Actividad reproductora	61
Cuerpo lúteo	67
Atresia folicular	69
Tamaño de nidada o camada	69
Factores reguladores de la actividad reproductora	74
Viviparidad	77
CONCLUSIONES	81
APÉNDICE 1	84
LITERATURA CITADA	89

RESUMEN

Mensualmente, en el período de abril de 1993 a marzo de 1994 fueron colectados ejemplares hembras de los lacertilios *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* de Milpa Alta, D. F. y Zoquiapan, Edo. de México, respectivamente; con el fin de establecer las estrategias reproductoras de ambas especies.

Las hembras de *S. aeneus* alcanzan la madurez sexual a los 45 mm, mientras que las de *S. bicanthalis*, comienzan a reproducirse al llegar a los 40 mm de longitud.

S. aeneus es una lagartija ovípara y presenta el patrón reproductor primaveral, típico de lacertilios de ambientes templados. La máxima actividad gonadal, el cortejo, el apareamiento y la ovulación ocurren durante la primavera y las crías nacen al verano siguiente. *S. bicanthalis* por su parte, presenta un ciclo reproductor que es asincrónico y tendiente a ser continuo a nivel poblacional, se caracteriza por presentar largos períodos de las distintas fases de actividad gonadal y por el nacimiento de las crías lo largo de todo el año. Este patrón es único entre los lacertilios vivíparos de ambiente templado, los cuales se caracterizan por poseer un patrón de tipo otoñal.

En ambas taxa, el cuerpo lúteo es de gran importancia para mantener la gestación pues en *S. aeneus* dicha estructura estuvo presente hasta que ocurrió la oviposición y en *S. bicanthalis* entro en regresión solo un poco antes de que se presentara el parto.

La atresia folicular, fue exhibida de manera similar en ambas especies, pues los folículos principalmente afectados fueron los previtelogénicos y de manera preponderante durante la gestación.

El número promedio de crías que tienen las hembras de *S. aeneus* es de 6.86 ± 0.3 , y es significativamente mayor al presentado por las de *S. bicanthalis*, que tienen 5.81 ± 0.29 crías en promedio por camada.

Los cuerpos grasos son de gran importancia en la actividad reproductora de las hembras de *S. aeneus*, pues la energía en forma de lípidos almacenada en estas estructuras es utilizada durante el crecimiento y desarrollo folicular, la temperatura y la precipitación, parecen ser los factores externos que más influyen en la reproducción.

En *S. bicanthalis*, parece ser la combinación de diversos factores ambientales, tales como la temperatura, la precipitación y el fotoperíodo, lo que permite que a lo largo de prácticamente todo el año existan hembras reproductivamente activas.

Se observó que todos los individuos de *S. bicanthalis* maduran sexualmente durante su primer año de vida (entre los cuatro y seis meses de edad), mientras que en *S. aeneus* sólo los que nacen al principio de la época de crianza logran reproducirse en el período reproductor posterior a su nacimiento.

INTRODUCCIÓN

Los reptiles, junto con los anfibios son el grupo de vertebrados terrestres menos conocido en México, aún hay varias especies por describirse y en la actualidad no existe una guía completa de las especies del país (Flores, 1993). Debido a su riqueza y endemismo, son un grupo ideal para el estudio de diversos aspectos de la Biología.

En México existen 705 especies de reptiles (Flores, 1993) y aproximadamente la mitad son lacertilios; de algunos de ellos se ha descrito el ciclo reproductor, pero de la gran mayoría solo se conocen algunos aspectos de su reproducción (Villagrán, 1989).

Los lacertilios del género *Sceloporus* han figurado enormemente en investigaciones de ecología de poblaciones, comunidades, fisiología ecológica, comportamiento social, transmisión de enfermedades y biogeografía, lo cual probablemente se debe a la distribución tan amplia del género en una gran variedad de hábitats, la riqueza del mismo y los hábitos diurnos y conspicuos de la mayoría de las especies, que frecuentemente son muy abundantes localmente (Sites et al., 1992).

El género *Sceloporus* se distribuye desde Canadá hasta Panamá, en el continente americano, y desde el nivel del mar hasta los picos de altas montañas (Fitch, 1970). Algunas especies de este género son vivíparas (41%) y otras ovíparas (59%), ya sea con una

marcada estacionalidad reproductora en la que cada hembra tiene una o más camadas, o bien, se reproducen a lo largo de todo el año.

Sceloporus aeneus y *S. bicanthalis*, consideradas hasta 1985 como miembros de una misma especie (Sites et al, 1992) están incluidas dentro del grupo *Scalaris* y forman parte de la familia *Phrynosomatidae*. Guillette (1985), estableció algunas diferencias morfológicas entre estas dos especies de lagartijas. Indica que tanto hembras como machos de *S. aeneus* presentan una sola escama cantal en cada lado de la cabeza, mientras que en *S. bicanthalis* se presentan dos. También, menciona la existencia de algunas diferencias en los patrones de coloración de ambos taxones; en la superficie ventral de las hembras de *S. aeneus* existen melanóforos dispersos; el color del abdomen puede ser amarillo bronce o azul claro, en algunos casos fueron observados parches laterales de color azul, y en las hembras más grandes toda la superficie ventral es oscura o negra. La mayor parte de las hembras de *S. bicanthalis* presentan un abdomen ligeramente azul y en algunas este color es más intenso ventrolateralmente; algunas veces la garganta presenta un patrón barrado. Al analizar la morfología cariotípica, no encontró diferencias entre los dos taxa, ambos tienen un número diploide de 24 cromosomas.

Ambos lacertilios habitan entre los macollos de los bosques de pino y pino-encino de las montañas del centro de México. *Sceloporus aeneus* habita en las montañas de la parte Oeste del Eje Neovolcánico Transversal y *S. bicanthalis* en la parte Este del mismo grupo de montañas (Guillette, 1982). Además, *S. aeneus* puede

presentarse en áreas perturbadas tales como sembradíos de maíz y alrededor de las casas en pequeños poblados, mientras que *S. bicanthalis* nunca habita lugares similares (Guillette, 1981).

Guillette (1981) también describe el ciclo reproductor de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*. Propone que *S. aeneus* es una lagartija que se caracteriza además de la oviparidad, por el cortejo y apareamiento primaveral (abril y mayo) y la ovulación en verano (mayo y junio). En contraste, *S. bicanthalis* es vivípara, presenta cortejo y apareamiento en otoño e invierno (octubre-diciembre) y ovulación en invierno (enero y febrero). Guillette (1982) indica además que la lagartija ovípara puede producir dos nidadas por año (durante la primavera), los huevos son relativamente pequeños y numerosos al ovular, la especie vivípara produce una camada por año, sus huevos son relativamente grandes y menos numerosos al darse la ovulación.

Por su estrecha relación filogenética y su distinto modo reproductor se ha elegido a *S. aeneus* y a *S. bicanthalis* para analizar las estrategias reproductoras de ambas especies, así como las adaptaciones en la adquisición de la viviparidad.

ANTECEDENTES

PATRONES REPRODUCTORES EN LOS REPTILES

Hasta el año de 1960, únicamente existía información fragmentaria sobre los ciclos reproductores de los reptiles, pero después de esta fecha el conocimiento sobre la biología reproductora de esta clase de vertebrados ha sido cada vez mayor. En algunos grupos, la información aún es escasa, pero en los lacertilios es amplia y permite visualizar la gran variedad de patrones que ellos exhiben (Fitch, 1970).

En general, los reptiles pueden presentar los siguientes tipos:

1. Reproducción continua o acíclica con niveles de actividad similares durante todo el año;
2. Reproducción continua, pero con niveles variables en la intensidad de la actividad reproductora; y
3. Reproducción discontinua o estacional con períodos de actividad gonadal alternados con períodos de quiescencia (Licht, 1984), ya sean anuales o bianuales.

Se ha demostrado que los reptiles que habitan en latitudes templadas presentan algún grado de estacionalidad en su fisiología reproductora. Así mismo, en latitudes inferiores, incluso en regiones tropicales de bajas altitudes especies como *Sceloporus cozumelae* (Fitch, 1970) y *Anolis carolinensis* (Jones, 1978) muestran una pronunciada estacionalidad en su actividad gonadal.

Pero existen numerosos registros que indican que algunas especies de reptiles, especialmente en trópicos húmedos y estables, en donde la productividad ambiental es poco variable a lo largo del año, son reproductoras continuas (ej. *Lepidodactylus lugubris*, *Gonatodes albogularis* y *Ameiva ameiva*; Fitch, 1970). En éstas, uno o ambos sexos pueden ser a nivel individual o poblacional reproductores continuos (Licht, 1984). Aunque debido a la gran cantidad de energía invertida en la producción de huevos, las hembras parecen ser más estacionales que los machos.

Entre las lagartijas de ambiente templado, el patrón más común es aquél en el que machos y hembras exhiben gametogénesis primaveral, seguida del cortejo, apareamiento y oviposición. Este patrón es dominante, en aquellas lagartijas que presentan oviparidad, tales como *Sceloporus graciosus* y *S. orcutti* (Fitch, 1970). En contraste a lo anterior, varias lagartijas vivíparas de estos ambientes (ej. *S. grammicus*, *S. mucronatus*, *S. poinsetti*, *S. cyanogenys*, *Barisia imbricata* y *Eumeces copei*; ver Méndez et al., 1988) presentan actividad otoñal. En este patrón, la vitelogénesis, cortejo y apareamiento, ocurren en otoño, la gravidez ocurre durante el invierno y el nacimiento de las crías durante la siguiente primavera. Existen sin embargo, lagartijas vivíparas de ambiente templado (*Xantusia vigilis*, *Phrynosoma douglassi*, *Gerrhonotus coeruleus* y *Lacerta vivipara*) que muestran actividad reproductora primaveral (Xavier, 1982; Stewart, 1979; Miller, 1951; Vitt, 1973). Hay otros patrones en los que la actividad reproductora de machos y hembras es asincrónica, la máxima

actividad testicular ocurre en la primavera, mientras que la actividad ovárica (vitelogénesis y ovulación) ocurre en otoño (Guillette y Casas, 1980). Este último, es el típico patrón de lacertilios de montaña de zonas templadas de altitudes entre 1600 y 3200 msnm.

Los patrones bianuales son comunes entre las serpientes de la familia Viperidae, pero más bien raros entre lacertilios. *Sauromalus obesus* (Nagy, 1973) y *Barisia monticola* (Vial y Stewart, 1985) son lagartijas que presentan un patrón bianual, habitan en lugares donde las condiciones ambientales son fluctuantes o drásticas, por lo que la época de actividad reproductora es limitada (Méndez, 1988).

Además de las diferencias en los patrones reproductores existen variaciones intra e interespecíficas en el número de nidadas producidas por estación, así como en el tamaño (número de crías) de cada una de ellas (Licht, 1984). Y estos son factores que pueden afectar el patrón anual del ciclo ovárico.

Otro tipo de clasificación de los patrones ováricos en los reptiles, relaciona las estrategias evolutivas (Tinkle et al., 1970). Muchas lagartijas tropicales y algunas de zonas templadas se reproducen tempranamente y tienen múltiples nidadas, la mayoría de éstas son ovíparas y tienen un tamaño de camada relativamente grande. En contraste muchas lagartijas de ambiente templado se reproducen tardíamente y tienen sólo una camada durante el período de reproducción, algunas son vivíparas y el tamaño de camada es pequeño.

Además de existir una gran diversidad en los tipos de actividad ovárica, hay numerosas diferencias en cuanto a edad y tamaño corporal en que las hembras alcanzan la madurez sexual.

Una tercera forma de clasificar la actividad de los ovarios de los reptiles se basa en los patrones intra e interováricos de ovulación (Smith et al, 1973). En muchos reptiles ambos ovarios ovulan varios huevos simultáneamente (ovulación poliautocrónica), o bien, varios huevos alternativamente (ovulación polialocrónica). En algunas especies (ej. *Xantusia vigilis*; Miller, 1948) ocurre una ovulación simultánea de un huevo de cada ovario (ovulación monoautocrónica). En los anolinos solo ocurre una ovulación en uno de los ovarios, es decir, los dos ovarios ovulan alternativamente (ovulación monoalocrónica).

CARACTERÍSTICAS DE LOS OVARIOS DE LOS REPTILES

Los ovarios de todos los reptiles se componen de distintos tipos de tejidos, los cuales, tienen como funciones principales a) producción y liberación de gametos y b) secreción de esteroides sexuales (Licht, 1979). Sin embargo, la composición del ovario de los reptiles varía a través del año, de acuerdo con el estado reproductor del animal (Villagrán, 1989).

En la mayoría de los reptiles, los ovarios son pareados y tienen formas ovales (en lagartijas y tortugas) o alargadas (en serpientes). Se encuentran dentro de la cavidad abdominal, adheridos a la pared dorsal del cuerpo por el mesovario (Jones, 1978). El ovario posee un epitelio transparente, y a través de él

pueden observarse folículos de dos tipos: pequeños o inmaduros y grandes o maduros, que se forman a partir de células germinales primarias del interior de los ovarios (Méndez y Villagrán, 1983).

Histológicamente el ovario se compone de epitelio ovárico, lechos germinales, estroma ovárico, ovocitos en diferentes etapas de desarrollo, folículos atrésicos y cuerpos lúteos (Miller, 1948 y Duke, 1978).

Los reptiles en general, presentan un epitelio ovárico constituido por una sola capa de células cuboidales aplanadas (Broek, 1933 y Miller, 1948).

Los lechos germinales son estructuras que se componen de ovogonias y ovocitos en estadios de desarrollo tempranos, los cuales se caracterizan por carecer de teca (Miller, 1948). Pueden encontrarse uno o más lechos germinales por ovario, y su cantidad en cada especie es específica.

El estroma es el tejido conectivo celular y fibroso que ocupa el espacio interparenquimal del ovario, en los reptiles está compuesto de fibras de colágena con algunos fibroblastos esparcidos y una espesa red de vasos sanguíneos (Duke, 1978).

CICLO OVÁRICO

De acuerdo con las transformaciones que van sufriendo las gónadas, el ciclo ovárico puede dividirse en: 1. ovogénesis y producción folicular; 2. crecimiento folicular y vitelogénesis; 3. maduración folicular y 4. ovulación (Licht, 1984).

Ovogénesis y producción folicular: Las ovogonias de los reptiles se caracterizan por su tamaño conspicuo, su gran núcleo redondo y por dividirse mitóticamente durante toda la vida adulta del animal. Se pueden encontrar en los ovarios de todos los reptiles adultos, localizadas en uno o más lechos germinales (Tokarz, 1978). En los reptiles (ej. *Anolis carolinensis* y *Lacerta vivipara*), al igual que en los mamíferos las ovogonias entran en profase meiótica en los ovarios embrionarios y continúan la diferenciación a ovocito primario en el ovario de los adultos (Franchi et al, 1962).

La foliculogénesis comienza en el lecho germinal cuando las células prefoliculares comienzan a rodear a un ovocito (Tokarz et al, 1978). El ovocito adquiere así, una capa simple de células epiteliales aplanadas (capa folicular o granulosa), similares entre sí (Villagrán, 1989).

Después, el ovocito migra del lecho germinal hacia el interior del estroma ovárico y la granulosa se transforma de una capa simple a una múltiple y polimórfica compuesta de tres tipos celulares: células pequeñas, intermedias y piriformes (Laughran et al, 1981).

Por fuera de la granulosa y separándola de la teca, se encuentra la membrana basal. La teca es abastecida abundantemente por vasos sanguíneos y está constituida principalmente de tejido conjuntivo. La teca se divide en dos zonas: la teca interna, que es más celular, y la externa que es fibrosa (Laughran et al., 1981).

Vitelogénesis y ovulación: El proceso vitelogénico representa una de las características más conspicuas del ciclo ovárico de los

reptiles, debido a que el tamaño de la gónada se incrementa notablemente. Este proceso no es igual en todas las especies, en algunas, durante gran parte del año el ovario permanece en condición previtelogénica y luego, los ovocitos muestran un rápido crecimiento, poco antes de la ovulación. Un segundo patrón, se caracteriza por un período más largo de crecimiento folicular, el cual puede comenzar a mediados o finales del verano, en especies otoñales (Licht, 1984).

Los folículos vitelogénicos son aquellos que se encuentran en fase de formación de vitelo y se caracterizan por tener una pared que consiste en una zona pelúcida, un epitelio folicular, una lámina basal y la teca. Debido a la acumulación de vitelo presentan coloraciones del blanco cremoso al amarillo (Dodd, 1977). Conforme se va dando el crecimiento folicular, las células piriformes de la granulosa disminuyen su tamaño, degeneran y desaparecen hasta llegar a ser una capa monomórfica (Guraya, 1978), la teca se va volviendo estrecha y es excesivamente delgada en folículos próximos a madurar (Dodd, 1977).

Con respecto a la ovulación, Espey (1978) propone un modelo de ovulación general para los vertebrados: el folículo maduro o "receptivo" sufre varios cambios estructurales y bioquímicos, que permiten la degradación o destrucción del tejido conjuntivo que sostiene al ovulo. El rompimiento del folículo se debe a la tensión del ovulo que ha alcanzado un gran tamaño sobre la pared folicular que ha sido debilitada (Villagrán, 1989).

Atresia folicular: La atresia folicular, es definida como la situación durante la cual un folículo pierde su integridad y no es ovulado (Byskov, 1978), es un fenómeno común entre los reptiles, puede ocurrir en todas las etapas de desarrollo folicular y está presente sobre todo en ovarios post-ovulatorios, que también contienen cuerpos lúteos. Sin embargo la atresia ocurre particularmente en folículos vitelogénicos (Byskov, 1978; Jones et al., 1978; Saidapur, 1978; Trauth, 1978).

La atresia folicular se caracteriza porque las células de la granulosa y muchas veces las células tecales invaden al ovocito, remueven el contenido del folículo y degeneran paulatinamente.

El mecanismo por el cual se genera y controla la atresia folicular es desconocido. Se sugiere que este fenómeno se presenta debido a la falta del estímulo hormonal que permite el desarrollo folicular. Browning (1973) sugiere que la atresia folicular puede deberse a una baja concentración de gonadotropinas, que ocasionaría que algunos ovocitos frenaran su desarrollo.

Sobre el posible papel fisiológico del cuerpo atrésico se ha estudiado muy poco, pero datos histoquímicos señalan una posible función esteroideogénica (Saidapur, 1978).

Los folículos atrésicos son probablemente importantes, no solo como una fuente de tejidos esteroideogénicos sino también (y en algunas clases de vertebrados sobretodo), en la regulación de diferentes procesos ováricos. La atresia puede estar involucrada en: 1) iniciación del crecimiento folicular, 2) selección de folículos para el crecimiento, 3) selección de folículos a ovular

y 4) actividad esteroidogénica. Los tres primeros procesos pueden ser influenciados por sustancias (inhibidoras del crecimiento) liberadas por los folículos desintegrados. Se ha propuesto que las sustancias de los folículos atrésicos inhiben la iniciación del crecimiento folicular; además, dichas sustancias pueden influenciar el microambiente alrededor de folículos en crecimiento y folículos a ovular (Byscov, 1978).

Cuerpo lúteo: La ovulación del folículo maduro en los reptiles es seguida de la formación del cuerpo lúteo (Fox, 1977), que se forma por transformaciones bioquímicas y morfológicas de las células de la pared folicular (granulosa y teca; Guillette, 1993).

Inmediatamente después de la ovulación, la granulosa y la teca muestran una apariencia flácida y ensangrentada (Veith, 1974; Guraya y Varma, 1976). El tejido luteal consiste en una estructura parecida a un saco y exhibe un gran volumen (Guillette et al., 1981). Las células de la granulosa se hipertrofian, invaden la cavidad folicular (Guraya y Varma, 1976), adquieren grandes gotitas de lípidos y llegan a constituirse como células de la masa luteal, las cuales son esféricas y tienen un gran núcleo central, redondo u ovalado. Las capas tecaales rodean a la masa del cuerpo lúteo y sirven como una estructura de soporte. Las dos capas son diferentes, la teca interna es en apariencia más celular que la externa. Las células de la teca interna se hipertrofian, la mitosis ocurre y se incrementa su número (Weeks, 1934).

El cuerpo lúteo se presenta tanto en reptiles ovíparos como en vivíparos, y se ha considerado que puede ser secretor a través de la gestación (en varias especies ovíparas y algunas vivíparas) o por un tiempo relativamente corto en especies vivíparas (Guillette y Jones, 1985). El cuerpo lúteo parece ser el principal sitio de síntesis de progesterona y otras hormonas esteroideas (estradiol y testosterona) durante la gestación en lacertilios vivíparos y ovíparos (Guillette *et al*, 1981 a y b).

El tiempo de vida luteal es específico para cada especie y varía considerablemente entre los reptiles. En los escamosos ovíparos, la regresión luteal es positivamente correlacionada con la oviposición (Jones y Guillette, 1982). Y la luteotomía causa oviposición prematura en todas las especies de lagartijas ovíparas examinadas (Guillette, 1993).

Contrariamente, en lagartijas vivíparas la respuesta a la luteotomía es variable y depende de la etapa de la preñez durante la cual la cirugía es realizada (Xavier, 1987). La deluteinización en la preñez temprana, causa el nacimiento prematuro, mientras que a la mitad o al final de la preñez causa la retención de los embriones, después del período normal de nacimiento, y las crías, usualmente nacen muertas (Guillette, 1993).

Sobre el papel de la progesterona luteal en los reptiles, se ha sugerido que: 1) inhibe el desarrollo folicular durante la gestación (Yaron, 1972; Guillette *et al*, 1981 a y b), 2) inhibe la motilidad oviductal (La Pointe, 1977), y 3) estimula la hipertrofia oviductal (Fawcett, 1975). Browning (1973) sugiere que esta hormona

puede preparar al útero para la placentación (estimula la hipervascularidad y la actividad glandular).

A menudo, una vez formados los cuerpos lúteos presentan un decremento en su peso (Jones et al., 1983) y en su diámetro (Guillette et al, 1981 a). En las células de la masa luteal, el primer signo de luteólisis es un aumento en las vacuolas intracelulares (Guillette et al., 1984). La degeneración inicial ocurre rápidamente y es seguida por la aparición de núcleos picnóticos en las células de la masa del cuerpo lúteo. Macrófagos y tejido conectivo fibroso de las capas tecales invaden la masa luteal y la teca interna. La teca externa llega a ser más delgada y fibrosa, y toda la teca sufre un decremento en su vascularidad. En etapas finales de involución, los cuerpos lúteos exhiben pequeños diámetros y volúmenes (Guraya y Varma, 1976).

TAMAÑO DE LA CAMADA

El tamaño de la camada (número de crías por hembra), es considerado como un aspecto importante de la estrategia reproductora de un organismo (Ballinger, 1973). Un gran número de registros en la literatura indican que puede existir una enorme variación intraespecífica en el tamaño de la camada (Fitch, 1985), que es aparentemente debido a cambios en el microhábitat (De Marco, 1984). La variación en el tamaño de la camada ha sido atribuida a diversos factores ecológicos, anatómicos o fisiológicos, tales como altitud, clima y latitud (Fitch, 1985), disponibilidad de alimento (Seigel y Ford, 1991), tamaño del cuerpo de la hembra (Fitch,

1985), número de lechos germinales en el ovario (Jones et al., 1982), vascularidad ovárica (Jones, 1975) y la relación entre el número de folículos maduros y los folículos atrésicos (Jones et al., 1976).

En el género *Sceloporus* el número de crías por nidada o camada varía de una en *S. chrysostictus* a 19 en *S. torquatus*, y se ha visto un máximo de 30 en *S. olivaceus*. La media varía de 1.8 en *S. cozumelae* a 14.3 en *S. olivaceus* (Fitch, 1978).

FACTORES QUE AFECTAN LA ACTIVIDAD REPRODUCTORA

Los ciclos reproductores en los animales no están fijados genéticamente, y por ello, pueden ser variables. Incluso difieren drásticamente en conoespecies (Guillette, 1981 b) y en poblaciones de una misma región. Se ha propuesto que son más bien los factores ambientales los que principalmente afectan a los ciclos (Duvall et al., 1982).

Los patrones reproductores en los animales, pueden ser influenciados por la filogenia, el sexo del individuo, el tipo de hábitat (clima) y la distribución geográfica (latitud y altitud).

En los reptiles los patrones reproductores son influenciados por: 1) factores internos y 2) factores externos. Uno de los factores internos más importantes es el control hormonal (Orr, 1978), pero existen otros factores como la acumulación de lípidos en los cuerpos grasos que también son trascendentes para la reproducción.

Los cuerpos grasos son un par de masas de grasa recubiertas por una membrana peritoneal que surge de la región posterior del cuerpo y crecen ventrolateralmente hacia la parte anterior. Ocurren comúnmente entre los reptiles, particularmente en las formas de zonas templadas (Tinkle, 1961; Telford, 1970 y Goldberg, 1972). También se presentan en ciertos anolinos de ambiente templado (Licht y Gorman, 1970), pero están aparentemente ausentes en reptiles como *Hemidactylus frenatus* y *Cosymbatus platyrus* (Fox, 1977) que habitan en zonas tropicales.

Derickson (1976 a y b) indica que en general, el ciclo graso está en función de la disponibilidad de alimento, lo cual ha llevado a proponer que son utilizados durante la hibernación ya que durante este período el animal presenta una tasa metabólica muy baja, por lo cual funcionarían como una reserva alimentaria de seguridad para poder sobrevivir en el invierno o bien, en épocas desfavorables.

Otros estudios sugieren que los lípidos retenidos en los cuerpos grasos son también usados durante el desarrollo gonadal, puesto que existe una relación inversa entre ambos sucesos. Y en el caso de las hembras se utilizan durante la vitelogénesis (Derickson, 1974; Newlin, 1976 y Guillette y Casas, 1981). Al ocurrir la ovulación estas estructuras están significativamente reducidas, pero queda un remanente para ser utilizado durante el período invernal.

Hahn y Tinkle (1965) demuestran que la extirpación de los cuerpos grasos en hembras proestrales de *Uta stansburiana* inhibe el desarrollo folicular y retarda la tasa de vitelogénesis.

Entre los factores externos que tienen influencia en la reproducción se encuentran la temperatura ambiental, la precipitación y el fotoperíodo (Méndez y Villagrán, 1983).

La precipitación pluvial parece ser importante en algunas especies tropicales como *Anolis limifrons* (Sexton et al., 1963), *Leiopisma fuscum* (Wilhoft y Reiter, 1965) y *Gonatodes albogularis* (Sexton y Turner, 1971), que tienen ciclos reproductores estacionales y viven en lugares donde existe alternancia entre la temporada seca y la húmeda del año, pues se ha observado que las hembras acostumbran ovipositar durante la época húmeda del mismo. Por otro lado, se ha visto que durante la sequía, las hembras retienen a los embriones en el oviducto en espera de la lluvia (Ayala y Spain, 1975).

Otros autores han propuesto que el efecto de las lluvias en los organismos es indirecto, ya que al presentarse éstas, el número de insectos se incrementa y esto se traduce en alimento disponible para los reptiles, quienes lo aprovechan para reproducirse como es el caso de *Agama agama lionatus* (Marshall y Hook, 1960).

Las hembras además pueden ser estimuladas por el incremento en la temperatura, la oscilación térmica, el fotoperíodo y la cantidad de alimento disponible, sin embargo, una combinación de dichos factores puede tener mejores efectos (Méndez, 1989).

VIVIPARIDAD EN LACERTILIOS

De acuerdo a Shine (1983), la oviparidad es la variedad de situaciones en las que los embriones son retenidos en el oviducto de la hembra (ya sea por un corto o largo tiempo después de la ovulación), y completan su desarrollo fuera del cuerpo de la misma, y la viviparidad es el tipo de paridad en el que los embriones son retenidos en el útero hasta que su desarrollo termina.

La viviparidad ha sido considerada comunmente como una característica única de los mamíferos. Sin embargo, éste modo reproductor es exhibido por algunas especies de todas las clases de vertebrados, excepto en los agnatos y en las aves (Fox et al., 1987).

Entre los reptiles la viviparidad ha evolucionado al menos 100 veces en las 5500 especies de escamosos (Guillette, 1993) y de 4 a 6 veces en los individuos del género *Sceloporus* (Sites et al., 1992).

Se ha considerado que ante factores ambientales hostiles tales como bajas temperaturas, corta temporada de productividad, alta depredación de los huevos, condiciones xéricas y presencia de microorganismos del suelo, los reptiles han adoptado la estrategia reproductora que permite la sobrevivencia de los embriones hasta el estadio final de desarrollo (i. e. retención de los huevos en el útero), produciéndose varias adaptaciones: desaparición del cascarón y modificaciones uterinas, con el fin de facilitar el intercambio materno fetal de oxígeno, agua, y en ocasiones metabolitos (Guillette, 1981 a).

Las especies ovíparas retienen los huevos en el útero por algún tiempo, es decir, no todo el desarrollo ocurre en el oviducto, otras especies retienen los huevos en el útero después de terminada la formación del cascarón del huevo (Fox, 1984). Hay numerosas ventajas selectivas de la retención de los huevos en el último período del desarrollo embrionario. La sobrevivencia de la descendencia aumenta debido a las siguientes ventajas: a) protección a la humedad y temperaturas extremas, b) beneficios termorreguladores, c) protección de los huevos a la depredación y al ataque de microorganismos y, d) el período de nacimientos coincide con la presencia de alimento (Villagrán, 1989). Sin embargo, ambos modos reproductores presentan costos y beneficios, La ventaja de la viviparidad como se vio anteriormente, puede ser principalmente el incremento en la sobrevivencia de las crías y sus desventajas pueden ser los efectos fisiológicos que se producen en las hembras al llevar consigo por un tiempo prolongado a los embriones.

Como se mencionó anteriormente, los patrones reproductores en los lacertilios son muy diversos e incluso difieren de una población a otra de la misma especie. Guillette (1981 a y b) al establecer los ciclos reproductores de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* utilizó ejemplares de distintas poblaciones de las dos especies. Por lo que se considera que es necesario definir con precisión para cada especie de una localidad determinada como es en realidad la actividad reproductora a lo largo del año, y que factores

intrínsecos y/o extrínsecos están regulando o están relacionados con la misma; factores que estarán definiendo finalmente la estrategia reproductora de cada especie.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Establecer las estrategias reproductoras de las hembras de las especies del grupo *Sceloporus scalaris*: *S. aeneus* y *S. bicanthalis* en Milpa Alta, D. F. y Zoquiapan, Edo. de México, respectivamente.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Precisar el tamaño al que maduran sexualmente las hembras de las especies mencionadas.
2. Definir el ciclo reproductor de las hembras de *S. aeneus* y de *S. bicanthalis*, mediante la técnica histológica y medidas gravimétricas.
3. Determinar el tamaño de la camada de cada una de las especies.
4. Categorizar los estadios de desarrollo de los embriones de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* y relacionarlos con la actividad del cuerpo lúteo.
5. Establecer el ciclo de los cuerpos grasos de ambas especies y relacionarlos con el ciclo reproductor.
6. Inferir el efecto de algunos factores externos en la actividad reproductora de ambos taxa.

DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

MILPA ALTA

Esta zona de estudio está localizada en la Delegación Milpa Alta, al sureste del Distrito Federal, en el límite de esta Delegación y el municipio de Chalco, en el Estado de México, en las coordenadas 19° 8' 22" de latitud Norte y 98° 58' 0" de longitud Oeste a una altura de 2400 msnm (INEGI, 1992) (Fig. 1).

El clima que presenta es de tipo C(w₂)(w), templado subhúmedo, con lluvias en verano e invierno seco; la temperatura media anual es de 15° C y la precipitación anual de 717.8 mm. Durante el invierno, se presentan heladas ocasionales en toda la Delegación (INEGI, 1992).

En lo referente a la geología de la zona de estudio, los afloramientos más comunes están constituidos por rocas volcánicas de composición basáltica en primer término y andesíticas basálticas en segundo lugar, es decir, derrames lávicos.

Milpa Alta, forma parte de la cuenca de México, la cual debe su formación a procesos volcánicos y tectónicos que se han desarrollado a partir del Eoceno Superior (Moseer, 1987).

El origen volcánico del material mineral ha permitido el desarrollo de unidades de material edáfico homogéneas en la zona de estudio.

Los suelos de Milpa Alta, al igual que los de prácticamente toda la cuenca de México han sido clasificados como andosoles, que son suelos derivados de cenizas volcánicas recientes, son muy

ligeros y con alta capacidad de retención de agua y nutrimentos. Tienen alta susceptibilidad a la erosión y fuerte fijación de fósforo (Aguilera, 1989).

La vegetación original del área es la característica del bosque boreal y se compone de un estrato arbóreo en el que predominan árboles como el oyamel (*Abies sp.*) y el pino (*Pinus sp.*), un estrato constituido fundamentalmente de matorrales y un subpiso integrado por zacatonos (*Mulhenbergia sp.* y *Festuca sp.* entre otros); actualmente existen comunidades vegetales artificiales que comprenden plantaciones exóticas y cultivos agrícolas.

ZOQUIAPAN

El Parque Nacional Zoquiapan se encuentra en el límite de los Estados de México y Puebla, comprende parte de los municipios de Texcoco, Ixtapaluca, Chalco y Tlalmanalco, en el Estado de México y Tlahuapan y San Salvador el Verde, en el Estado de Puebla. Esta localizado en la región montañosa conocida como Sierra Nevada a una altura de 3200 msnm, entre los paralelos 19° 13' 10" y 19° 18' 45" de latitud Norte y los meridianos 98° 37' 39" y 98° 51' 58" de latitud Oeste (Mass et al., 1981; Fig. 1).

El clima, es de tipo Cw (según Köepen): Templado, subhúmedo, con lluvias en verano e invierno seco. La precipitación del mes más húmedo, en la mitad del año, es 10 veces mayor que la del mes más seco (Mass et al., 1981).

En cuanto a la Geología del Parque Nacional, los afloramientos más abundantes en Zoquiapan son los de origen volcánico. Tal es el

caso de las rocas volcánicas que en ocasiones se encuentran altamente intemperizadas y erosionadas, y los derrames lávicos (basaltos y andesitas) que predominan por su gran extensión. La andesita Iztaccihuatl es la roca más abundante de todo el Parque Zoquiapan. Los depósitos de Talud y los conos aluviales representan los materiales más jóvenes del área (Mass, 1981).

Procesos tectónicos, fenómenos volcánicos, glaciaciones, conos aluviales, taludes y erosión por corrientes de agua, produjeron las geoformas que predominan actualmente en el área (Meritano, 1975).

Los suelos de Zoquiapan han sido clasificados como Andosoles Mólicos (Rey, 1975), tienen buena aereación, buen drenaje, consistencia friable y ligeramente pegajosa y plástica, pH cercano a la neutralidad, buena disponibilidad de nutrientes, contenido de materia orgánica que disminuye con la profundidad, buena retención de humedad, ambiente favorable para microorganismos, buena disponibilidad de nitrógeno y baja concentración de fósforo en forma asimilable.

La vegetación es la típica de bosque boreal (Leopold, 1950), se encuentra en el subtipo bosque de pino, dentro del tipo bosque de pino-encino, los árboles dominantes del bosque boreal son el oyamel (*Abies sp.*), ocote (*Pinus sp.*), aile (*Alnus sp.*), pinabete (*Pseudotsuga sp.*) y enebros alpinos (*Juniperus sp.*), y el subpiso está constituido por zacatones (*Festuca sp.*, *Muhlenbergia sp.* y *Agrostis sp.*).



Fig. 1. Ubicación de las zonas de estudio dentro de la Republica Mexicana. Los círculos indican la localización de Milpa Alta, en el Distrito Federal y Zoquiapan en, en el Estado de México.

METODOLOGÍA

Las hembras de *Sceloporus aeneus* (n = 66) y *S. bicantalis* (n = 68) se capturaron mensualmente en el período de abril de 1993 a marzo de 1994 en Milpa Alta, D. F. y Zoquiapan, Edo. de México, respectivamente.

En el laboratorio se sacrificó a los organismos empleando una sobredosis de anestésico (pentobarbital sódico 1:10) intracardíaca y se les tomó el peso (g) y la longitud hocico cloaca (mm). Posteriormente las lagartijas se disecaron, extrayéndoles las gónadas, los oviductos y los cuerpos grasos, los cuales fueron pesados en una balanza analítica y fijados (excepto los cuerpos grasos) en formol al 10% neutro (órganos del lado derecho) y bouin (órganos del lado izquierdo).

Con el peso gonadal (PTG) y el peso de cada organismo (PTO) se calculó el índice somático ovárico (ISO), mediante la siguiente fórmula: $ISO = \frac{PTG}{PTO}(100)$.

Para las dos especies y con la ayuda de un microscopio estereoscópico se determinó el número de folículos previtelogénicos y vitelogénicos por ovario, así como la presencia y número de huevos o embriones en oviducto, para determinar la fase de actividad reproductora (previtelogénesis, vitelogénesis y gestación* o preñez*) en la que se encontraban.

* NOTA: DESDE ESTE MOMENTO SE UTILIZARÁN LOS TÉRMINOS GESTACIÓN Y PREÑEZ PARA DENOMINAR AL PERÍODO EN QUE LAS HEMBRAS OVÍPARAS Y VIVÍPARAS RESPECTIVAMENTE, RETIENEN A LOS EMBRIONES EN ÚTERO (Guillette, 1987).

Para realizar el análisis ovárico y definir su actividad se eligieron tres gónadas representativas para cada mes (ISG menor, intermedio y mayor), para tratarlas con la técnica histológica convencional: deshidratación en alcoholes graduales (50°, 70°, 80°, 96° y 100°), aclaramiento en xilol, inclusión en parafina, cortes continuos a 5 μ y tinción con hematoxilina y eosina.

Con ayuda de un microscopio óptico y un ocular micrométrico, se midió en el ovario el diámetro de los folículos vitelogénicos y atrésicos mayores (μ), y se calculó su volumen mediante la fórmula de una circunferencia.

Para determinar las diferencias estadísticamente significativas del índice somático gonadal de las hembras de ambas especies a lo largo del año se realizó un análisis de varianza y una prueba de intervalos múltiples. Para complementar el análisis anterior fue graficado el porcentaje mensual de hembras en las diferentes fases de la actividad reproductora: previtelogénesis, vitelogénesis y gestación o preñez.

El tamaño de la camada se determinó contando el número de huevos o embriones presentes en oviducto y se relacionó con la longitud hocico-cloaca de la hembra, utilizando el coeficiente de correlación del producto momento de Pearson. Para indicar diferencias significativas se utilizó un nivel de significancia menor o igual a 0.05.

Además, se categorizaron (Dufaure y Hubert, 1961) los estadios de desarrollo de los embriones de *Sceloporus aeneus* y *S.*

bicanthalis y se les relacionó con las diferencias morfológicas del cuerpo lúteo siguiendo el método utilizado por Villagrán (1989).

Se calculó el índice somático de los cuerpos grasos (ISCG), con el peso de los cuerpos grasos y el peso del organismo, mediante la siguiente fórmula:

$$\text{ISCG} = \text{PCG}/\text{PTO}(100)$$

donde PCG = peso de los cuerpos grasos y PTO = peso del organismo.

Y para determinar cambios significativos del ISCG a través año, se realizó un análisis de varianza y una prueba de intervalos múltiples, con los promedios de cada mes.

Con el fin de establecer la relación entre la temperatura y la actividad reproductora de los organismos (ISG), se utilizó una prueba de correlación.

Para detectar diferencias significativas entre el tamaño de camada de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* se realizó una prueba de "t".

Los análisis estadísticos fueron realizados con el paquete Statgraphics, versión 5.0.

RESULTADOS

Sceloporus aeneus

Las hembras reproductivamente activas (n = 57) de *Sceloporus aeneus* (Fig. 2) presentaron una longitud hocico-cloaca (LHC) que fue de los 45 a los 59 mm. Y en promedio tuvieron una talla de 50.2 ± 0.44 mm. En general, las hembras eran de longitudes pequeñas (Fig. 3), la mayoría presentaba tamaños entre los 48 y 52 mm, y ocurrió el dato extremo de la hembra que alcanzó una longitud de 59 mm.

El tamaño más pequeño al cual presentaron huevos oviductales (45 mm), se consideró como el tamaño al que las hembras maduran sexualmente.

ACTIVIDAD REPRODUCTORA

En *S. aeneus* la vitelogénesis ocurrió durante la primavera y principios del verano (marzo-junio), esto, se reflejó en el índice somático del ovario, que en estos meses exhibió sus valores más altos (Fig. 4). Inmediatamente después del mes de abril, en que se presentó el índice somático gonadal más alto (y el mayor crecimiento folicular: 7.5 mm de diámetro) se dió la ovulación (de tipo poliautocrónica) y la fecundación, y de mayo a julio se observó la etapa de gestación (Fig. 5). La oviposición, que coincide con la época de mayor precipitación (Fig. 6) se presentó



Fig. 2. Hembra del Icertilio *Sceloporus aeneus* (Foto: Fausto R. Méndez)

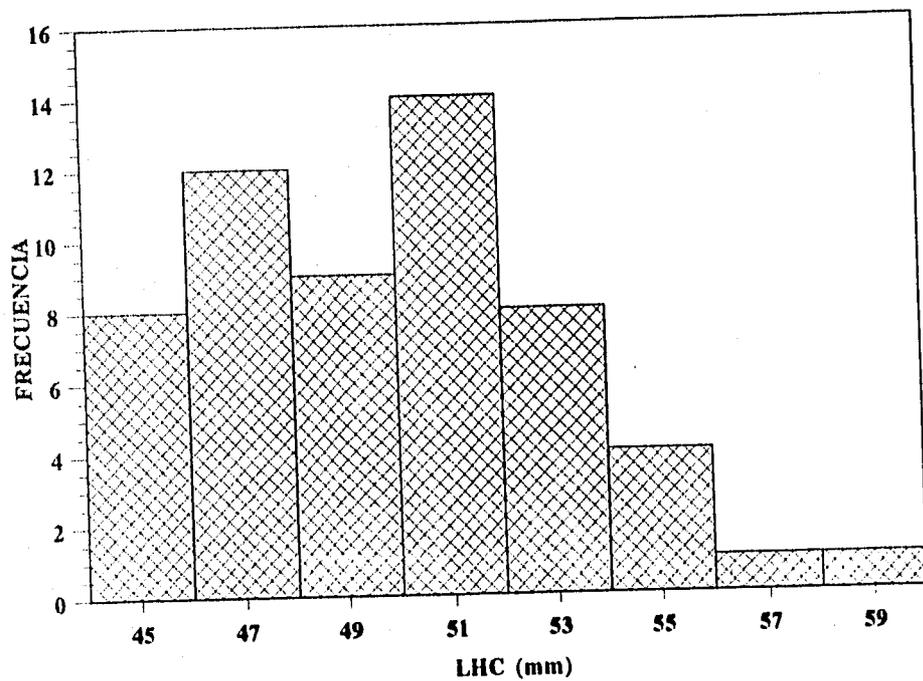


Fig. 3. Histograma de frecuencias de la longitud hocico-cloaca (LHC) de las hembras reproductivamente activas de *Sceloporus aeneus*.

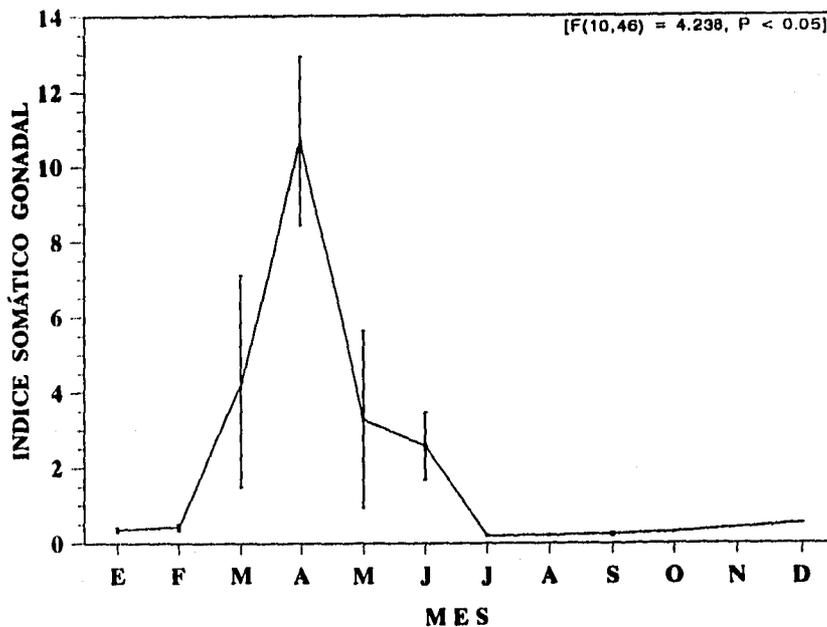


Fig. 4. Variación en el índice somático gonadal a través del año en las hembras de *Sceloporus aeneus*. Las barras verticales indican el error estándar.

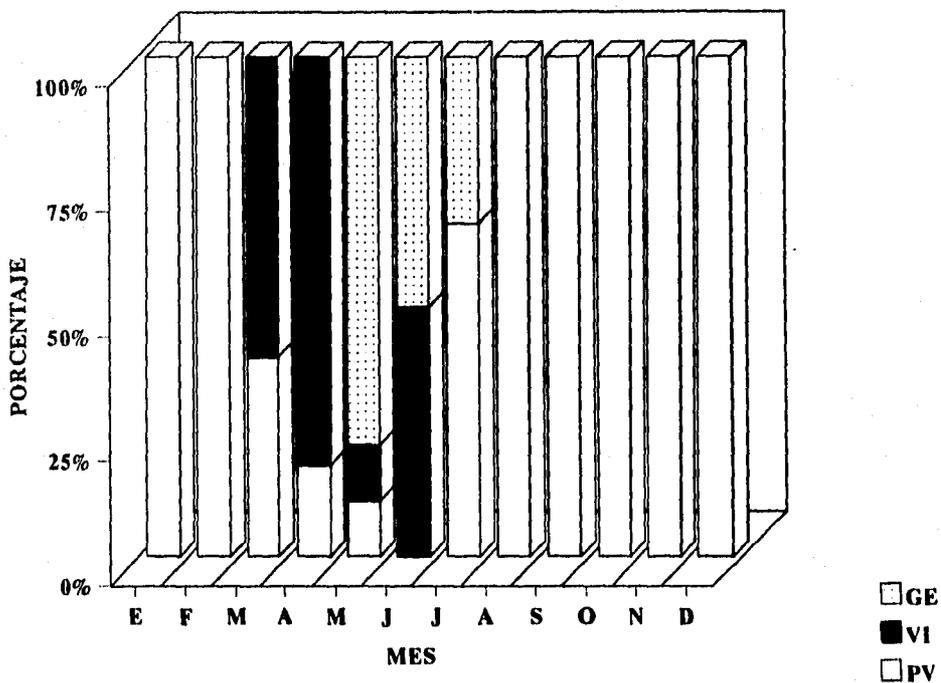


Fig. 5. Actividad reproductora en las hembras de *Sceloporus aeneus* a través del año (PV = previtelogénesis, VI = vitelogénesis, GE =gestación).

durante los meses de junio y julio, corroborado esto por la ausencia de embriones en desarrollo en los oviductos de algunas hembras y la observación de puestas directamente en el campo, en la parte superior de los montículos de tierra construidos por las tuzas.

Hembras en la fase de previtelogénesis fueron observadas durante prácticamente todo el año (excepto junio), y en el período comprendido entre agosto y febrero el 100% de ellas se encontraba en dicha fase (Fig. 5) y en estos meses, que abarcan prácticamente todo el verano, otoño e invierno se encontraron los valores más bajos del índice somático gonadal (Fig. 4).

Dado que en abril se presenta su nivel más alto, una actividad reproductora primaveral es indicada macroscópicamente por el índice somático gonadal, el cual, a través del año presenta cambios significativos [$F(10,46) = 4.238, P < 0.05$].

En las hembras de *S. aeneus* se detecto una ligera asincronía en la actividad reproductora. Las hembras de mayor tamaño (de más de 50 mm) comienzan a reproducirse antes que las de menor talla, y pueden producir nuevamente folículos vitelogénicos durante el período primaveral (Fig 7).

Los ovarios en *Sceloporus aeneus* se caracterizaron por ser estructuras ovoides. Histológicamente se observó la presencia de un lecho germinal en cada una de las gónadas, así como las transformaciones que sufren en las diferentes fases reproductoras. Los folículos previtelogénicos se encontraron en este lacertilio

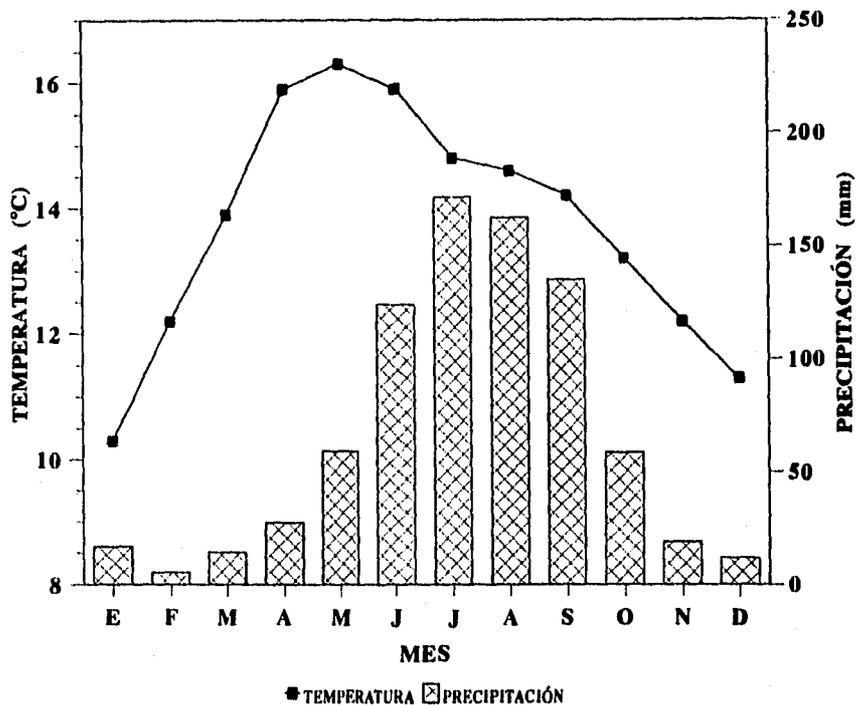


Figura 6. Valores promedio de temperatura y precipitación para Milpa Alta, D. F.

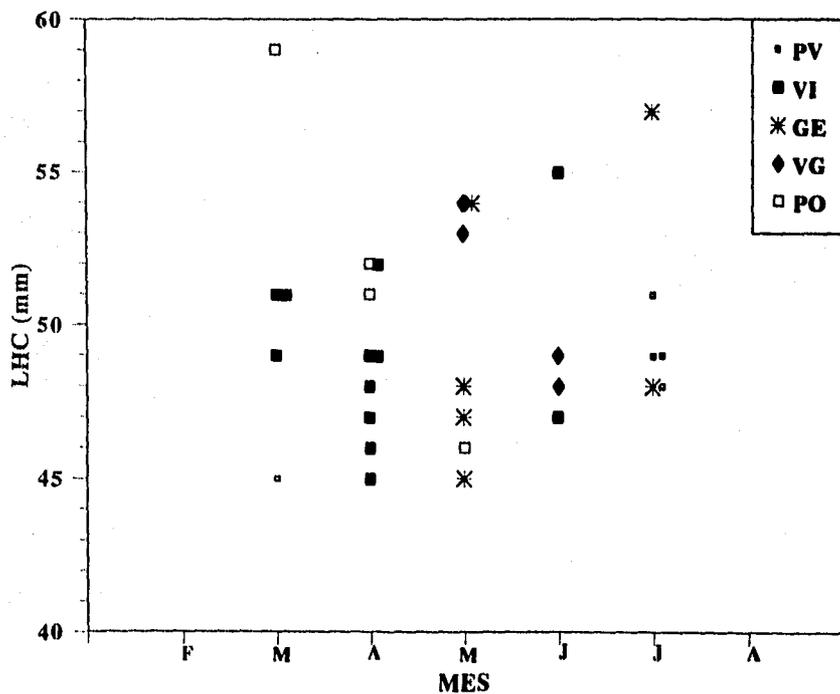


Fig. 7. Longitud hocico cloaca (LHC) de las hembras de *Sceloporus aeneus* en los diferentes estadios durante la temporada reproductora. (PV = previtelogénesis, VI = vitelogénesis, GE = gestación, VG = vitelogénesis-gestación y PO = preovulación)

durante todos los estadios de actividad reproductora, y en promedio existieron 9.04 por ovario.

En hembras previtelogénicas (con LHC mayor a 45 mm) el número promedio de folículos fue de 9.4 y se caracterizaron por su tamaño pequeño (menos de 2 mm. de diámetro) y por tener una granulosa polimórfica compuesta por células pequeñas, intermedias y piriformes (Fig. 8 A y B).

La vitelogénesis se caracterizó por un cambio en el tamaño de los folículos, los cuales comenzaron a crecer debido a la incorporación del vitelo. La granulosa sufrió una transformación y de polimórfica, paso a ser una sola capa de células que llegan a ser aplanadas en los folículos preovulatorios. El número de folículos vitelogénicos por ovario puede ser de 1 a 7, y el promedio fue de 3.7 (Fig. 8 C).

Después de la ovulación el ovario estuvo compuesto de 12.4 folículos previtelogénicos, folículos atrésicos y un promedio de 4 cuerpos lúteos en diversos grados de actividad, los cuales fueron observados de mayo a agosto, tanto en hembras gestantes, como en aquellas en condición de postgravidez (Figs. 8 D y 9 A).

A principios de la gestación, cuando los embriones se encuentran en el estadio de desarrollo (ED) 2 (apéndice 1), el cuerpo lúteo inicia su formación, el saco folicular constituido por la teca altamente vascularizada y la granulosa, es de gran tamaño y muestra una apariencia flácida. En el centro del saco se observa una gran cavidad dejada por el ovocito, la cual va siendo ocupada por las células de la granulosa (Fig. 9 B).

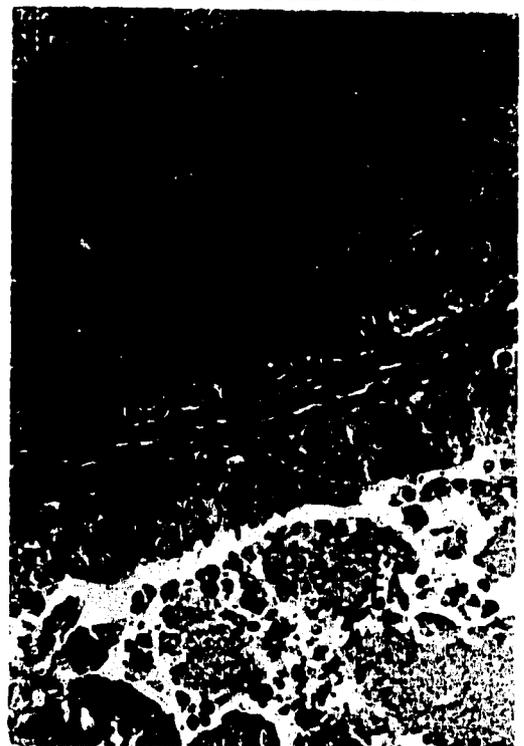
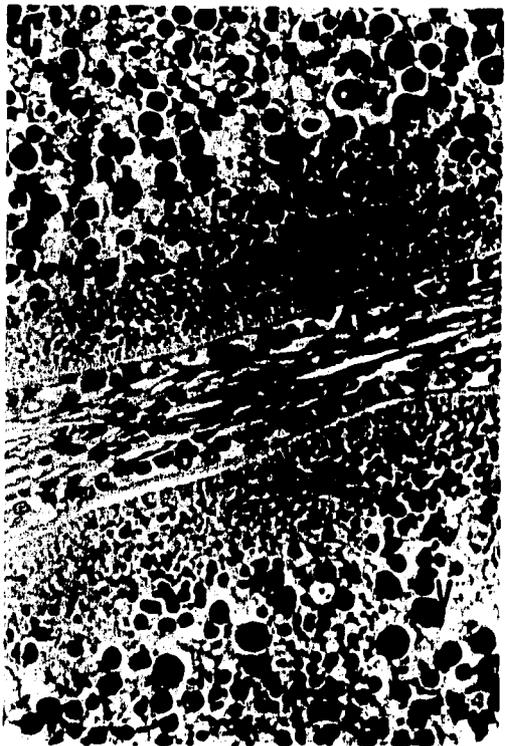
Fig. 8. Ovario de *Sceloporus aeneus* en las distintas fases de actividad reproductora.

A. **PREVITELOGÉNESIS:** La gónada está constituida exclusivamente por folículos previtelogénicos (FP), en los que se distingue el citoplasma (C) y la granulosa (G). 125 X.

B. **PREVITELOGÉNESIS:** Detalle de un folículo previtelogénico, en el que se aprecia el citoplasma (C) y la pared folicular formada por la zona pelúcida (Z), la teca (T) y la granulosa. En ésta, se observan las células pequeñas (PE) y las piriformes (PI). 500 X.

C. **VITELOGÉNESIS:** Detalle de dos folículos vitelogénicos (FV). En ellos se aprecia la teca (T), la granulosa (G) y los granulos de vitelo (V) en su periferia. 500 X.

D. **GESTACIÓN:** Folículo previtelogénico (FP) en el que se aprecian la zona pelúcida (Z) y la granulosa (G) y folículo atrésico (FA), en el que se observa el citoplasma (C) invadido por las células de la granulosa, que se vuelven secretoras (CS). 500 X.



Posteriormente, en el ED 4 (apéndice 1), la teca sigue siendo gruesa pero menos vascularizada y las células de la granulosa han invadido casi por completo el espacio antes ocupado por el ovocito, por lo que el cuerpo lúteo ya se observa como una estructura más compacta (Luteogénesis).

Cuando la gestación es más avanzada, en el ED 23 (apéndice 1), el cuerpo lúteo está totalmente formado. Las células de la granulosa han llenado completamente la cavidad folicular y constituyen la masa luteal, que se rodea de una teca interna celular y vascularizada y de una teca externa que es fibrosa. Las células de la masa luteal se caracterizan por ser esféricas y tener un núcleo de redondo a ovalado (Madurez luteal).

Más tarde (ED 25) el cuerpo lúteo sigue teniendo una apariencia compacta, sin embargo, las tecas se han vuelto más delgadas. Y algunos vasos sanguíneos y tejido de la teca han invadido la masa luteal, constituyendo septos (Regresión luteal).

En el ED 30 (apéndice 1) cuando ocurre la oviposición en *S. aeneus*, los cuerpo lúteos presentan una gran disminución en su tamaño, la teca interna que es menos vascularizada y la teca externa se transforman en capas muy delgadas. Y los núcleos picnóticos en las células de la masa, que son un indicio de luteólisis, ya están presentes (Fig. 9 C).

Al final del período de gestación (del estadio embrionario 23 en adelante), cuando la membrana de la cáscara ya ha cubierto al embrión, además de folículos previtelogénicos y cuerpos lúteos, fueron observados en el ovario, folículos vitelogénicos, que si bien

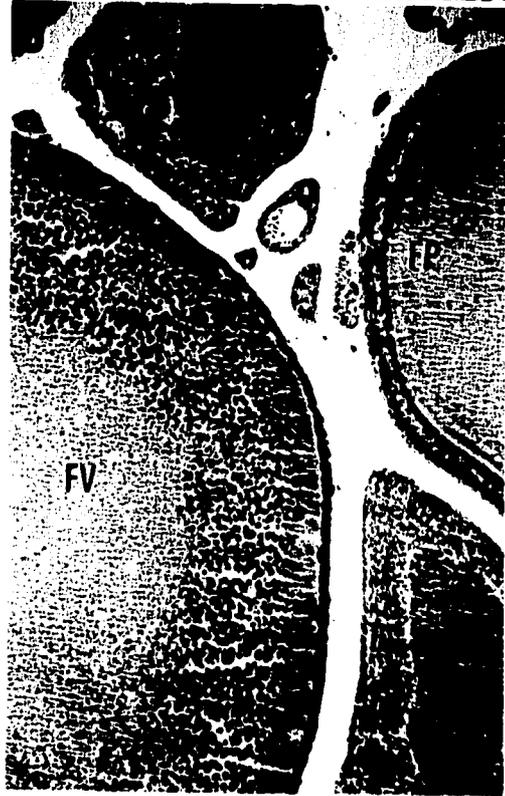
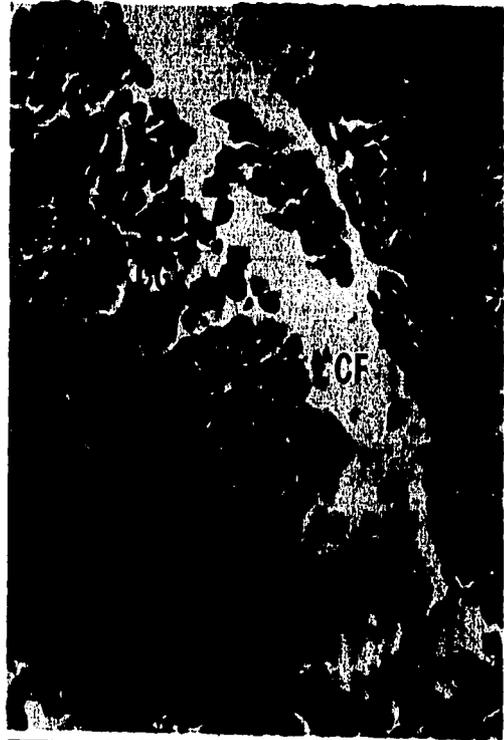
Fig. 9. Ovario de *Sceloporus aeneus* durante la gestación.

A. Detalle de un folículo atrésico (FA) y un cuerpo lúteo (CL), en el que se aprecia la teca (T) y la masa luteal (M). 500 X.

B. Folículo postovulatorio en luteogénesis. Se distingue la teca (T), la cavidad folicular (CF) y las células de la granulosa (CG) en proliferación. 500 X.

C. Cuerpo lúteo en la fase de luteólisis. Se observan las células de masa luteal (M) con núcleos picnóticos (NP), tejido conjuntivo (TT) con vasos sanguíneos (VS) de la teca, que invaden la masa y forman septos. 500 X.

D. Gónada en la que se observan folículos previtelogénicos (FP) y folículos vitelogénicos (FV) en presencia de cuerpos lúteos (CL) 125 X.



eran aún de tamaño pequeño, ya contaban con gránulos de vitelo en su periferia (Fig. 9 D).

Durante todas las fases de actividad reproductora fueron encontrados folículos atrésicos en el ovario de *S. aeneus* (Figs. 8D y 9A). La mayor cantidad de atresia se presentó durante la gestación (4.3 folículos en promedio), en folículos de tamaño muy pequeño (478.78 μ). Contrariamente, durante la vitelogénesis el grado de atresia es menor (1.5 folículos en promedio), y ocurrió en folículos de mayor tamaño (805.74 μ) (Cuadro 1).

A pesar de su diferente tamaño y grado de desarrollo, todos los folículos atrésicos encontrados en *S. aeneus* fueron previtelogénicos.

Cuadro 1. Número, volumen y diámetro promedio de los folículos atrésicos encontrados en las diferentes etapas de actividad reproductora de *Sceloporus aeneus*.

ETAPA	NÚMERO	VOLUMEN (mm ³)	DIÁMETRO (μ)
Gestación	4.3	0.035	478.78
Previtelogénesis	2.0	0.114	650.72
Vitelogénesis	1.5	0.244	805.74

TAMAÑO DE LA NIDADA

El número de crías por hembra en *S. aeneus* fue de 5 a 10, y en promedio cada una de ellas tuvo 6.86 ± 0.3 . No fue encontrada una correlación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la nidada o número de embriones en oviducto [$r = 0.3486$, $gl = 20$, $P > 0.05$] (Fig. 10).

Se observó que en promedio cada hembra es capaz de producir 20.24 folículos antes de la época de reproducción, de ellos únicamente el 29.05% (5.9 folículos) llegan a ser vitelogénicos y completan su madurez. Estos son ovulados y potencialmente todos al ser fecundados, pueden formar un nuevo individuo.

Como se mencionó anteriormente, en los ovarios de algunas hembras gestantes de *S. aeneus* se encontraron folículos vitelogénicos en desarrollo. Esto podría indicar la existencia de una segunda puesta en esta lagartija ovípara. Lo anterior es apoyado por la observación de una cópula en el campo en el mes de junio, cuando supuestamente la máxima actividad reproductora indicada por el índice somático gonadal ya había ocurrido, y por el hecho de que crías recién nacidas fueron vistas desde el mes de agosto hasta el mes de noviembre.

DESARROLLO EMBRIONARIO

Como se señaló anteriormente, el desarrollo embrionario en *S. aeneus* comenzó después de que ocurrieron la ovulación y la

fecundación, al final de la primavera e inicio del verano (mayo-julio; Cuadro 2).

En el mes de mayo fueron observados huevos dentro del útero. Se encontraron embriones en el estadio 2 en el cual ocurre la segmentación, que en *Sceloporus aeneus* es de tipo meroblástica o incompleta por tener huevos telolecitos, es decir, con gran cantidad de vitelo y en el estadio 4, en el que dicho proceso (segmentación) ha terminado. Además de los embriones que presentaban estadios de desarrollo poco avanzados, se encontraron embriones en estadios del 21 al 26 (Cuadro 2).

En el mes de junio se volvió a observar el estadio 23 y además se encontró el estadio 27.

En julio nuevamente se presentó el estadio 25, que había sido observado en el mes de mayo y además se encontraron los estadios 28 y 30.

Y es precisamente en el estadio de desarrollo embrionario 30 cuando ocurre la oviposición en *Sceloporus aeneus*, durante el mes de julio.

Los nidos de esta lagartija ovípara se localizaron en los montículos de tierra contruídos por las tuzas que habitan en la zona de estudio.

Los embriones encontrados durante el mes de julio en los nidos presentaban ya estadios de desarrollo avanzados: desde 30 hasta 39 (Cuadro 2; apéndice 1).

A partir de agosto y hasta el mes de noviembre, se observaron crías en el campo.

Cuadro 2. Estadios de desarrollo encontrados en los embriones de *Sceloporus aeneus* en oviducto (gestación) y en nidos ('). De acuerdo a Dufaure y Hubert (1961).

M E S	ESTADIO EMBRIONARIO
M a y o	2, 4, 21, 22, 23, 24, 25 y 26
J u n i o	23 y 27
J u l i o	28 y 30, 30', 31' 33', 35' 36' y 39'

FACTORES QUE AFECTAN LA REPRODUCCIÓN

En las hembras de *S. aeneus* el índice somático de los cuerpos grasos (ISCG) mostró diferencias significativas a lo largo del año [$F(10,46) = 8.522, P < 0.05$] e indica que durante el otoño y principios del invierno se logra una mayor acumulación de lípidos. Después del mes de diciembre, en que se presenta el valor más alto de ISCG se observa un decremento durante el invierno y la primavera. Y en el verano, se presentan los valores más bajos de ISCG (Fig. 11).

Con respecto a los factores externos, se encontró una correlación positiva entre el índice somático gonadal y la temperatura [$r = 0.995, P < 0.5$] durante el período de recrudescencia ovárica.

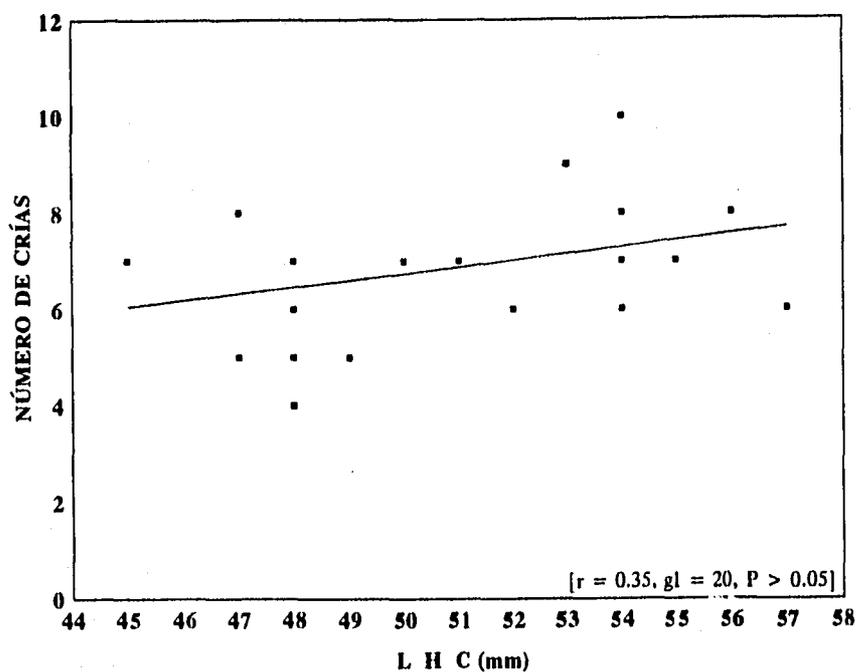


Fig. 10. Número de crías en relación a la longitud hocico-cloaca (LHC) de de las hembras de *Sceloporus aeneus*.

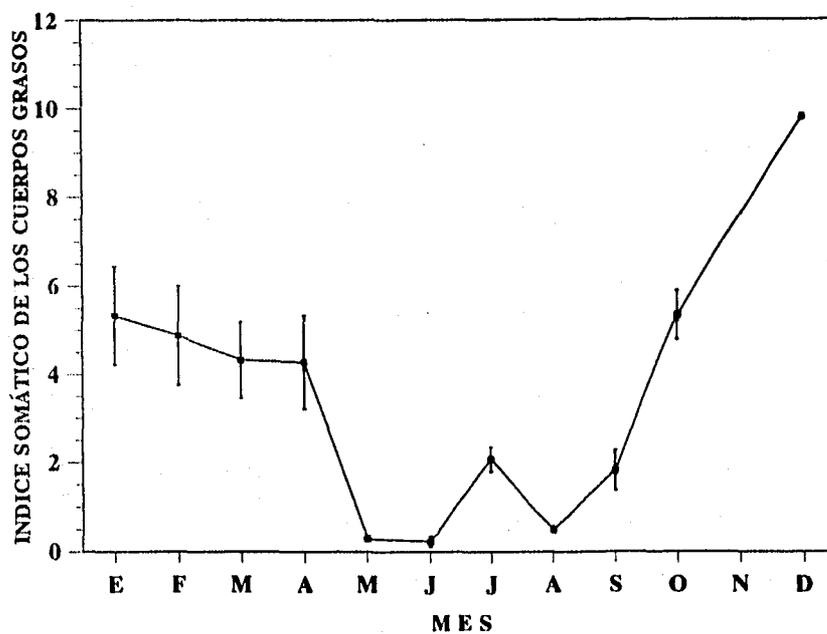


Fig. 11. Variación en el índice somático de los cuerpos grasos a través del año en las hembras de *Sceloporus aeneus*. La barra vertical indica el error estándar.

Sceloporus bicanthalis

Las hembras adultas o reproductivamente activas de *Sceloporus bicanthalis* (Fig. 12) presentaron una longitud hocico-cloaca (LHC) entre los 40 y los 58 mm y tuvieron una talla promedio de 48.11 ± 0.66 mm. En general, los individuos exhibieron longitudes pequeñas (Fig. 13) y la mayor parte de ellos presentaban tamaños entre los 45 y 52 mm.

El tamaño más pequeño al que las hembras presentaron embriones en oviducto (40 mm), fue considerado como el tamaño, al cual las hembras maduran sexualmente.

ACTIVIDAD REPRODUCTORA

El índice somático gonadal (ISG) de las hembras de *Sceloporus bicanthalis* mostró diferencias significativas a lo largo del año [$F(11,41) = 4.067$. $P < 0.05$] (Fig. 14). Los valores más bajos de ISG se presentaron en el período de ocho meses comprendido entre marzo y octubre. En noviembre el índice somático alcanzó su máximo valor y a partir de diciembre presentó un decremento.

La vitelogénesis en este lacertilio se presentó durante otoño, invierno y primavera (del mes de septiembre al mes de mayo), observándose en diciembre la mayor proporción (75%) de hembras en esta etapa (Fig. 5). La preñez se presentó desde el mes de enero hasta el mes de septiembre (invierno-verano), y la mayor proporción (80%) de hembras en esta etapa se encontró en mayo, las crías nacen



Fig. 12. Hembra del lacertilio *Sceloporus bicanthalis* (Foto: Fausto R. Méndez)

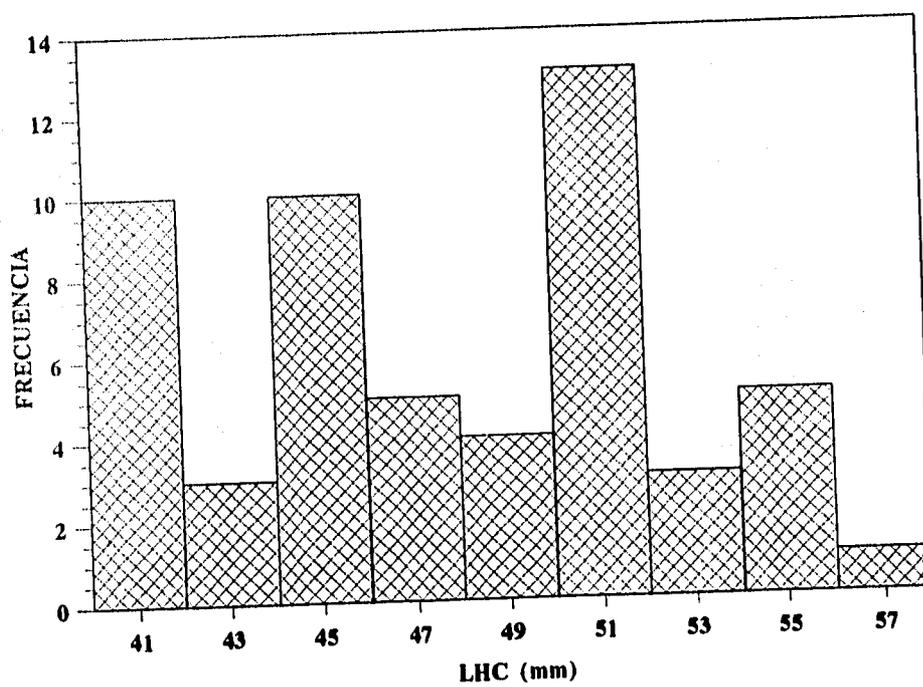


Fig. 13. Histograma de frecuencias de la longitud hocico-cloaca (LHC) de las hembras reproductivamente activas de *Sceloporus bicanthalis*.

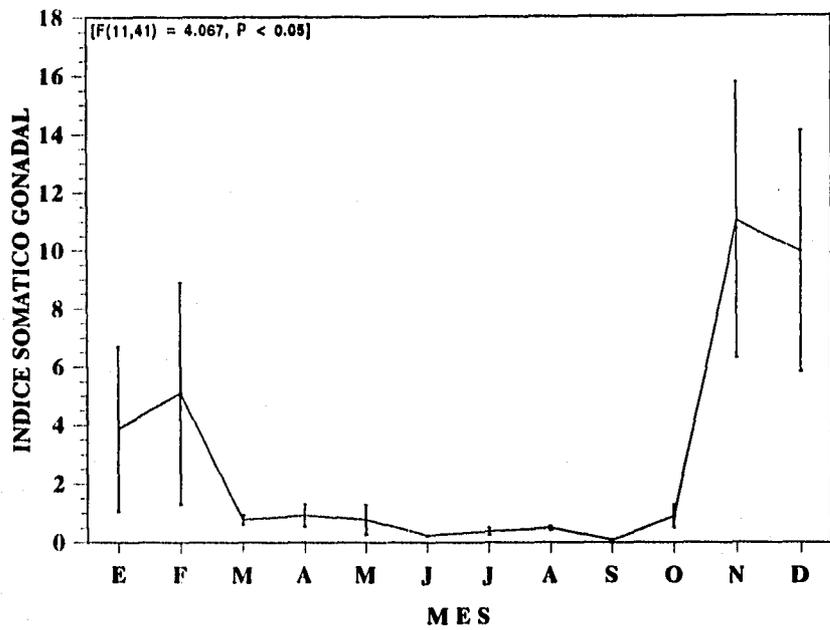


Fig. 14. Variación en el índice somático gonadal a través del año en las hembras de *Sceloporus bicanthalis*. La barra vertical indica el error estándar.

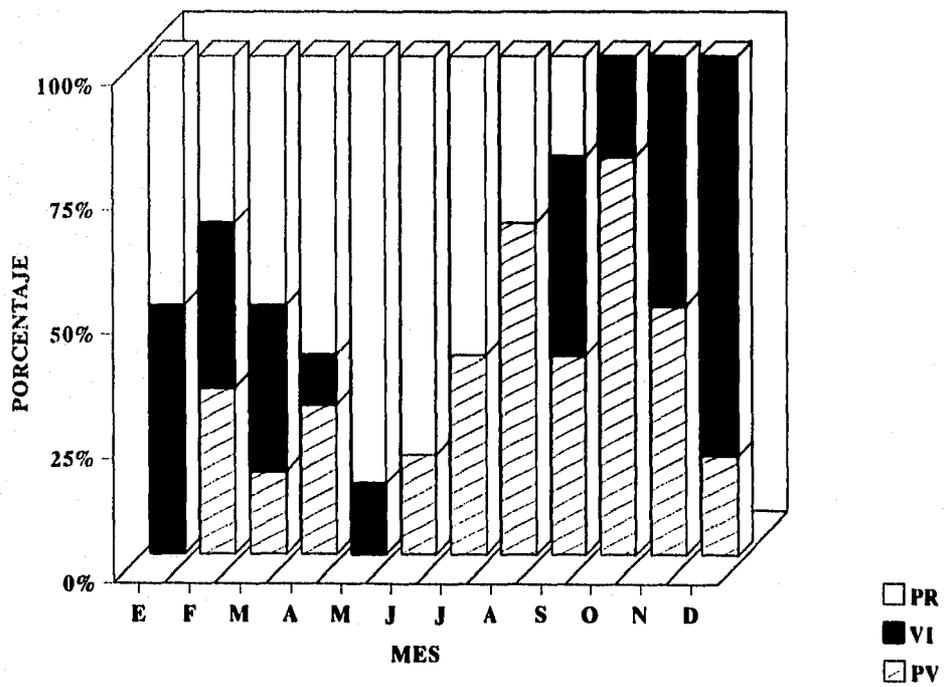


Fig. 15. Actividad reproductora en las hembras de *Sceloporus bicanthalis* a través del año (PV = previtelogénesis, VI = vitelogénesis, PR = preñez).

en primavera, verano, otoño e invierno. Hembras en previtelogénesis se observaron durante prácticamente todo el año (Fig. 15).

A pesar de que el índice somático gonadal de las hembras de *S. bicanthalis* sugiere una actividad reproductora estacional, no refleja los verdaderos períodos de las diferentes fases reproductoras que existen, las cuales sugieren que dicha actividad es más bien asincrónica y tendiente a ser continua a nivel poblacional, dado los nueve meses de vitelogénesis y de preñez observados a través del año (Fig. 15) y la existencia de hembras en las diferentes fases reproductoras en un mismo mes.

Los ovarios de *S. bicanthalis* son estructuras compactas y ovoides, y cada uno de ellos presenta un lecho germinal. Histológicamente fueron observados cambios en el ovario, dependiendo de la fase de la actividad reproductora en que las hembras se encontraban.

En *S. bicanthalis* fueron encontrados folículos previtelogénicos durante todas las etapas reproductoras, en un promedio de 8.89, pudiéndose observar de 1 a 18 por ovario.

Las gónadas de hembras no activas presentaron exclusivamente folículos previtelogénicos los cuales se encontraron en un promedio de 9.3, se caracterizaron por tener un diámetro menor a los 2 mm. y por presentar una granulosa polimórfica compuesta de células pequeñas, intermedias y piriformes, y una teca abundantemente abastecida de vasos sanguíneos (Fig. 16 A y B).

La vitelogénesis en esta lagartija se caracterizó por el cambio en la forma y el tamaño de algunos folículos, éstos,

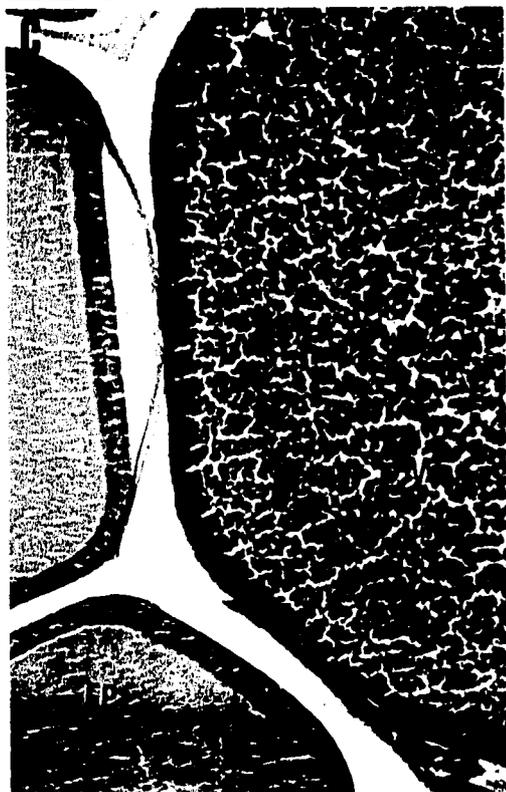
Fig. 16. Ovario de *Sceloporus bicanthalis* en diversas fases de actividad reproductora.

A. **PREVITELOGÉNESIS:** La gónada esta exclusivamente formada por folículos previtelogénicos (FP), en los que se distinguen el citoplasma (C) y la granulosa (G). 125 X.

B. **PREVITELOGÉNESIS:** Detalle de la pared de los folículos previtelogénicos. Se observa la zona pelúcida (Z); la granulosa, en la que se distinguen las células pequeñas (PE) y las células piriformes (PI) y las tecas, la interna (TI) celular y la externa (TE) fibrosa. 500 X.

C. **VITELOGÉNESIS:** La gónada está conformada por folículos previtelogénicos (FP) y folículos vitelogénicos (FV), en los que se observan los granulos de vitelo (V). 125 X.

D. **VITELOGÉNESIS:** Detalle de un folículo previtelogénico (FP) y un folículo con granulos de vitelo (V), en el que se observa una teca delgada. 500 X.



incrementaron su tamaño debido a la incorporación de gránulos de vitelo (que se inicia en la periferia). Conforme se fue dando el crecimiento folicular, las células piriformes de la granulosa decrecieron y finalmente desaparecieron, así, de ser una capa múltiple y polimórfica en folículos previtelogénicos, la granulosa se convierte en una sola capa de células aplanadas en folículos que están a punto de ovularse, los cuales además presentan una teca extremadamente delgada (Fig 16 C y D).

Durante la preñez el ovario presentó nuevamente folículos previtelogénicos que se encontraron en un promedio de 9.4 y compartieron el estroma ovárico con los cuerpos lúteos. Estos, dependiendo del estadio de desarrollo embrionario, presentaban diversas características y grados de actividad (Fig. 17 A y B).

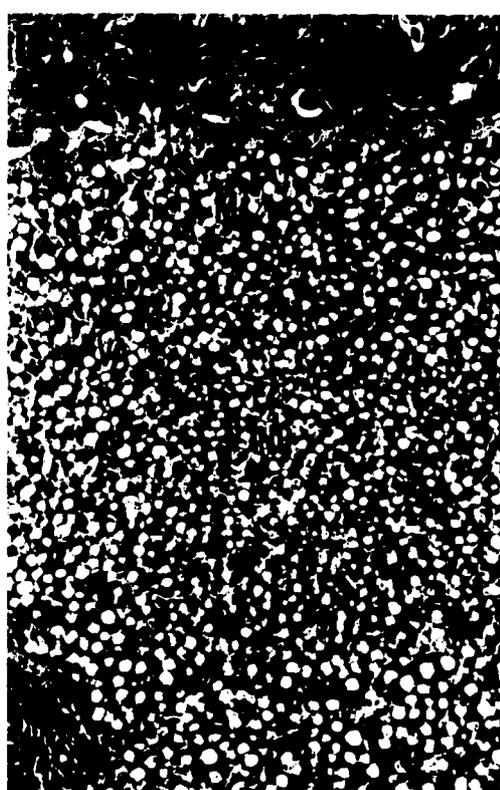
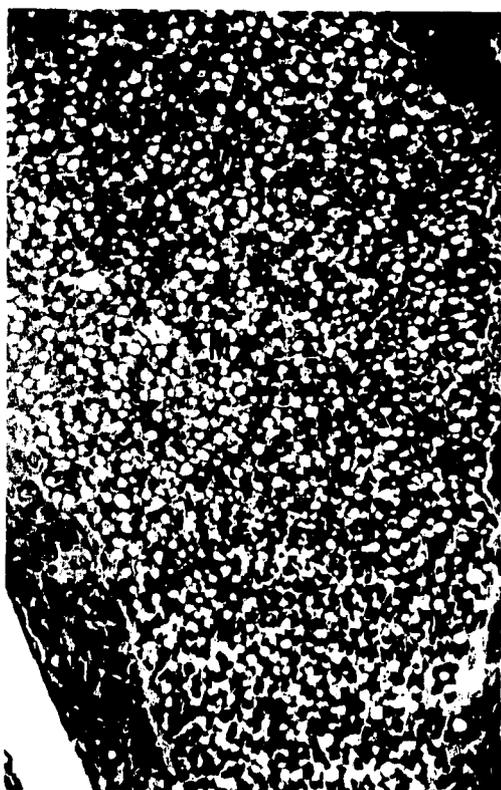
Los cuerpos lúteos en *S. bicanthalis* fueron observados de enero a septiembre, en hembras que se encontraban en la fase de preñez. En promedio fueron encontrados 2.8 cuerpos lúteos por ovario.

En las gónadas elegidas para realizar el análisis histológico en *S. bicanthalis* únicamente se observaron cuerpos lúteos de hembras en que la gestación ya era avanzada. En el estadio de desarrollo embrionario (ED) 33 (apéndice 1) el cuerpo lúteo se presenta como una estructura compacta formada por la masa luteal y las tecas que la rodean y le dan soporte a la estructura. La teca interna es celular y vascularizada y la externa es fibrosa. Las células de la masa luteal son esféricas y los núcleos ovalados o

Fig 17. Ovario de *Sceloporus bicanthalis* durante la preñez.

A y B. La gónada en la preñez se compone de folículos previtelogénicos (FP), folículos atrésicos (FA) y cuerpos lúteos (CL), conformados por la masa (M) y la teca (T). 125 X.

C y D. Cuerpo lúteo en regresión. En las células de la masa luteal (M) se observan los núcleos picnóticos (NP) y una gran cantidad de vacuolas (VA). 500 X.



redondos. En el ED 36 (apéndice 1) la apariencia del cuerpo lúteo es similar, sin embargo su tamaño ha disminuido y se presentan septos formados por el tejido tecal que ha invadido la masa luteal.

En el ED 39 (apéndice 1) los cuerpos lúteos han disminuido enormemente su tamaño, la teca que aún se presenta vascularizada, es una estructura más delgada. Y en las células de la masa luteal son observadas una gran cantidad de vacuolas (Fig. 17 C y D). Finalmente, en el estadio 40 (apéndice 1) las tecas del pequeñísimo cuerpo lúteo son estructuras muy delgadas, y la interna sigue siendo vascularizada. En las células de la masa luteal, los núcleos picnóticos, que indican que el cuerpo lúteo está en regresión, fueron evidentes.

Cuadro 3. Número, volumen y diámetro promedio de los folículos atrésicos encontrados en las diferentes etapas reproductoras de la lagartija *Sceloporus bicanthalis*.

ETAPA	NÚMERO	VOLUMEN (mm ³)	DIÁMETRO (μ)
Prefñez	3.2	0.098	631.31
Previtelogénesis	2.2	0.106	637.26
Vitelogénesis	1.5	0.106	642.80

Los folículos atrésicos en *S. bicanthalis* fueron observados durante todas las fases de actividad reproductora. El máximo nivel de atresia se presentó en la preñez, en esta fase un promedio de 3.25 folículos atrésicos fueron encontrados por ovario, los cuales, presentaron un diámetro de 631.31 μ ; por otra parte, durante la vitelogénesis el grado de atresia fue menor, sólo 1.5 folículos atrésicos en promedio se encontraron por gónada y presentaron un diámetro de 642.8 μ (Cuadro 3).

TAMAÑO DE CAMADA

Cada hembra de *S. bicanthalis* puede llegar a tener de 3 a 9 crías por camada, y en promedio las hembras de esta especie presentaron 5.81 \pm 0.29 embriones en oviducto. Se detectó una correlación positiva entre la longitud del cuerpo de la hembra y el número de crías [$r = 0.4992$, $gl = 25$, $P < 0.05$] (Fig 18).

La cuantificación de folículos en el ovario reveló que los individuos de *S. bicanthalis* pueden producir en promedio 17.91 folículos previtelogénicos, sin embargo, sólo un 37.35% de esta cantidad, es decir, 6.69 folículos llegan a ser vitelogénicos y constituyen crías potenciales, pero únicamente un 86.8% (5.8) de los folículos vitelogénicos maduran, son ovulados y fecundados, convirtiéndose en nuevos individuos.

Debido a la asincronía reproductora existente entre las hembras de *S. bicanthalis* es difícil determinar si un individuo presenta una sola camada o puede reproducirse varias veces al año.

La prueba de "t" realizada indicó que el tamaño de nidada de las hembras de *S. aeneus* es significativamente mayor al tamaño de camada de *S. bicanthalis*.

DESARROLLO EMBRIONARIO

En *Sceloporus bicanthalis*, el desarrollo embrionario comenzó después de que la fecundación se presentó. Como se mencionó anteriormente, fueron observadas hembras gestantes a lo largo de

Cuadro 4. Estadios de desarrollo encontrados en los embriones de *Sceloporus bicanthalis* durante la preñez. De acuerdo a Dufaure y Hubert (1961). (') = discoblástula.

M E S	ESTADIO EMBRIONARIO
E n e r o	Estadios tempranos' y 36
F e b r e r o	36
M a r z o	Estadios tempranos', 33 y 39
A b r i l	32, 34, 38, 39 y 40
M a y o	27, 28, 30, 31, 33, 38 y 40
J u n i o	31, 35 y 36
J u l i o	36, 37 y 39
A g o s t o	40
S e p t i e m b r e	40

los nueve meses comprendidos entre enero y septiembre. Sin embargo, los estadios embrionarios avanzados encontrados en los primeros meses del año sugieren que durante diciembre, y posiblemente en noviembre se pueden presentar hembras gestantes. Debido al largo período en que es detectada la preñez y a que se presentaron embriones en distintos estadios de desarrollo (Cuadro 4) durante el mismo, es decir, debido a la asincronía reproductora de las hembras es difícil determinar el período exacto en que cada hembra lleva a cabo la gestación.

A principios de año (enero-marzo) se observaron embriones tanto en estadios de desarrollo tempranos (discoblástula) como en estadios avanzados (33, 36 y 39).

Por otra parte, y aunque los embriones observados durante los nueve meses en que se presenta la preñez exhiben diferente grado de desarrollo, los estadios encontrados fueron en su mayoría avanzados: del 27, al estadio final 40 (Cuadro 4, apéndice 1).

FACTORES QUE AFECTAN LA REPRODUCCIÓN

En *Sceloporus bicanthalis* el índice somático de los cuerpos grasos (ISCG) presentó cambios significativos a lo largo del año [$F(11,34) = 2.082$, $P = 0.05$] (Fig. 19). En la primera mitad del mismo, los bajos valores de ISCG indican que durante este período el almacenaje de lípidos es mínimo. En la segunda mitad del año cuando se presentan algunos de los meses más húmedos, en general, se presentan los valores más altos de ISCG, aunque en septiembre ocurre el valor más bajo de todo el año (Fig. 19).

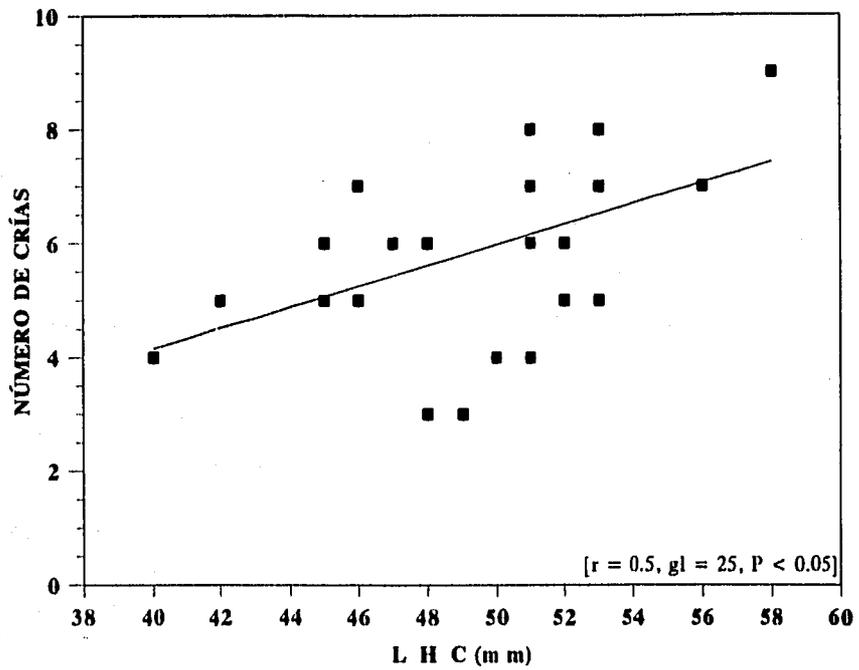


Fig. 18. Número de crías en relación a la longitud hocico-cloaca (LHC) de las hembras de *Sceloporus bicanthalis*.

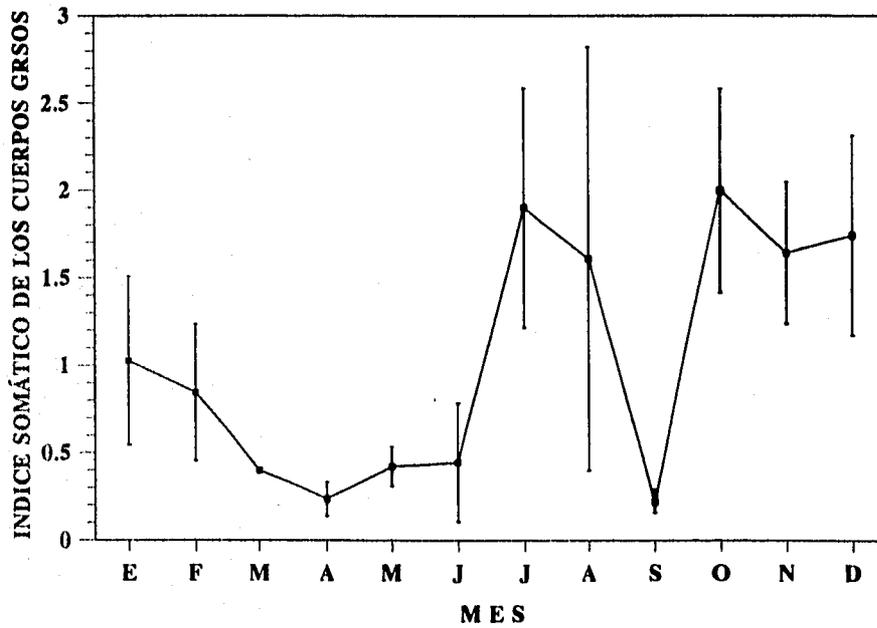


Fig. 19. Variación en el índice somático de los cuerpos grasos a través del año en las hembras de *Sceloporus bicanthalis*. La barra vertical indica el error estándar.

DISCUSIÓN

El tamaño de las hembras de *S. aeneus* es de 0.5 a 3.6 mm más grande que el de las hembras de *S. bicanthalis*, las cuales sin embargo se reproducen a una longitud 5 mm menor que la de *S. aeneus* (40 y 45 mm respectivamente). Los reptiles jóvenes usan la energía que tienen disponible para obtener su alimento, procesarlo, escapar de sus depredadores, y además deben destinar energía para incrementar su tamaño. Una vez que alcanzan la madurez sexual el crecimiento de los reptiles es lento. La reducción en el crecimiento esta asociada con las demandas de energía de la maduración gonadal y otros costos asociados con la reproducción (Andrews, 1982). Así, el crecimiento de las hembras de *S. bicanthalis*, debido a que comienzan a reproducirse a los 40 mm, se ve limitado, en cambio, las hembras de *S. aeneus* en un principio destinan gran parte de su energía al crecimiento, y después a la reproducción. Además las hembras de la especie ovípara sólo se reproducen una o tal vez dos veces al año durante una corta temporada, por lo que tienen la oportunidad de seguir creciendo, lo cual debe ser más lento en las hembras de *S. bicanthalis*, quienes aparentemente son reproductivamente activas durante gran parte del año.

ACTIVIDAD REPRODUCTORA

Las hembras de *S. aeneus* exhiben un ciclo reproductor en el

que la máxima actividad, el cortejo y el apareamiento ocurren en primavera. A la máxima actividad le siguen la ovulación, la fecundación y la gestación, que son procesos que también se llevan a cabo durante el período primaveral. El nacimiento de las crías, ocurre en el verano. La regresión se presenta de mayo a julio, y desde este último mes y hasta febrero se presenta la quiescencia.

S. aeneus presenta un patrón marcadamente estacional con máximo desarrollo gonadal en primavera. Patrón que ha sido considerado como común entre las lagartijas ovíparas del género *Sceloporus* (*S. spinosus*, *S. graciosus* y *S. ocutti* entre otras) de ambiente templado (Fitch, 1970).

Este ciclo, a pesar de ser característicamente primaveral presenta ligeras variaciones al compararse con el propuesto previamente por Guillette (1981 a y b; cuadro 5) para la misma especie, variaciones que pueden ser atribuidas a la utilización de ejemplares de distintas poblaciones y de diferentes años por parte del autor antes mencionado para determinar el ciclo reproductor de esta lagartija. Pero también los cambios en los factores internos y externos que regulan la reproducción pueden provocar los ligeros desfasamientos existentes entre las distintas etapas reproductoras de ambos trabajos.

Por otra parte, *S. bicanthalis* presenta una actividad reproductora que se caracteriza por ser asincrónica y posiblemente continua a nivel poblacional. La asincronía es confirmada por la presencia a lo largo del año de hembras en los distintos estadios reproductores y por la existencia de embriones en estadios de

Cuadro 5. Diferencias encontradas en la duración de las distintas fases del ciclo reproductor de las hembras de *S. aeneus* determinado en este trabajo y el establecido por Guillette (1981).

EVENTO REPRODUCTOR	PRESENTE ESTUDIO	GUILLETTE (1981)
VITELOGÉNESIS	Marzo a junio	Marzo a Julio
OVULACIÓN	Abril a mayo	Mayo a julio
GESTACIÓN	Mayo a julio	Mayo a agosto

desarrollo muy diferentes a través de los nueve meses en que fue detectada la gestación. Los períodos extremadamente largos de las distintas fases reproductoras también indican la existencia de una asincronía entre los individuos de una especie (Guillette, 1985), y en este caso, además conducen a proponer que la actividad de *S. bicanthalis* es probablemente continua. El patrón presentado por esta lagartija, en el que hay vitelogenénesis durante el otoño, invierno y primavera; gestación en invierno, primavera y verano y nacimiento de las crías durante prácticamente todo el año, es un patrón único cuando es comparado con los patrones exhibidos por muchas de las lagartijas de ambiente templado. Estos patrones se caracterizan por ser marcadamente estacionales, con actividad reproductora en primavera, o bien, en otoño que es la estación en que comúnmente se reproducen los lacertilios vivíparos de montaña de regiones templadas como *Sceloporus cyanogenys*, *S. jarrovi*, *S.*

poinsetti, *S. muconatus* y *S. grammicus* (ver Guillette y Méndez, 1993).

Entre las hembras de la lagartija vivípara de ambiente templado *Sceloporus formosus* (Guillette y Sullivan, 1985) fue detectada una asincronía reproductora, pero dentro de una época definida, que abarca algunos meses de primavera y verano. La asincronía gonadal se ha considerado común en lagartijas de ambiente tropical que presentan reproducción continua a nivel poblacional (Fitch, 1970, 1982), en la que cada individuo alcanza su máxima actividad reproductora en un período distinto, extendiendo así el período de las diversas fases, pero es un fenómeno raro entre las especies que habitan ambientes templados (Guillette y Sullivan, 1985).

En la lagartija vivípara *Barisia monticola* que habita en zonas montañosas de ambiente tropical (Vial y Stewart, 1985) se observó la presencia de hembras grávidas a todo lo largo del año, proponiéndose: 1) que esta lagartija presenta un tipo de reproducción asincrónica, con algunas hembras grávidas en todas las estaciones y 2) que las hembras exhiben un tipo de reproducción sincrónica con un prolongado período de gestación, ya que los estadios embrionarios no están aleatoriamente distribuidos, sino que se van sucediendo (primero se observan estadios tempranos, y luego avanzados), y que el período de reproducción se extiende durante más de un año.

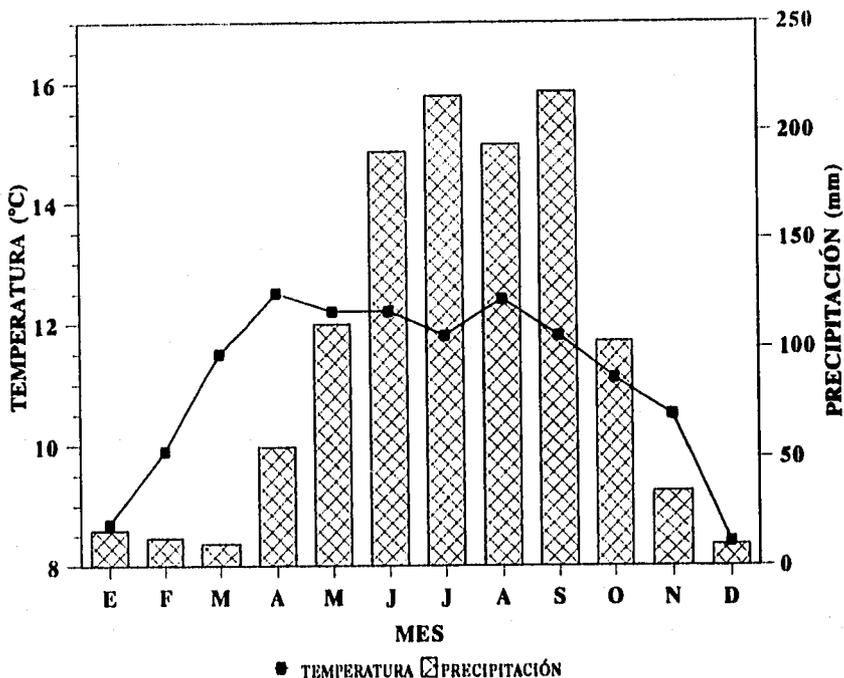


Figura 20. Valores promedio de temperatura y precipitación para Zoquiapan, Estado de México.

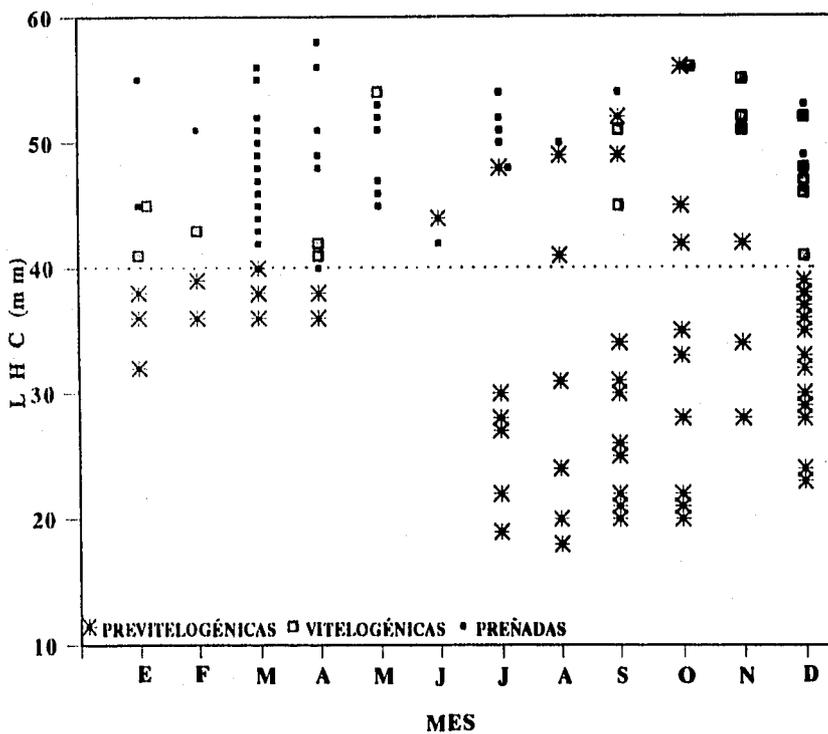


Fig. 21. Longitud de las hembras de *Sceloporus bicanthalis* en los diferentes estadios reproductores a través del año. La línea punteada indica la talla mínima a la cual las hembras están preñadas.

En *S. bicanthalis* y como consecuencia de las bajas temperaturas predominantes en Zoquiapan (Fig. 20), también se podría considerar que el patrón presentado por las hembras es un patrón asincrónico con una actividad muy lenta, en la que los diversos estadios reproductores son extremadamente largos. Sin embargo, observaciones tanto de laboratorio como de campo sugieren que todos los eventos reproductores pueden completarse en un año. En esta lagartija los embriones encontrados en oviducto presentaron estadios muy diversos (tanto tempranos como avanzados), incluso en un mismo mes. Además en la zona de estudio fueron observadas crías recién nacidas durante prácticamente todo el año, esto, confirmaría que en *S. bicanthalis* la reproducción de las hembras puede llevarse a cabo durante todo el año.

La asincronía reproductora exhibida por las hembras de *S. bicanthalis* es aparentemente debida a que las hembras que nacen a lo largo del año se reproducen al alcanzar la talla mínima necesaria, y se incorporan al grupo de hembras reproductivamente activas, sin importar la época y condiciones ambientales en que dicha talla se alcance (Fig. 21).

El patrón señalado para *S. bicanthalis* es evidentemente diferente al otoñal propuesto anteriormente por Guillette (1981 a y b) y al igual que en el caso de *S. aeneus* se sugiere que dichas diferencias son probablemente producidas por la utilización de organismos de diversas localidades y distintos años por el autor. Organismos que fueron afectados por factores distintos, predominantes en la época en que fueron colectados.

CUERPO LÚTEO

El cuerpo lúteo es un órgano endocrino transitorio que se encuentra en el ovario de todos los vertebrados después de la ovulación. Por lo tanto se presenta tanto en reptiles ovíparos como en vivíparos (Yaron, 1972 y Fox, 1977), siendo la principal fuente de progesterona durante el período de gravidez (Guillette, 1993).

En *S. aeneus* el cuerpo lúteo parece ser secretor durante prácticamente toda la gestación, pues regresiona antes de que ocurra la oviposición, tal y como sucede en otras lagartijas que exhiben oviparidad (Fox, 1977).

En *S. aeneus*, al igual que en *Eumeces obsoletus* y *Crotaphytus collaris* (Fox y Guillette, 1987), el cuerpo lúteo exhibe tres estadios de desarrollo: 1) luteogénesis, 2) madurez luteal y 3) regresión luteal.

Ya que el cuerpo lúteo está completamente formado en *S. aeneus* puede iniciar su actividad esteroidogénica, produciendo la progesterona que permitirá a los embriones ser retenidos en oviducto.

Contrariamente, la regresión luteal y la consecuente disminución de progesterona en dicho lacertilio posiblemente permiten: 1) el desarrollo de folículos ováricos, presentándose vitelogénesis aún durante la preñez, y 2) que ocurra la oviposición.

Entre las lagartijas vivíparas, el período en que se presenta la regresión luteal difiere entre las distintas especies (Jones y Guillette, 1982). En *Xantusia vigilis* y *Sceloporus cyanogenys*

(Callard et al., 1972) el cuerpo lúteo no regresiona sino hasta poco antes de que se presente el parto. En *Chamaleo pumilus* (Veith, 1974) la estructura regresiona en el último tercio de la preñez y en *S. jarrovi* la luteólisis ocurre al final del segundo tercio de la preñez. Finalmente, en *Anguis fragilis* (Cunningham y Smart, 1944), *Enhydrina schistosa* (Samuel, 1944), *S. mucronatus* y *S. grammicus* (Villagrán, 1989), la regresión luteal ocurre al final del primer tercio de la gestación.

En *Sceloporus bicanthalis*, al igual que en *Xantusia vigilis* y *S. cyanogenys* el cuerpo lúteo regresiona solo un poco antes de que el parto ocurra (estadio embrionario 36), cuando la estructura ha disminuido de tamaño y el tejido tecal ha invadido la masa luteal.

El extenso período de vida del cuerpo lúteo en *S. bicanthalis* sugiere que la progesterona que sintetiza esta estructura a lo largo de la gestación es importante para que los embriones sean mantenidos dentro del útero de la madre, a pesar de que existen estructuras como las glándulas adrenales e incluso la placenta, que pueden producir dicha hormona (Villagrán, 1989).

El lapso de vida luteal es evidentemente mayor en las hembras vivíparas de *S. bicanthalis* que en las de *S. aeneus*, que exhiben oviparidad. Dado que la permanencia del cuerpo lúteo permite que los embriones sean retenidos en oviducto (Guillette, 1993), y este, es un requisito para que se origine la viviparidad, se considera que la prolongación en el período de vida luteal pudo ser un aspecto importante para que *S. bicanthalis* adquiriera dicho modo reproductor.

ATRESIA FOLICULAR

La atresia folicular en las dos especies estudiadas se presentó de manera similar, pues tanto en *S. aeneus* como en *S. bicanthalis* se observó principalmente en folículos previtelogénicos. En ambas especies los folículos atrésicos fueron encontrados durante todas las fases de actividad reproductora y en varios estadios de crecimiento folicular. Sin embargo, la atresia se incrementó durante la gestación, es decir, cuando los cuerpos lúteos se encuentran presentes, esto, ha sido comúnmente observado en los reptiles (Wilkinson, 1962) y probablemente es debido a que la progesterona luteal inhibe la secreción de gonadotropinas, que trae como consecuencia el daño de los folículos en desarrollo y por lo tanto, la formación de folículos atrésicos (Browning, 1973). Se ha propuesto que las estructuras antes mencionadas, es decir, el cuerpo lúteo y los folículos atrésicos tienen una acción sinérgica en la producción de progesterona (Villagrán, 1989). En *S. jarrovi* (Guillette et al., 1981a) se observa una correlación mensual entre la concentración de progesterona en sangre y el número de folículos atrésicos, lo cual indirectamente indica el papel esteroidogénico de los folículos atrésicos, pero sobre ésta y otras funciones de los folículos atrésicos aún falta mucho por estudiar.

TAMAÑO DE NIDADA O CAMADA

Las hembras de *S. aeneus* tienen en promedio 6.8 crías por nidada y contrariamente a lo que se ha visto en otros sceloporinos (Ballinger, 1973 y Guillette y Casas-Andreu, 1980) no existe

correlación entre el tamaño del cuerpo de la hembra y el número de crías que cada una de ellas produce, lo anterior sugiere que el esfuerzo reproductor de la hembra no se incrementa con la edad (o LHC) de la lagartija, o bien, puede ser un efecto del tamaño de muestra pequeño.

Contrariamente a lo que se presenta en *S. aeneus*, en *S. bicanthalis* como en otros lacertilios de ambiente templado (Fitch, 1978), fue observada una correlación positiva entre la longitud del cuerpo de la hembra y el número de crías por camada (el cual en promedio es de 5.8).

En varios estudios se ha mencionado al tipo de reproducción como un factor importante en la regulación del tamaño de la camada o nidada. Tinkle et al. (1970) y Fitch (1978) han propuesto que las lagartijas vivíparas generalmente tienen una sola camada por año y tienden a tener un mayor número de crías que las lagartijas ovíparas que tienen múltiples nidadas. Sin embargo, la lagartija ovípara *S. aeneus* tiene un número de crías significativamente mayor [$t = 2.518$, $gl = 47$, $P > 0.05$] al de *S. bicanthalis*. Y no solo de manera poblacional se manifiesta esto, pues en general, al compararse hembras de un mismo tamaño, las de *S. aeneus* tienen siempre un número de crías mayor.

Por otra parte, se ha señalado que en el nido los huevos de los lacertilios ovíparos están expuestos a humedad y temperatura extremas, al ataque de hongos y depredadores (Shine, 1985), por lo que este tipo de lagartijas debe producir una mayor cantidad de huevos para asegurar la sobrevivencia de algunos de ellos. Las

lagartijas vivíparas al llevar consigo a los embriones hasta el momento de su nacimiento garantizan su sobrevivencia, pero el costo energético que esto implica es demasiado alto (Shine, 1985), y por eso tienden a reducir el tamaño de su camada. Lo anterior podría explicar el hecho de que la lagartija ovípara *S. aeneus* tenga más crías que la lagartija vivípara *S. bicantalis*. Sin embargo, las lagartijas ovíparas en cierto momento también llevan consigo a los embriones, lo que implica un gasto de energía y aumento en el riesgo de la madre a sufrir depredación, en las lagartijas vivíparas sólo al final del período de gestación los embriones incrementan su tamaño (Méndez et al., 1988) y podrían representar una desventaja para la madre. No obstante, las hembras preñadas conductualmente contribuyen a disminuir el riesgo a la depredación al reducir su actividad o llegando a ser crípticas en su medio (Vitt, 1981 y Seigel y Fitch, 1984). En estudios recientes (Cuellar et al., en prensa) se ha demostrado que la sobrevivencia de las lagartijas (en particular *Sceloporus grammicus*) puede ser mayor en la época en que están preñadas en comparación a cuando no lo están. Lo anterior aparentemente debido al decremento en la actividad de sus depredadores. Tomando en cuenta lo antes señalado, se esperaría que ante la adquisición de la viviparidad los lacertilios continuaran con un tamaño de camada similar al de su antecesor ovíparo.

También se debe tomar en cuenta que las lagartijas de este estudio ocupan ambientes distintos, en los que son diversos

factores los que regulan su actividad reproductora y finalmente el número de crías que cada una de ellas pueda producir.

La atresia folicular parece ser un factor importante en la regulación del tamaño de la camada en *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, pues este fenómeno afecta a los folículos previtelogénicos producidos en el ovario antes del período reproductor, disminuyendo así, el número de folículos que pueden llegar a ser maduros y ovulados.

En muchos vertebrados, el número de células germinales en el tejido ovárico excede enormemente el número de folículos producidos en cada ciclo reproductor. En los ovarios de muchos vertebrados existen diversos tipos de selección; de la gran cantidad de folículos presentes en el ovario, pocos son seleccionados para que crezcan, maduren y sean ovulados. El resultado de la interacción de los distintos procesos que producen atresia en algún momento de la vida folicular, es el patrón ovulatorio de cada especie, y finalmente, el tamaño de nidada o camada (Jones, 1978).

En *S. aeneus* y *S. bicanthalis* durante todas las etapas reproductoras, a lo largo del año se están produciendo pequeños folículos (Figs. 22 y 23). Sin embargo, una gran cantidad de ellos, antes de alcanzar un milímetro de diámetro: 0.806 mm (*S. aeneus*) y 0.643 mm (*S. bicanthalis*) sufren atresia, por lo que muy pocos completan el proceso de maduración y son ovulados para formar nuevas crías.

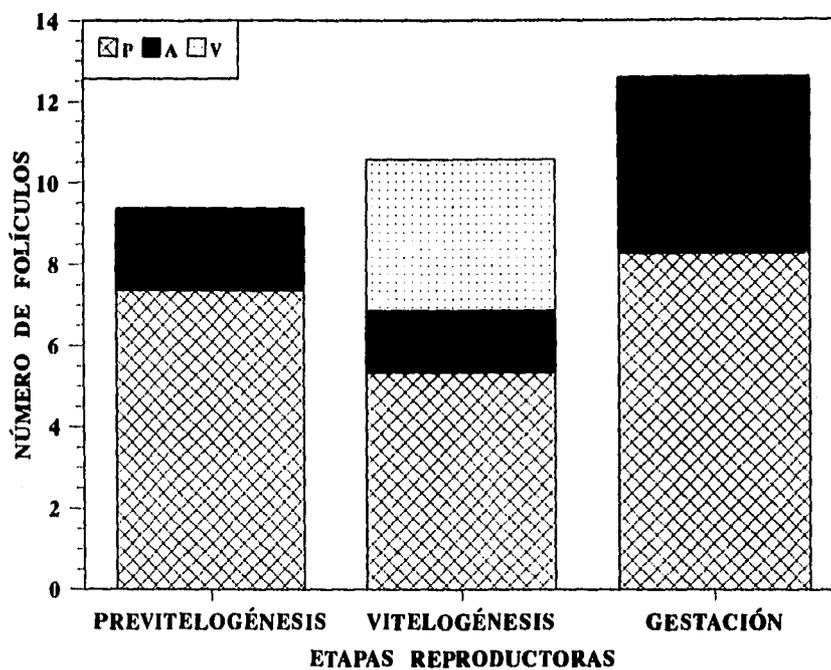


Fig. 22. Número promedio de folículos (P = previtelogénicos, A = atrésicos y V = vitelogénicos) por ovario en las distintas etapas reproductoras de las hembras de *Sceloporus aeneus*.

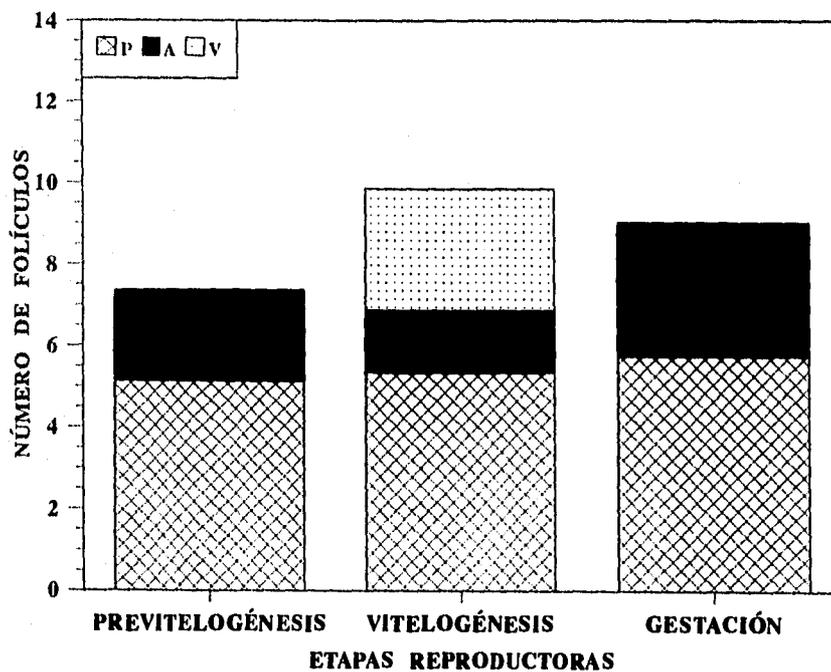


Fig. 23. Número promedio de folículos (P = previtelogénicos, A = atrésicos y V = vitelogénicos) por ovario en las distintas etapas reproductoras de las hembras de *Sceloporus bicanthalis*.

Debido a la alta correlación existente entre el número de folículos previtelogénicos producidos por cada hembra y la LHC de la misma ($r = 0.755$ en *S. aeneus*, y $r = 0.545$ en *S. bicanthalis*), se puede proponer que el número de folículos presentes al inicio de la recrudescencia ovárica está determinado por el tamaño del cuerpo de la hembra, pero el número de crías es determinado por el porcentaje de atresia, fenómeno que es regulado endócrinamente (Méndez et al., 1993).

FACTORES REGULADORES DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTORA

Se ha observado que en las lagartijas de ambiente templado, la energía almacenada en los cuerpos grasos es utilizada principalmente durante el invierno y la época de reproducción (Derickson, 1974, 1976 a y b).

Las hembras de *S. aeneus* permanecen reproductivamente inactivas durante el período de mayor productividad ambiental, lo cual aprovechan para reponerse del gasto reproductor y almacenar energía para subsistir durante el invierno y posteriormente iniciar la vitelogénesis. Por lo tanto el índice somático de los cuerpos grasos (ISCG) es máximo al iniciar el invierno. El decremento observado posteriormente en el índice mencionado indica que los lípidos almacenados en los cuerpos grasos son utilizados para la manutención de las hembras mientras el invierno transcurre y para comenzar un nuevo evento reproductor al iniciar la primavera. En los meses de verano a pesar de presentarse los mayores niveles de precipitación, el ISCG presenta valores bajos, que pueden deberse

a que durante la primavera las hembras gastaron su reserva energética en la reproducción (vitelogénesis) y a que algunas de ellas pueden estar produciendo su segunda camada. Y posiblemente el incremento de alimento no se refleja aún en las estructuras grasas.

En *S. aeneus*, como en otras lagartijas de ambiente templado (Guillette y Casas, 1981), la acumulación de lípidos en los cuerpos grasos parece ser un factor de importancia para la reproducción.

En *S. bicanthalis*, los valores más bajos de ISCG se presentan durante la primera mitad del año. En estos seis meses una gran parte de las hembras se encuentra llevando a cabo el proceso vitelogénico, o bien, en la fase de preñez, además, algunos de los meses desfavorables (fríos y secos) se encuentran en el mismo período; por lo tanto la disponibilidad de alimento es menor, y la energía en forma de lípidos no es acumulada. En la segunda mitad del año, la cual incluye a cuatro de los meses con mayor precipitación se presenta una mayor cantidad de grasa almacenada, pues la gran productividad ambiental permite a las hembras alimentarse más y proseguir con la gestación y la vitelogénesis, que algunas de ellas están llevando a cabo.

A pesar de las variaciones en el ISCG siempre fueron encontrados valores bajos del mismo, e incluso en varios organismos estas estructuras estaban ausentes, esto podría sugerir que, a lo largo de todo el año, el ambiente en el que habita *S. bicanthalis* provee a los individuos de alimento y por lo tanto de la energía necesaria para llevar a cabo procesos como crecimiento, manutención y reproducción, sin la necesidad de que dicha energía sea

almacenada, tal y como ocurre en algunos organismos de ambiente tropical.

Con base en lo anterior, se propone que en la lagartija ovípara *S. aeneus*, los lípidos reunidos en los cuerpos grasos influyen en su ciclo reproductor de manera más determinante que en la actividad reproductora de *S. bicanthalis*.

Además de la disponibilidad de alimento y de los lípidos de los cuerpos grasos, la temperatura y la precipitación parecen estar jugando un papel importante en la reproducción de *S. aeneus*. Esta propuesta es apoyada porque la recrudescencia gonadal se presenta cuando la temperatura ambiental sufre un incremento, y cuando ésta alcanza uno de sus valores más altos (abril), se manifiesta la máxima actividad gonadal; además, existe una alta correlación entre el índice somático gonadal y la temperatura ambiental ($r = 0.995$). La literatura indica que el incremento en la temperatura promueve la producción de gonadotropinas, las cuales, van a estimular el desarrollo gonadal (Guillette y Sullivan, 1985). Por otra parte, la precipitación es de gran importancia para que ocurra la oviposición, pues este evento ocurre cuando las lluvias se presentan con mayor intensidad (Fig. 6), tal y como ocurre en *Anolis limifrons* (Sexton et al, 1963), *Leiopisma fuscum* (Wilhoft y Reiter, 1965) y *Gonadotes albogularis* (Sexton y Turner, 1971).

Por otra parte, en *S. bicanthalis* la reproducción no parece estar restringida por el medio ambiente. Aparentemente no es solo un factor el que afecta predominantemente la actividad de esta lagartija vivípara, sino que es la combinación de algunos de ellos

lo que permite que se mantenga una actividad reproductora tan singular.

VENTAJAS DE LA VIVIPARIDAD

En trabajos previos (Guillette y Sullivan, 1985; Méndez et al., 1988; Méndez et al., 1995) se ha considerado que entre las lagartijas de ambiente templado, el patrón reproductor otoñal, característico de lacertilios vivíparos confiere ventajas sobre el patrón primaveral de aquéllas especies que exhiben oviparidad. Goldberg (1972) sugiere que esta es una estrategia para que las crías nazcan al principio de la primavera, durante la época de mayor productividad ambiental. Esto permite el máximo crecimiento antes del inicio del siguiente invierno, e incrementa la posibilidad de sobrevivencia de los jóvenes. Guillette y Bearce (1986) proponen además que este rápido crecimiento es una ventaja para los jóvenes, que pueden reproducirse en el primer otoño, después de su nacimiento.

En la lagartija ovípara *S. aeneus* la oviposición se lleva a cabo durante junio y julio, cuando se presenta la mayor precipitación y la temperatura exhibe algunos de sus valores más altos, esto parece ser un requerimiento para el desarrollo de los huevos, que en los montículos de las tuzas encuentran temperatura y humedad más o menos constantes hasta el momento del nacimiento. A partir del mes de agosto, las crías comienzan a nacer y aunque no en su totalidad, aprovechan el período de máxima productividad ambiental para alimentarse crecer y subsistir durante el invierno.

Las crías que nacen de aproximadamente 20 mm de longitud alcanzan la talla reproductora de 45 mm en aproximadamente siete meses, por lo que para el mes de marzo, cuando comienza la estación de reproducción, las crías que nacieron al principio de la época de crianza, pueden reproducirse, logrando hacerlo durante su primer año de vida. Contrariamente a lo que ha sido encontrado en muchas lagartijas ovíparas, e incluso en otras poblaciones de esta misma especie (Méndez et al., 1995), en las que todos los lacertilios se reproducen hasta su segundo año de vida.

En *S. bicanthalis*, entre los cuatro y seis meses de vida los jóvenes alcanzan la talla adulta, que en las hembras es de 40 mm. Sin embargo, en esta especie por su particular patrón reproductor, durante prácticamente todo el año están naciendo crías, las cuales al alcanzar la talla comienzan a reproducirse y el 100% de los individuos logra hacerlo durante su primer año de vida (Fig. 21).

La maduración sexual temprana, consecuencia del nacimiento de las crías al inicio de la época de mayor productividad ambiental en las lagartijas de ambiente templado puede ser considerada: 1) como resultado de la adquisición de la viviparidad por parte de los lacertilios y 2) como uno de los principales factores que en un principio permitieron que dicho modo reproductor fuera adoptado. Esto es, si algunos individuos de una población de lacertilios ovíparos con reproducción primaveral al momento de su nacimiento aprovechan gran parte del período de mayor productividad ambiental y alcanzan en pocos meses la talla reproductora (en otoño), pueden aislarse reproductivamente del resto y constituir una nueva

población. Las hembras, al quedar preñadas en los meses fríos deben retener los huevos para protegerlos del medio hostil, y así, originarse la viviparidad.

En *S. bicanthalis* es posiblemente una combinación de la viviparidad y el ambiente, lo que permite que se presente la maduración temprana, pues todas las crías que nacen a lo largo del año encuentran condiciones ambientales adecuadas para sobrevivir, poder crecer y reproducirse rápidamente.

Como se ha venido mencionando a lo largo de este trabajo, la actividad reproductora de *S. bicanthalis* es completamente diferente a la registrada para otras lagartijas vivíparas de ambiente templado, incluso del mismo Parque Nacional Zoquiapan: como *Sceloporus grammicus* (Guillette y Casas, 1980), *Barisia imbricata* (Guillette y Casas, 1987) y *Eumeces copei* (Guillette, 1983), que exhiben una actividad gonadal con máximo desarrollo en otoño.

Una actividad reproductora a lo largo de prácticamente todo el año es difícil de mantener en un ambiente con condiciones marcadamente estacionales como las que imperan en Zoquiapan (Fig. 20). Sin embargo, dicha actividad podría ser promovida por la poca fluctuación en las condiciones del microhábitat en que se desarrollan estos lacertilios. Pero también puede ser resultado de la adaptación de las lagartijas con un patrón primaveral ancestral, hacia la reproducción otoñal. Y poblacionalmente se observa en *S. bicanthalis* como el período reproductor se va desfasando.

Las diferencias en las estrategias reproductoras de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, son evidentes, muchas de ellas pueden ser debidas

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

a la adquisición de la viviparidad por parte de *S. bicantalis*, pero también pueden atribuirse a la invasión de este lacertilio a un ambiente más alto y frío. Se ha comprobado (Dunham et al., 1994) que las dos diferentes estrategias propuestas por Tinkle et al. (1970) para los lacertilios no siempre se cumplen al pie de la letra. Así, resulta que *S. aeneus* es una lagartija ovípara con maduración reproductora relativamente temprana, y posiblemente dos nidadas por año, mientras que *S. bicantalis* presenta la viviparidad como tipo reproductor, madura tempranamente, y tiene al parecer una camada relativamente pequeña al año.

CONCLUSIONES

1. Las hembras de *Sceloporus aeneus* de la población de Milpa Alta, alcanzan la madurez sexual a los 45 mm de longitud, y presentan un ciclo reproductor estacional, con actividad primaveral. Los análisis macro y microscópicos de las gónadas revelaron que estas gónadas comienzan la recrudescencia en el mes de marzo, y alcanzan la mayor actividad en abril, en que también se da la ovulación. La regresión ocurre de mayo a julio, y a partir de este mes se presenta la quiescencia, que se extiende hasta el mes de febrero.
2. Las hembras de *S. bicanthalis*, de la localidad de Zoquiapan alcanzan la madurez sexual a los 40 mm de longitud. Presentan una actividad reproductora asincrónica, con largos períodos de cada una de las etapas reproductoras. La vitelogénesis se presenta de septiembre a mayo, y la gestación de enero a septiembre. Estos largos períodos también conducen a proponer que se trata de una actividad tendiente a ser de tipo continuo poblacionalmente.
3. En ambas especies, el cuerpo lúteo esta presente durante practicamente toda la gestación, esta estructura regresiona solo un poco antes de que ocurra la oviposición en *S. aeneus* y el parto en *S. bicanthalis*, cuando el tejido tecal invade la masa luteal y las células de ésta presentan núcleos picnóticos.
4. La atresia folicular en ambas especies, se observa en todas las fases de actividad gonadal, presentándose sobre todo durante la

preñez, cuando en el ovario también están presentes los cuerpos lúteos.

5. El número de crías por hembra en *S. aeneus* varía de 5 a 10 y en promedio cada una tiene 6.86. Las hembras de *S. bicanthalis* en promedio tienen 5.81 crías, pudiendo ser el número de 3 a 9. En esta última especie el tamaño de la camada parece estar influido por el tamaño del cuerpo de la hembra y por el grado de atresia folicular, fenómeno de gran importancia en la regulación del tamaño de la nidada de *S. aeneus*.

6. Los cuerpos grasos son de gran importancia en la actividad reproductora de *S. aeneus*, debido a que la energía en forma de lípidos almacenada en estas estructuras es utilizada durante el desarrollo y crecimiento folicular.

7. En *S. bicanthalis* estas estructuras muchas veces no están presentes y no parecen influir de manera determinante en su actividad reproductora.

8. Se sugiere que la temperatura es uno de los factores externos que más influye en la actividad reproductora de *S. aeneus*, pues existe una alta correlación entre la recrudescencia gonadal y el incremento en la temperatura ambiental. La precipitación por otra parte, parece promover la oviposición.

9. En *S. bicanthalis* es probablemente la combinación de los diversos factores ambientales lo que permite mantener a lo largo de prácticamente todo el año la actividad gonadal.

10. Se estableció que los individuos de *S. aeneus* alcanzan la talla adulta, aproximadamente siete meses después de su nacimiento, por

lo que algunos de ellos pueden reproducirse durante su primer año de vida.

11. Los individuos de *S. bicanthalis* por otra parte, alcanzan la talla reproductora de cuatro a seis meses después de su nacimiento, por lo que todos ellos logran reproducirse, a partir del primer año de vida.

12. Se propone además que la madurez sexual temprana es un factor importante en el origen de la viviparidad y ésta, es promovida por los factores ambientales.

APÉNDICE I

CARACTERÍSTICAS DE LOS EMBRIONES ENCONTRADOS EN OVIDUCTOS DE LAS HEMRAS Y EN LOS NIDOS DE *Sceloporus aeneus*.

De acuerdo a la tabla de desarrollo embrionario de Dufaure y
Hubert (1961).

EMBRIONES EN OVIDUCTO

ESTADIO 2. La segmentación continua y el disco embrionario se caracteriza por tener un centro compuesto de pequeños blastomeros y la periferia de surcos.

ESTADIO 4. La segmentación llega a su fin y el disco embrionario está totalmente compuesto de blastomeras muy pequeñas.

ESTADIO 21. El embrión cuenta con 10 pares de somitas y está casi totalmente cubierto por el amnios. Las vesículas ópticas primarias se esbozan y la región troncal está extensamente abierta ventralmente.

ESTADIO 22. Se caracteriza porque el embrión ya tiene 10 pares de somitas y porque su región caudal se individualiza.

ESTADIO 23. Se observan 15 pares de somitas y se constituye el primer esbozo cardíaco. Las vesículas ópticas y 4 vesículas cerebrales se han diferenciado.

ESTADIO 24. El embrión sigue teniendo 15 pares de somitas y el canal nervioso se extiende en toda su longitud.

ESTADIO 25. Los pares de somitas llegan a ser 18 y el embrión está cubierto totalmente por el amnios. Las vesículas ópticas se esbozan y las auditivas se han diferenciado, además el alantoides aparece como una pequeña vesícula posterior.

ESTADIO 26. El embrión presenta 25 pares de somitas. Las vesículas ópticas y el cristalino se han diferenciado y las dos primeras hendiduras branquiales se abren.

ESTADIO 27. Los embriones presentan 33 pares de somitas. Las hendiduras branquiales 1 y 2 se han abierto y los esbozos olfativos están diferenciados.

ESTADIO 28. Los embriones presentan ya 35 pares de somitas. La tercera hendidura branquial comienza a abrirse, y los miembros se presentan como protuberancias laterales.

ESTADIO 30. Los embriones se caracterizan por poseer 50 pares de somitas, además, los muñones de los miembros aparecen bordeados por una pequeña cresta y los ojos comienzan a pigmentarse.

EMBRIONES EN NIDOS

ESTADIO 31. Los muñones de las extremidades de los embriones están aplanados en su porción más distal constituyendo la "paleta" y los ojos son más prominentes y pigmentados.

ESTADIO 33. Los dígitos comienzan a diferenciarse en la paleta de las extremidades. Los párpados circulares comienzan a desarrollarse y la mandíbula inferior está en formación.

ESTADIO 35. Los dedos se individualizan pero permanecen unidos por una membrana y presentan puntos de pigmento que se concentran en sus extremos. La mandíbula inferior está totalmente formada y el ojo pineal presenta un círculo pigmentado.

ESTADIO 36. Las características más importantes son que los dedos de los miembros están totalmente individualizados, pigmentados en la punta y tienen uñas; además, algunas escamas del cuerpo comienzan a diferenciarse.

ESTADIO 38. Las escamas del cuerpo son muy aparentes, los dedos ya están completamente separados y la uñas diferenciadas. Los globos oculares ya no son tan prominentes y el borde interno del párpado casi llega al cristalino.

ESTADIO 39. Los dedos se han cubierto de escamas aun no diferenciadas, las escamas del cuerpo ya están pigmentadas y las de la cabeza comienzan a diferenciarse.

**CARACTERÍSTICAS DE LOS EMBRIONES DE *Sceloporus bicantalis*
ENCONTRADOS EN LOS OVIDUCTOS DE LAS HEMBRAS, DURANTE LA
GESTACIÓN.**

De acuerdo a la tabla de desarrollo de Dufaure y Hubert (1961).

ESTADIO 27. Los embriones se caracterizan por presentar 33 pares de somitas, las hendiduras branquiales 1 y 2 están abiertas y los esbozos olfativos se han diferenciado.

ESTADIO 28. Los embriones presentan ya 35 pares de somitas. La 3ª hendidura branquial ha comenzado a abrirse y las 4 extremidades se presentan como protuberancias laterales.

ESTADIO 30. El embrión cuenta con 50 pares de somitas. Las 5 primeras hendiduras branquiales están abiertas, los miembros tienen forma de muñón y aparecen bordeados por una cresta, en este estadio los ojos comienzan a pigmentarse.

ESTADIO 31. Los muñones de los miembros se aplanan y constituyen las "paletas". Las hendiduras branquiales 4 y 5 se cierran y los ojos son prominentes y pigmentados.

ESTADIO 32. La paleta de los miembros está bien diferenciadas y 2 hendiduras branquiales permanecen abiertas.

ESTADIO 33. Tres dedos comienzan a diferenciarse. La mandíbula inferior se forma y unos párpados circulares comienzan a desarrollarse.

estadio 34. Los 5 dedos se han diferenciado en la paleta. Todas las hendiduras branquiales están cerradas y las narinas se han constituido.

ESTADIO 35. Los dedos se individualizan, pero permanecen unidos por una membrana y se cubren de puntos de pigmento que se concentran en los extremos. La mandíbula inferior está completamente formada, el borde del párpado interno es dentado y el ojo pineal presenta un círculo pigmentado.

ESTADIO 36. La membrana que une a los dedos va desapareciendo, las uñas se esbozan en los extremos de los dedos y en este sitio hay una concentración importante de pigmento. Algunas escamas del cuerpo comienzan a esbozarse.

ESTADIO 37. El embrión presenta dedos totalmente libres de la membrana y con uñas ya diferenciadas. Las escamas de las patas comienzan a esbozarse y los globos oculares son menos prominentes. Las escamas del cuerpo son muy evidentes y la cabeza se cubre de puntos de pigmentos.

ESTADIO 38. Los dedos ya están totalmente separados y las escamas del cuerpo son más diferenciadas.

ESTADIO 39. Las patas y los dedos se cubren de escamas que no están totalmente diferenciadas. Las escamas del hocico comienzan a diferenciarse y las escamas del cuerpo presentan pigmentación.

ESTADIO 40. Las escamas de todo el cuerpo están totalmente formadas y pigmentadas, y el embrión tiene todas las características de la especie.

LITERATURA CITADA

- Aguilera, M. N. 1989. Tratado de Edafología de México: Tomo I. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 222 pp.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of Growth in Reptiles. In: Gans, C. y F. H. Pough. Biology of the Reptilia. 13 (q.v.):273-320.
- Ayala, S. C. y J. L. Spain. 1975. Annual Oogenesis in the Lizard *Anolis auritus* Determined by a Blood Smear Technique. Copeia. 1975:138-141.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative Demography of Two Viviparous Iguanid Lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). Ecology. 54:269-283.
- Browning, H. C. 1973. The Evolutionary History of the Corpus Luteum. Biol. Reprod. 8:128-157.
- Broek, van dem. 1933. Handbuch der Vergleichenden Anatomieder Wirbeltiere. Col. LV. Berlin: Urban and Schwartzenberg.
- Byscov, A. G. 1978. Follicular Atresia. In: R. E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and evolution. Plenum Press. pp. 533-562.
- Callard, I. P., C. G. Bayne y W. F. McConnell. 1972. Hormones and Reproduction in the Female Lizard *Sceloporus cyanogenys*. Gen. Comp. Endocrinol. 18:175-195.
- Cuellar, O., F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán Santa Cruz y R. Sánchez Trejo. Pregnancy Does not Increase the Risk of

Mortality in Wild Viviparous Lizard. *Amphibia-Reptilia* (en prensa)

Cunningham, J. T. y W. A. M. Smart. 1934. The Structure and Origin of Corpora Lutea in Some of the Lower Vertebrata. *Proc. R. Soc. London Ser. B.* 116: 258-281.

DeMarco, V. 1984. Annual Variation in the Seasonal Shift in Egg Size and Clutch Size in *Sceloporus woodi*. *Oecologia.* 80:525-532.

Derickson, W. K. 1974. Lipid Deposition and Utilization in the sagebrushlizard, *Sceloporus graciosus*: It's Significance for Reproduction and Maintenance. *Com. Biochem. Physiol.* 49:267-272.

Derickson, W. K. 1976a. Lipid Storage and Utilization in Reptiles. *Amer. Zool.* 16:711-724.

Derickson, W. K. 1976b. Ecological and Physiological Aspects of Reproductive Strategies in Two Lizards. *Ecology.* 57:445-458.

Dodd, J. M. 1977. The Structure of the Ovary of Nonmammalian Vertebrates. In: S. Zuckerman, and B. J. Weir (eds): *The Ovary*, and ed, vol I. Academic Press. New York. pp 219-263.

Dufaure, J. P. y J. Hubert. 1961. Table de Developpment du Lezard Vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Arch. Anat. Micro. Morphol. Exptl.* 50:309-328.

Duke, K. L. 1978. Nonfollicular Ovarian Components. In: *The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution.* Ed. R. E. Jones. Plenum Press. New York. Pp. 563-580.

- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznick. 1994. Life History Patterns in Squamate Reptiles. In: Biology of the Reptilia: Defense and Life History. Ed. Gans, C. y R. B. Huey. New York. Pp. 441-522.
- Duvall, D., L. J. Guillette, Jr. y R. E. Jones. 1982. Biology of the Reptilia. Vol 13. C. Gans y H. Pough (eds.). Academic Press. New York.
- Espey, L. L. 1978. Ovulation. In: R. E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution. Plenum Press. New York. pp 503-532.
- Fawcett, J. E. 1975. Effects of Season, Ovariectomy and Hormone Replacement Therapy on the Oviduct of *Anolis carolinensis* (Reptilia: Iguanidae). Tesis Doctoral. Universidad de Colorado. USA.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive Cycles in Lizards and Snakes. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52:1-247.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual Size Differences in the Genus *Sceloporus*. Science Bulletin. 51(13):441-461.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive Cycles in Tropical Reptiles. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist., Occ. Paper. 96:1-53
- Fitch, H. S. 1985. Variation in Clutch and Litter Size in New World Reptiles. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Mis. Publ. 76:1-76.
- Flores Villela, O. 1993. Riqueza de los Anfibios y Reptiles. Ciencias. (7):33-42.
- flores Villela, O. 1993. Herpetofauna Mexicana. Publicación Especial No. 17. Carnegie Museum of Natural History. 73 pp.

- Fox, H. 1977. The urogenital System of Reptiles. In: Gans, C. y T. S. Parsons (Eds.). *Biology of the Reptilian. Morphology*. E. Academic Press, Vol 6. p 1-247.
- Fox, S. L. 1984. Ovarian and Oviductal Morphology During the Reproductive Cycle of Two Lizards Species, *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. M. S. Diss. Wichita State Univ. USA.
- Fox, S. y L.J. Guillette. 1987. Luteal Morphology, Atresia, and Plasma Progesterone Concentrations During the Reproductive Cycle of Two Oviparous Lizards, *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. *American Journal of Anatomy*. 179:324-332.
- Franchi, L. L., A. M. Mandly S. Zuckerman. 1962. The Development of the Ovary and the Process of Oogenesis. In: *The Ovary*, Vol I. S. Zuckerman (ed). Academic Press. New York. pp 1-88.
- Goldberg, S. R. 1972. Seasonal Weight and Cytological Changes in the Fat Bodies and Liver of the Iguanid Lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*. 1972(2):227-232.
- Guillette, L. J., Jr. 1981 a. Reproductive Strategies and the Evolution of Viviparity in Two Allopatric Populations of the Mexican Lizard, *Sceloporus aeneus*. Boulder. Tesis Doctoral. Universidad de Colorado. USA. 120 pp.
- Guillette, L. J., Jr. 1981 b. On the Ocurrance of Oviparous and Viviparous forms of the Mexican Lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*. 37(1):11-15.

- Guillette, L. J., Jr. 1982. The Evolution of Viviparity and Placentation in the High Elevation, Mexican Lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*. 38(1):94-103.
- Guillette, L. J., Jr. 1983. Notes Concerning the Reproduction of the Montane Skink, *Eumeces copei*. *J. Herpetol.* 17:144-148.
- Guillette, L. J., Jr. 1985. Cryptic Species in The Mexican Lizard Complex, *Sceloporus aeneus*. *Bul. Maryland Herpetol. Soc.* 21(1):1-15.
- Guillette, L. J., Jr. 1987. The Evolution of Viviparity in Fishes, Amphibians and Reptiles: An Endocrine Approach. In: *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*. Ed. D. O. Norris y R. E. Jones. Plenum Publishing Corporation. Pp. 23-524.
- Guillette, L. J., Jr. 1993. The Evolution of Viviparity in Lizards. *BioScience*. 43(11):742-750.
- Guillette, L. J., Jr. y G. Casas Andreu. 1980. Fall Reproductive Activity in the High Altitude Mexican Lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 14:143-147.
- Guillette, L. J., Jr. y G. Casas Andreu. 1981. Seasonal Variation in Fat Bodie Weights of Mexican High Elevation Lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 15(3):366-371.
- Guillette, L. J., Jr. y R. E. Jones. 1980. Arginine Vasotocin-Induced *in Vitro* Oviductal Contractions in *Anolis carolinensis*: Effects of Steroid Hormone Pretreatment *in Vivo*. *J. Exp. Zool.* 212:147-152.

- Guillette, L. C., Jr., S. Speilvogel y F. L. Moore. 1981a. Luteal Development, Placentation and Plasma Progesterone concentration in the Viviparous Lizard *Sceloporus jarrovi*. Gen. Comp. Endocrinol. 43:20-29.
- Guillette, L. J., Jr., S. Speilvogel y F. L. Moore. 1981b. Luteal Development, Placentation and Plasma Progesterone Concentration and Gestation in the Lizard *Anolis carolinensis*. Comp. Biochem. Physiol. 80:303-306.
- Guillette, L. J., Jr., L. A. Lavia, N. J. Walker y D. K. Roberts. 1984. Luteolysis Induced by Prostaglandin $F_{2\alpha}$ in the Lizard, *Anolis carolinensis*. Gen. Comp. Endocrinol. 43:20-29.
- Guillette, L. J., Jr. y R. E. Jones. 1985. Ovarian, Oviductal, and Placental Morphology of the Reproductive Bimodal Lizard, *Sceloporus aeneus*. J. Morphol. 184:85-98.
- Guillette, L. J., Jr. y W. P. Sullivan. 1985. The Reproductive and Fat Body Cycles of the Lizard, *Sceloporus formosus*. J. Herpetol. 19(4):474-480.
- Guillette, L. J., Jr. y D. A. Bearce. 1986. Reproductive and Fatbody Cycles in the Lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. Trans. Kansas Acad. Sci. 89:31-39.
- Guillette, L. J., Jr. y F. R. Méndez de la Cruz. 1993. The Reproductive Cycle of the Viviparous Mexican Lizard *Sceloporus torquatus*. J. Herpetol. 27(2):168-174.
- Guraya, S. S. 1978. Maturation of the Follicular Wall of Nonmammalian Vertebrates. In: R. E. Jones (ed). The Vertebrate

Ovary: comparative Biology and Evolution. Plenum Press. pp. 261-330.

- Guraya, S. S. and S. K. Varma. 1976. Morfology of Ovarian changes During the Reproductive Cycle of the House Lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. Acta. Morphol. Nerrl.-Scand. 14:165-192.
- Hahn, W. E. y S. W. Tinkle. 1965. Fat Body Cycling and Experimental Evidence fir its Adaptative Significance to Ovarian Follicle Development in the Lizard *Uta stansburiana*. J. Exp. Zool. 158:79-86.
- INEGI. 1992. Milpa Alta: Cuaderno de Información Básica Delegacional. INEGI. México. 74 pp.
- Jones, R. E. 1975. Endocrine Control of Clutch Size in Reptiles. IV. Estrogen-induced Hyperemia and growth of Ovarian Follicles in the Lizard *Anolis carolinensis*. General and Comparative Endocrinology. 25:211-222.
- Jones, R. E. 1978. The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution, Ed. R. E. Jones. Plenum Press, New York.
- Jones, R. E., R. R. Tokarz, F. T. LaGreeKy T. Fitzgerald. 1976. Endocrine Control of Clutch Size in Reptiles. VI. Patterns of FSH-induced Ovarian Stimulation in Adult *Anolis carolinensis*. General and Comparative Endocrinology. 30:101-116.
- Jones, R. E., K. T. Fitzgerald y D. Duvall. 1978. Quantitative Analysis of the ovarian Cycle of the Lizard *Lepidodacty lugubris*. General and Comparative Endocrinology. 35:70-76.

- Jones, R. E. y L. J. Guillette, Jr. 1982. Hormonal Control of Oviposition and Parturition in Lizards. *Herpetologica*. 38:80-93.
- Jones, R. E., T. Swain, L. J. Guillette, Jr. y K. T. Fitzgerald. 1982. The Comparative Anatomy of Lizard Ovaries. with Emphasis on the Number of Germinal Beds. *J. Herpetol.* 16:240-252.
- Jones, R. E., L. C. Guillette, Jr., C. H. Summers, R. R. Tokarz y D. Crews. 1983. The Relationship Among Ovarian condition, Steroid Hormones, and Estrous Behavior in *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.* 227:145-154.
- LaPointe, J. 1977. Comparative Physiology of Neurohypophysial Hormone Action on the Vertebrate Oviducterus. *Am. Zool.* 17:763-773.
- Laughran, L. J., J. H. Larsen, Jr. y P. C. Schroder. 1981. Ultrastructure of Developing Ovarian Follicles and Ovulation in the Lizard *Anolis carolinensis* (Reptilia). *Zoomorphol.* 98:191-208.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation Zones of México. *Ecology*. 31:507-518.
- Licht, P. 1979. Reproductive Endocrinology of Reptiles and Amphibians Gonadotropins. *Ann. Rev. Physiol.* 41: 333-351.
- Licht, P. 1984. Reptiles. Pp. 206-321. In. G. E. Laming, (Ed.). *Marshall's Physiology of Reproduction. Vol. I: Reproductive Cycles of Vertebrates.* Churchill Livingstone, N. Y.
- Licht, P. y G. C. Gorman. 1970. Reproductive and Fat Cycles in Caribbean *Anolis* Lizard. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 95:1-52.

- Marsahall, A. J. y R. Hook. 1960. The Breeding Biology of Equatorial Vertebrates: Reproduction of the Lizard *Agama agama lionotus* Boulenger at Lat. 0 01N. Proc. Zool. Soc. Lond. 134:197-205.
- Mass, J., R. Patton, A. Suárez, S. Blanco, G. Ceballos, C. Galindo y A. Pescador. 1981. Ecología de la Estación Experimental Zoquiapan. Departamento de Publicaciones de la Dirección de Difusión Cultural de la Universidad Autónoma de Chapingo. México. 115 pp.
- Méndez de la Cruz, F. R. 1989. Estudio Comparativo de la Reproducción; Tipología y Aloenzimas de dos Poblaciones Cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 90 pp.
- Méndez de la Cruz, F. R. y M. Villagrán Santa Cruz. 1983. Contribución al Conocimiento de la Ecología y Ciclo Reproductor de la Lagartija Vivipara *Sceloporus mucronatus mucronatus*. Tesis Profesional. ENEP Iztacala, UNAM. México. 77 pp.
- Méndez de la Cruz, F. R., J. L. Guillette Jr., M. Villagrán Santa Cruz y G. Casas Andreu. 1988. Reproductive and Fat Body Cycle of the Viviparous Lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria, Iguanidae). J. Herpetol. 22(1):1-12.
- Méndez de la Cruz, F. R., J. L. Guillette Jr. y M. Villagrán Santa Cruz. 1993. Differential Atresia of Ovarian Follicles and its

- Effect on the Clutch Size of two Populations of the Viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Functional Ecology*. 7:535-540.
- Méndez de la Cruz, F. R., R. Sánchez Trejo y O. Cuellar. 1995. Reproductive Differences Between Sympatric Oviparous and Viviparous Mexican Spiny Lizards. *Biogeographica*. 71(2):61-67.
- Meritano, A. J. 1975. Descripción Fisiográfica de la Estación de Enseñanza e Investigación de Zoquiapan. Depto. de bosques. ENA.
- Miller, M. R. 1948. The Seasonal Histological Changes Occurring in the Ovary, Corpus Luteum, and Testis of the Viviparous Lizard, *Xantusia vigilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 47:197-224.
- Miller, M. R. 1951. Some Aspects of the Life History of the Yucca Nighth lizard, *Xantusia vigilis*. *Copeia*. 1951:114-120
- Moseer, F. 1987. Atlas de la Ciudad de México. Pag. 23.
- Nagy, K. A. 1973. Behavior, Diet and Reproduction in a Desert Lizard, *Sauromalus obesus*. *Copeia*. 1973:93-102.
- Newlin, M. E. 1976. Reproduction in the Bush Grass Lizard *Sceloporus scalaris*. *Herpetologica*. 32:171-184.
- Orr, R. T. 1978. Biología de los Vertebrados. Interamericana. México. 545 pp.
- Rey, C. J. 1975. Estudios de Suelos de la Estación, Investigación y Servicios Forestales de Zoquiapan. Depto. de Enseñanza e Investigación en Bosques. Universidad Autónoma de Chapingo. Información Técnica de Bosques. 1(4):64 pp.

- Saidapur, S. K. 1978. Follicular Atresia in the Ovaries of Nonmammalian Vertebrates. *International Review of Cytology*. 54: 22-244.
- Samuel, N. 1944. Studies on the Corpus Luteum in *Enhydrina schistosa* (Daudin) and *Hydrophis cyanocinctus* (Daudin) of the Madras Coast. *Proc. Indian Acad. Sci.* 21:143-174.
- Seigel, R. A. y H. S. Fitch. 1984. Ecological Patterns of Relative Clutch Mass in Snakes. *Oecologia*. 61:293-301.
- Seigel, R. A. y N. B. Ford. 1991. Phenotypic Plasticity in the Reproductive Characteristics of an Oviparous Snake, *Elaphe guttata*: Implications for Life History Studies. *Herpetologica*. 47:197-224.
- Sexton, O. J., H. F. Heatwole y E. H. Meseth. 1963. Seasonal Population Changes in the Lizard, *Anolis limifrons*, Panama. *Amer. Midl. Nat.* 69:482-491.
- Sexton, O. J. y O. Turner. 1971. The Reproductive Cycle of a Neotropical Lizard. *Ecology*. 52:159-164.
- Shine, R. 1983. Reptilian Reproductive Modes: The Oviparity-Viviparity Continuum. *Herpetologica*. 39(1):1-8).
- Shine, R. 1985. The Evolution of Viviparity in Reptiles: An Ecological Analysis. In: Gans y Billett. *Biology of the Reptilia*. 15 (q.v.):605-694.
- Sites, J. W. Jr., 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. Bull. Am. Mus. Nat. Hist.
231:1-110.

Smith, H. M., G. Sinelnik, D. J. Fawcett y R. E. Jones. 1973. A
Survey of the Cronology of Ovulation in Anoline Lizard Genera.
Trans. Kans. Acad. Sci. 75:107-120.

Stewart, J. R. 1979 The Balance Between Number and Size of Young in
the Live Bearing Lizard *Gerrhonotus coeruleus*. Herpetologica.
35:342-350.

Telford, S. R., Jr. 1970. Seasonal Fluctuations in Liver and Fat
Body Ewights of the Japanese Lacertilia, *Takydromus*
tachydromoides Schlegel. Copeia. 1970(4):681-689.

Tinkle, D. W. 1961. Population Structure and Reproduction in the
Lizard *Uta stansburiana stienegeri*. Am. Midl. Nat.

Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary
Strategies in Lizard Reproduction. Evolution. 24:55-74.

Tokarz, R. R. 1978. Oogonial Proliferation, Oogenesis and
Folliculogenesis in Nonmammalian Vertebrates. In. R. E. Jones
(ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biologya and
evolution. Pleneum Press. pp. 145-180.

Trauth, S. E. 1978. Ovarian Cycle of *Crotaphytus collaris*
(Reptilia, Lacertilia, Iguanidae) from Arkansas with Emphasis
on Corpora Albicantia, Follicular Atresia, and Reproductive
Potential. J. of Herpetology. 12:461-470.

Veith, W. J. 1974. Reproductive Biology of the *Chamaleo pumilus*
pumilus with Specific Reference to the Role of the Corpus
Luteum and Progesterone. Zool. Africana. 9:161-183.

- Vial, J. L. y J. R. Stewart. 1985. The Reproductive Cycle of *Barisia monticola*: A Unique Variation Among Viviparous Lizards. *Herpetologica*. 4(1):51-57.
- Villagrán Santa Cruz, M. 1989. Desarrollo Embrionario, Placentación y su Relación con el Cuerpo Lúteo y la Atresia Folicular en *Sceloporus mucronatus* y *Sceloporus grammicus*, (Sauria: Iguanidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 158 pp.
- Vitt, L. 1973. Reproductive Biology of the Anguid Lizard *Gerrhonotus coeruleus principis*. *Herpetologica*. 29:176-184.
- Vitt, L. J. (1981). Lizard Reproduction: Habitat Specificity and Constraints on Relative Clutch Mass. *Am. Nat.* 117:506-514.
- Weeks, H. C. 1934. The Corpus Luteum in Certain Oviparous and Viviparous Reptiles. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 69:380-398.
- Wilhoft, D. C. y E. O. Reiter. 1965. Sexual cycle of the lizard *Leiolopisma fuscum* a tropical Australian. *J. Morph.* 116:379-388.
- Wilkinson, R. F. Reproductive Cycle of the Ring-neck snake *Diadophis punctatus*. Tesis de Maestría. Universidad de Missouri, Columbia, USA.
- Wilkinson, R. F., Jr. 1965. Seasonal and Hormonal Changes in the Oviducts of *Diadophis punctatus*. Tesis Doctoral. Universidad de Missouri, Columbia, USA.
- Xavier, F. 1982. Progesterone in the Viviparous Lizard *Lacerta vivipara*: Ovarian Biosynthesis, Plasma Levels, and Briding to

Transcortin-type Protein During the Sexual Cycle.
Herpetologica. 38:62-70.

Xavier, F. 1987. Functional Morphology and regulation of the Corpus Luteum. In: *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*. D. O. Norris y R. E. Jones (eds). Plenum Press. New York.

Yaron, Z. 1972. Endocrine Aspects of Gestation in Viviparous Reptiles. *Gen. Comp. Endocrinol. (Suppl.)*. 3:668-674.