



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

ASPECTOS DE LA ESTRATEGIA REPRODUCTORA
EN LA ESPECIE VIVIPARA *Sceloporus serrifer*



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 :

BELEM HORALIA MENDEZ JUAREZ

DIRECTOR DE TESIS: FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ

CODIRECTOR DE TESIS: MARTHA L. CALDERON ESPINOSA

INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM



IZTACALA

MEXICO, D. F.

2003

A



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.

DEDICATORIAS

A mis padres Román Gonzalo Méndez Perdomo y Ana María Juárez Eusebio, por el apoyo incondicional y por enseñarme que las cosas cuestan pero tienen sus recompensas. Aunque nunca se los haya dicho no olviden que los Amo con todo mi corazón.

A mis hermanos Gonzalo, Alberto y Omar por los buenos y los malos momentos a lo largo de mi vida y por compartir conmigo sus alegrías, sus hijos y su nueva familia. Los quiero mucho.

A mi tío Antonio Juárez Eusebio q.e.p.d., por enseñarme a enfrentar la vida sin tener miedo del mañana, por que éste siempre es incierto aunque nos conduzca al mismo sitio. Gracias.

A Juan Carlos Martiñón, por todos los consejos, los hermosos momentos, los regaños y por toda esa vida que deseas compartir conmigo. Te Amo.

A mis amigos de la ENEP Iztacala Paco Trujillo, Fabián Rivera y Silvia Méndez, aunque ya no estemos juntos quisiera decirles que los extraño.

A el U.V.A.N. (Juan Carlos Martiñón, Alejandro González, Angélica Simón, Esteban Pérez, Jesús Cruz, Patricia Campos, Christianne Santiago, Isaac Martiñón y Edgar Negrete), por compartir las desveladas, las confidencias, los malos entendidos, los compromisos, los enojos, en fin por dejarme ser parte de ustedes, los Quiero.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Fausto Méndez por permitirme ser parte de su equipo de trabajo y confiarme la realización del proyecto.

A la Bióloga Martha Calderón por aceptar codirigir el proyecto, por su valiosa ayuda, por compartir sus conocimientos, y sobre todo por su infinita paciencia.

A mis sinodales Tomás Villamar-Duque, Felipe Correa Sánchez y Rodolfo García Collazo por sus acertadas correcciones para contribuir a mejorar el presente trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología Norma Manríquez, Norberto Martínez, Joan Gastón y Rubí Nelsi por su compañía y por todos los momentos compartidos, este trabajo también es de ustedes.

A Socorro Arredondo por el valioso tiempo compartido y por la confianza depositada en mí.

A todas aquellas personas que en este momento olvido, pero que saben que forman parte importante de mi vida y se encuentran en mi corazón a cada momento.

ÍNDICE

Resumen		1
Introducción		2
	Ciclos reproductores	3
	Retención de esperma	7
	Morfología oviductal	10
	Madurez sexual temprana	14
Antecedentes		17
Objetivos		20
Area de estudio		21
	Clima	22
Métodos		24
Resultados		27
	Histología oviductal	27
	Periodo de cópula	32
	Retención de esperma	35
	Madurez sexual temprana	35
Discusión		39
	Histología oviductal	39
	Periodo de cópula y retención de esperma	40
	Madurez sexual temprana	46
Conclusión		51
Anexo		53
Bibliografía		54

RESUMEN

Se describen algunos aspectos de la estrategia reproductora de una población de la lagartija vivípara *Sceloporus serrifer*. Los organismos incluidos en este trabajo fueron previamente colectados en el periodo de abril de 1999 a marzo 2000, en las localidades de Dzibichaltún, Conkal y la Carretera Mérida-Puerto Progreso, a una altitud de 5 hasta los 10 msnm.

Las gónadas de estos individuos fueron fijadas en formal al 10% y procesadas para su observación con microscopía de luz. Se realizaron cortes histológicos seriados de 29 oviductos y nueve testículos de ejemplares obtenidos en los meses de octubre-diciembre, que corresponden a los meses de máxima actividad gonadal de machos y hembras respectivamente. Se obtuvieron también secciones transversales del fémur (técnica de esqueletocronología) de 19 hembras en estados de vitelogenénesis y preñez, con el fin de determinar la edad a la madurez sexual.

Histológicamente el oviducto de *Sceloporus serrifer* es similar al descrito para otros lacertílios. Presenta tres regiones morfofuncionalmente distintas: infundíbulo, útero y vagina. Igualmente, la variación en el grado de hipertrofia oviductal está asociada al estado reproductor de los organismos, como ha sido ampliamente descrito en este grupo.

La observación de espermatozoides en el lúmen de la región vaginal de hembras vitelogénicas y la presencia de machos reproductivamente activos durante el periodo de octubre a diciembre, constata la ocurrencia de copulas. Por lo anterior puede afirmarse que en esta población, *Sceloporus serrifer* se reproduce de manera sincrónica. Sin embargo, no hay una concordancia entre lo observado a nivel macro y microscópico, pues los machos, pues permanecen reproductivamente activos cuando los valores del ISG (Índice somático gonadal) reflejan un estado de regresión.

Por otra parte, el encontrar espermatozoides particularmente arreglados en el fondo de pliegues en la región anterior de la vagina, sugiere la posibilidad de retención espermática, al menos durante la temporada de reproducción. Esta retención puede estar relacionada con fenómenos de competencia espermática.

Al relacionar la edad de las hembras y su condición reproductora se encontró que *Sceloporus serrifer* presenta madurez sexual temprana, y que la primera cópula ocurre a los seis meses de edad, situación que no coincide con las categorías de las tablas de historias de vida propuestas para lacertílios, si se tiene en cuenta el modo reproductor de la especie.

Adicionalmente, la relación positiva entre el tamaño de las hembras, la edad y el tamaño de la camada es congruente con lo observado para otros lacertílios, aunque se resalta la presencia de ejemplares que revelan aparentemente la existencia de diferencias en la tasa de crecimiento intra sexo.

Finalmente, los resultados aquí obtenidos revelan aspectos de importancia en la reproducción de una lagartija vivípara de distribución tropical como lo es *Sceloporus serrifer*. Particularmente, la no concordancia entre los patrones de actividad reproductora determinados a distintos niveles: macro y microscópico, señalan la necesidad de emplear herramientas histológicas para caracterizar con certeza el patrón reproductivo de las especies. Además, cabe resaltar que son varias las preguntas que arroja este estudio, por lo que la biología reproductiva de esta especie ofrece un campo abierto a la investigación.

INTRODUCCIÓN

Las historias de vida comprenden todos los aspectos del ciclo de vida de un animal desde la concepción hasta la muerte (Zug, 1993), y están representadas por las características que afectan profundamente su fecundidad y sobrevivencia, tales como la edad y talla a la madurez sexual, la frecuencia de la reproducción, el tamaño de puesta o camada, el tamaño de huevos y/o crías; así como la sobrevivencia de los estadios de vida (Roff, 1992; Sterns, 1992).

De acuerdo con Tinkle (1970) las estrategias reproductoras también forman parte de la estrategia de vida de una especie y pueden variar dentro de los diferentes taxa de lacertilios. Algunos presentan madurez sexual temprana, una vida corta y una alta fecundidad, son ovíparas generalmente y con puestas pequeñas por estación reproductiva, presentándose en ambientes templados y tropicales; mientras que otras presentan madurez sexual tardía, viven por varios años como adultos reproductores, tienen una sola nidada por estación reproductiva con un número grande de crías, son principalmente vivíparas y de ambientes templados.

Por otra parte, Dunham *et al.* (1988), con base en la frecuencia de la reproducción; mencionan que cuando hay una sola puesta o parto por estación reproductora, la madurez sexual es tardía en ambos modos reproductivos (ovíparas y vivíparas) mientras que, cuando se presentan múltiples nidadas la

madurez sexual es temprana y ésta ocurre generalmente en el modo reproductor ovíparo.

Sin embargo, no todas las especies pueden ser incluidas en una u otra de las estrategias propuestas, ya que por ejemplo hay especies vivíparas con madurez sexual temprana (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998).

I. CICLOS REPRODUCTORES

Los ciclos reproductores en lacertilios, se han clasificado en dos patrones principales de acuerdo a la temporada de actividad reproductiva (Fitch, 1970):

1) Estacional o cíclico, donde las especies evitan las condiciones ambientales extremas para reproducirse, observándose una marcada actividad reproductora tanto de machos como hembras en una o dos estaciones definidas durante el año. Las especies que presentan este ciclo se encuentran en latitudes templadas y tropicales.

Entre las lagartijas de ambiente templado se encuentran dos distintos variantes:

a) El primaveral, en el que las hembras y los machos exhiben el máximo desarrollo gonadal en esta época, con el subsecuente cortejo, apareamiento y oviposición o parto durante el verano o principios del otoño (Fitch, 1982). Algunas de las especies ovíparas que presentan este patrón son, *Sceloporus aeneus* (Manríquez-Morán, 1995), *S. orcutti*, *S. spinosus* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988), *S. graciosus* (Fitch, 1970) y las especies vivíparas *Lacerta vivípara* (Xavier, 1982),

Gerrhonotus coeruleus (Stewart, 1979-1985), *Phrynosoma douglasi* (Vitt, 1973); *Eumeces fasciatus* (Zug, 1993) y *Xantusia vigilis* (Miller, 1951) entre otras.

b) El otoñal, en donde los eventos tales como ovulación, cortejo apareamiento y fertilización se dan en los meses otoñales, el desarrollo embrionario se lleva a cabo en los meses invernales y generalmente el parto ocurre en la primavera, coincidiendo con la temporada de lluvias y mayor cantidad de alimento. En México dicha actividad ha sido registrada en tres familias de lacertilios: Phrynosomatidae (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993), Scincidae (Guillette, 1983) y Anguidae (Guillette y Casas-Andreu, 1987). Algunas de las especies que la presentan son *Sceloporus jarrovi* (Goldberg, 1970), *S. cyanogenys*, *S. grammicus* (Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1992), *S. poinsetti* (Ballinger, 1973), *Eumeces copei* y *Barisia imbricata* (Guillette y Casas-Andreu, 1980). Cabe señalar que el patrón otoñal fue descrito por primera vez en la lagartija vivípara *S. jarrovi* (Goldberg, *op. cit.*) por lo que se ha sugerido como un modo reproductor común para especies vivíparas (Guillette y Sullivan, 1985; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998a).

2) No estacional o acíclico, muestra dos patrones generales: las especies que se reproducen durante todo el año como *Leiolopisma rhomboidalis* (Lich, 1984) y *Barisia monticola* (Vial y Stewart, 1985) en las cuales, según estudios macroscópicos y microscópicos, los machos presentan una continuidad reproductora, es decir una espermatogénesis activa durante todo el año

(Hernández-Gallegos *et al.*, 2002), en las que la actividad reproductora intrasexo es asincrónica, de manera que la población es reproductora todo el tiempo, aunque no todos los organismos lo sean, como ocurre en *Sceloporus bicanthalis* (Manríquez-Morán, 1995).

Las especies con reproducción estacional y asincrónica tienden a ser de distribución tropical (Fitch, 1982).

Teniendo en cuenta el momento en que las hembras y los machos son reproductivamente activos, pueden describirse dos fenómenos importantes en los ciclos reproductores:

a) Sincronía reproductiva de las especies, la cual ocurre cuando la espermatogénesis y la ovogénesis coinciden en tiempo en ambos sexos (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993). En el género *Sceloporus* este fenómeno se presenta tanto en especies vivíparas como ovíparas. En las especies vivíparas como *S. malachiticus* (Marion y Sexton, 1971) y *S. torquatus* (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993) en donde el cortejo, apareamiento y ovulación ocurren durante el otoño, observándose la preñez en el invierno y nacimiento de crías en primavera (Guillette y Méndez-de la Cruz 1993; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998 a). En las especies ovíparas generalmente las hembras y los machos presentan una ovulación y espermatogénesis primaveral y el nacimiento de las crías se da en verano (Fitch, 1970).

b) Asincronía reproductiva, donde los machos y las hembras alcanzan su máxima actividad gonádica en diferentes épocas del año (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988). En elevaciones moderadas y latitudes tropicales los machos de algunas especies de *Sceloporus* están activos (presentan espermatogénesis y máximo volumen testicular) durante la primavera y verano, mientras que la ovulación de las hembras toma lugar durante el otoño, la gestación ocurre en el invierno, seguida por el nacimiento de crías en la primavera siguiente (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998), lo cual refleja una clara asincronía entre sexos. *S. grammicus*, *S. palaciosi* (Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz, 1998) y *S. mucronatus* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988) son especies del género en las que se observa este fenómeno.

II. RETENCIÓN DE ESPERMA

Cuando se presenta asincronía reproductiva, los machos o las hembras tienden a retener el esperma como un mecanismo que les garantice el éxito reproductor (Rahn, 1940; Cuellar, 1966b; Saint-Girons, 1975; Adams y Cooper, 1988). De acuerdo con Rahn (*op. cit.*), la función de guardar esperma "pudiera ser un factor que asegura la fertilización de los huevos, no importando el tiempo de la ovulación". La duración de la retención del esperma en reptiles varía de un mes como en *Eumeces egregius*, 30 días (Schaefer y Roeding, 1973); *Moloch horridus*, 70 días (Philipp, 1979), *Uta stansburiana*, 81 días (Cuellar, 1966a), *Thamnophis sirtalis*, 90 días (Ranh, 1940; Halper *et al.*, 1982), *Chelonia mydas*, 110 días (Ulrich y Parkes, 1978), *Sphenodon punctatus*, 183 días (Gabe y Saint Girons, 1965), *Conolophus subcristatus*, 365 días (Werner, 1982), a varios años, como por ejemplo en *Chamaleo ellioti*, 540 días (Lepstein, 1989), *Terrapene carolina*, 1460 días (Ewing, 1943), *Agkistrodon piscivorus*, 1825 días (Schuett, 1992), y *Acrochordus javanicus*, 2555 días (Magnusson, 1979) (ver Birkhead y Moller, 1993).

La retención del esperma puede presentarse en dos momentos distintos, antes (pre-cópula) y después (post-cópula) del apareamiento. En el evento Pre-cópula, es el macho el que retiene el esperma, como ocurre en la serpiente de la especie *Boiga irregularis* en donde el esperma es almacenado en los ductos deferentes (Bull *et al.*, 1997) y en el lacertilio *Niveoscincus ocellatus* el cual retiene esperma en los túbulos del epidídimo (Jones *et al.*, 1997) entre otros. El evento

Post-cópula ha sido el mejor documentado, en este caso la hembra retiene el esperma en túbulos especializados llamados receptáculos seminales (Saint-Girons, 1975). Generalmente estas estructuras se localizan en la vagina anterior y algunas veces se localizan en el infundíbulo (Saint-Girons, *op.cit.*; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1992; Blackburn, 1998).

Los receptáculos seminales han sido registrados en varias especies de reptiles:

- a) En cuatro familias de serpientes (Ranh, 1940; Fox, 1956; Saint-Girons, 1957, 1959, 1962; Fox y Dessauer, 1962; Pisani y Bothner, 1970).
- b) En camaleones: *Chamaleo basiliscus*, *C. chamaleon*, *C. lateralis* (Saint-Girons, 1962).
- c) En iguánidos (Fox, 1963; Cuellar, 1966b).
- d) En algunos eublepharidos y gecónidos (Cuellar, *op. cit.*).
- e) En tortugas (Hattan y Gist, 1975).

En la mayoría de estos casos los receptáculos se localizan en la vagina (Fox, 1956; Cuellar, 1966a; Server y Hamlett, 2002) aunque se ha visto que en algunas serpientes como *Thamnophis sirtalis* el esperma es guardado en la zona del infundíbulo (Blackburn, 1998). Asimismo, en tortugas, la primera descripción de un receptáculo de esperma se hizo en *Terrapene carolina* por Hattan y Gist (*op. cit.*). En esta especie se encontraron algunas glándulas de albumen en la región del tubo que sirven también de receptáculos seminales (Gist y Jones, 1987).

En el género *Sceloporus* se ha reportado retención de esperma en la parte anterior de la vagina, en las especies vivíparas *S. grammicus* (Villagrán-Santa Cruz, *et al.*, 1992), *S. palaciosi* (Méndez-de la Cruz, *et al.*, 1988), y *S. mucronatus* (Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz, 1998) que presentan un ciclo reproductor asincrónico, estas dos últimas del grupo *torquatus*, al cual pertenece *S. serrifer*.

Se desconoce si las hembras de *Sceloporus serrifer* presentan también estas estructuras para almacenamiento de esperma, o si son los machos quienes lo almacenan en sus conductos. Cualquiera de estas situaciones se esperaría si se tiene en cuenta que la especie presenta un ciclo reproductor asincrónico según Rivera-Morales (2001).

III. MORFOLOGÍA OVIDUCTAL

La anatomía microscópica del tracto reproductor en las hembras de los escamados ha sido descrita en trabajos que datan desde finales de 1800 (Giacomini, 1893; Fox, 1977). En estos organismos, los oviductos cumplen la función de fertilización, retención de esperma, transporte de huevos, formación de cáscara de huevo, manutención temprana del embrión y la expulsión del huevo o el embrión. En las formas vivíparas el útero también contribuye a la placentación, que es responsable del intercambio de gases y nutrientes para proveer al embrión (Blackburn, 1998).

Los estudios publicados de anatomía microscópica del oviducto de escamados revelan un patrón común entre las especies. El tracto reproductivo de Phrynosomatidae es relativamente generalizado y similar a la mayoría de las lagartijas tanto vivíparas como ovíparas (Blackburn, 1998). El oviducto consiste de tres regiones morfofuncionales principales: el infundíbulo, el útero y la vagina, y a su vez cada una de estas regiones contienen tres capas generales que son: el epitelio, la lámina propia y la musculatura externa (Blackburn, *op.cit.*).

El infundíbulo, se encarga de captar a los huevos ovulados, posteriormente, en el útero, los huevos son albergados durante la gravidez y la preñez y, en los escamados ovíparos, esta región es quien forma la cáscara del huevo y sirve como el sitio para el desarrollo temprano antes de la oviposición. Finalmente el oviducto forma una vagina recta que progresivamente tiene paredes más gruesas

y está cerca de la cloaca. Es en esta región donde se ha observado que ocurre retención del esperma en distintas especies de *Sceloporus* (Blackburn, *op. cit.*).

I. HISTOLOGIA DEL OVIDUCTO

El epitelio consiste típicamente de una sola capa de células que para los escamados es columnar, dependiendo de la región y el estadio reproductivo. Algunas células epiteliales sostienen a los cilios (Blackburn, 1985; Ghiara *et al.*, 1987; Palmer *et al.*, 1993; Girling *et al.*, 1997). La lámina propia consiste en una densa capa de tejido conectivo irregular con abundantes fibras de colágena, así como fibroblastos, matositos y ocasionalmente macrófagos; vasos sanguíneos y glándulas multicelulares son encontrados también; mientras que la musculatura externa varía en grosor dependiendo de la región de la que se trate.

I. Infundíbulo

Histológicamente el infundíbulo aparece como una región de capas muy delgadas con pliegues irregulares de mucosa. Durante la vitelogénesis y gravidez temprana, el lumen típicamente es una línea de epitelio simple y células columnares cúbicas, muchas de ellas con algunos cilios. El núcleo de las células epiteliales puede permanecer central o basal dependiendo de la especie. Las glándulas unicelulares han sido reportadas en algunas especies, mientras que en otras la parte anterior del infundíbulo es aglandular (Boyd, 1942; Saint Girons, 1957; Christiansen, 1973; Picariello *et al.*, 1989 y Palmer *et al.*, 1993). La lámina propia es muy delgada y pobremente vascularizada y la musculatura externa también.

II. Útero

En las formas vivíparas, el desarrollo fetal es completado en el útero, el cual contribuye con la placenta al sostén del embrión. Durante la estación reproductora, el útero no grávido es una línea de epitelio, de células simples ciliadas o no y usualmente columnares o cuboidales (Fox, 1956; Fox y Dessauer, 1962; Botte, 1973; Ortiz y Morales, 1974; Picariello *et al.*, 1989; Perkins y Palmer, 1996; Blackburn y Callard, 1997). La lámina propia uterina es vascularizada y comúnmente contiene matositos (Uribe *et al.*, 1988; Blackburn *et al.*, 1998). En especies ovíparas, las glándulas activas son llenadas con gránulos secretorios que son descargados mientras el huevo está presente (Botte, 1973; Ortiz y Morales, 1974; Guillet *et al.*, 1989; Perkins y Palmer, 1996) y han sido conocidas como las que forman la cáscara del huevo (Giacomini, 1893; Giersberg, 1922; Weekes, 1927; Jacobi, 1936). Las capas de la mucosa uterina tienen varios pliegues y la capa del músculo es más gruesa que en el infundíbulo.

III. Vagina

Las células epiteliales de la vagina son cuboidales o columnares y algunas sostienen cilios. Las células secretorias son comunes (Boyd, 1942; Fox, 1956; Uribe *et al.*, 1988) pero aparentemente no han sido encontradas en todas las especies (Giersberg, 1922; Fox y Dessauer, 1962). Es de pared gruesa debido a que la lamina propia y la musculatura externa están bien desarrolladas y fuertemente delineadas en forma de capas circulares y longitudinales. El esperma puede ser guardado entre estos pliegues de la mucosa hasta por periodos

prolongados, o bien en algunos túbulos ciliados que surgen como evaginaciones de la mucosa (Howarth, 1974; Saint-Girons, 1975). (Ver Blackburn, 1998).

IV. MADUREZ SEXUAL TEMPRANA

El género *Sceloporus* cuenta con aproximadamente 30 especies vivíparas (Guillette *et al.*, 1980) y en algunas de estas especies se presenta uno de los aspectos más interesantes dentro de las historias de vida de los lacertilios que presentan este modo reproductor, ya que se ha registrado madurez sexual temprana para algunas de estas especies como *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980), *S. jarrovi* (Ballinger, 1973), *S. megalepidurus* (González-Ruiz, 1991), *S. torquatus* (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993) y *S. bicanthalis* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1995). Lo anterior genera conflicto con los patrones propuestos sobre la historia de vida de los lacertilios. Tinkle *et al.*, (1970) y Dunham *et al.*, (1988) relacionan la viviparidad con la madurez sexual tardía y la oviparidad con la madurez sexual temprana. Dunham *et al.*, (1988), mencionan que la madurez sexual de los lacertilios se alcanza desde los 5.5 hasta los 30 meses de edad y consideran que las especies ovíparas maduran más tempranamente que las vivíparas (14.9 vs. 17.9 meses de edad respectivamente).

De acuerdo con Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz (1998), el que algunas especies vivíparas de *Sceloporus* puedan presentar madurez sexual temprana "pudiera darse como un aprovechamiento de la época de mayor cantidad de alimento (promovido por las lluvias) y de una segunda fase de estimulación que permite crecer e iniciar la reproducción tempranamente".

En el género *Sceloporus* se han registrado diferencias en la proporción de hembras que alcanzan una talla de madurez sexual temprana, por ejemplo, el 60% de las hembras en *S. jarrovi* alcanzan la madurez sexual y son fecundadas entre los 6 y 7 meses después del nacimiento (Ballinger, 1973), mientras que en *S. megalapidurus* el 100% de las hembras son fecundadas y alcanzan la madurez sexual también entre los 6 y 7 meses de edad (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1995).

Para establecer la edad de las especies en zonas templadas y organismos que se presentan en ambientes estacionales se ha recurrido a la esqueletocronología u observación de anillos de crecimiento en los huesos de los individuos. Estos anillos o LAG's (Lines of Arrested Growth, siglas en Inglés), representan un ciclo anual de osificación y esta característica es evidente en el tejido óseo (en los huesos largos, como el húmero y el fémur, y también en las falanges) (Smirina, 1972; Castanet *et al.*, 1977; Castanet y Roche, 1981; Guyetana *et al.*, 1984; Francillon y Castanet, 1985 y Echeverría y Filipello, 1988). Este crecimiento es isodimensional, es decir que se desarrolla a igual velocidad en todas direcciones y se manifiesta como un depósito de capas óseas de distinto grosor (Amprino, 1947). La formación de las marcas esqueletarias pueden deberse a la influencia de factores endógenos y exógenos que actúan sobre el animal (Castanet, 1974; Castanet *et al.*, 1977). La esqueletocronología nos permite investigar el crecimiento activo y la maduración por cortos periodos, y aún con periodos alternados, cuando el crecimiento es muy lento (Castanet, 1978).

En lacertilios la mayor parte de los estudios sobre la biología reproductora, talla y edad a la madurez sexual, se han concentrado en las especies de las zonas templadas, revelando la existencia de una gran diversidad en características tales como fecundidad y frecuencia reproductiva (James y Shine, 1985), y son pocos los estudios realizados con las especies que habitan zonas tropicales. Por esta razón, el establecimiento del período de cópula, la edad a la madurez sexual y el patrón de almacenamiento de esperma en una especie vivípara de distribución tropical, como es *Sceloporus serrifer* provee de información valiosa sobre las estrategias reproductoras de los lacertilios.

ANTECEDENTES

El género *Sceloporus* se distribuye desde el sur de 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%), se reproducen de manera estacional o continua (Méndez-de la Cruz, 1998) y presentan indistintamente eventos de sincronía y asincronía en la reproducción.

En la península de Yucatán habitan cinco especies de *Sceloporus*, *S. teapensis*, *S. cozumelae*, *S. chrysostictus*, *S. lundelli* y *S. serrifer* (Lee, 1996). De éstas *S. lundelli* (*op.cit.*) y *S. serrifer* (Rivera-Morales, 2001) son vivíparas. *S. serrifer* es una especie perteneciente a uno de los cinco grupos de especies vivíparas del género, el grupo *torquatus*, el cual está constituido por trece especies (Wiens y Reeder, 1997) (Fig. 1).|

La mayoría de las especies de este grupo son de hábitos saxícolas y habitan regiones templadas en altas y medianas elevaciones y sólo tres especies (*Sceloporus cyanogenys*, *S. presygyus* y *S. serrifer*) han invadido las zonas de bajas elevaciones (Guillette *et al.*, 1980). *S. serrifer* habita en zonas tropicales, distribuyéndose en regiones de bajas y medianas elevaciones del sur de Tamaulipas, este de San Luis Potosí, Veracruz, Chiapas, Yucatán, Belice y Guatemala (Sites *et al.*, 1992).

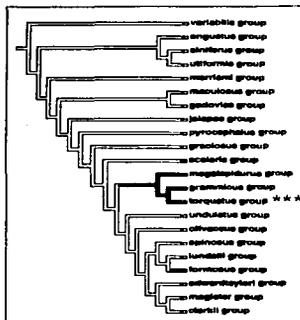


Figura 1. Filogenia de *Sceloporus*. Los clados de los grupos vivíparos están resaltados en negro, indicándose el grupo *torquatus* (***) al cual pertenece *Sceloporus serrifer* (Tomado de Wiens y Reeder, 1997).

De acuerdo con Rivera-Morales (2001), el ciclo reproductor de esta especie es estacional y asincrónico. Los machos presentan su máxima actividad (máximo volumen y masa testicular basado en el Índice Somático Gonadal, ISG) en el mes de octubre con la subsecuente regresión testicular a partir del mes de noviembre caracterizada por una disminución en el ISG, mientras que en las hembras el máximo pico de vitelogénesis se presenta en diciembre, mes en el que ocurre la ovulación. A diferencia de los machos, en las hembras el inicio de la vitelogénesis coincide con el fin de la temporada de lluvias (finales de septiembre, principios de octubre), la ovulación y la fertilización ocurren a finales del mes de diciembre,

indicando que la máxima actividad gonadal ocurre a inicios del invierno y la preñez se lleva a cabo durante los meses invernales y a principio de la primavera (enero-abril), cuando se registran los valores más bajos de la temperatura, mientras que el nacimiento de crías ocurre en la segunda semana de abril, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias. Cabe señalar que según el mismo estudio existe sincronía intra-sexo en la especie, ya que tanto machos como hembras, inician su actividad reproductora al mismo tiempo.

La talla mínima a la madurez sexual registrada para las hembras de esta especie es de 76 mm. de longitud hocico cloaca (LHC), que corresponde a las hembras más pequeñas que presentaron folículos vitelogénicos. En el caso de los machos, la talla mínima es de 77 mm. de LHC, que corresponde al macho más pequeño con presencia de espermátidas en etapa de espermiogénesis (Rivera-Morales, 2001).

OBJETIVOS

I. OBJETIVO GENERAL

Describir algunos aspectos sobre la estrategia reproductiva de *Sceloporus serrifer*, como son el patrón de almacenamiento de esperma y la edad a la madurez sexual en las hembras de esta especie.

II. OBJETIVOS PARTICULARES

- i.* Determinar si se presenta almacenamiento de esperma en las hembras (post-cópula) o en los machos (pre-cópula) de *Sceloporus serrifer*.
- ii.* Realizar una descripción histológica general del oviducto de *Sceloporus serrifer*.
- iii.* Identificar histológicamente la región donde el esperma es almacenado.
- iv.* Precisar el periodo de cópula en la especie *Sceloporus serrifer*.
- v.* Corroborar la edad a la madurez sexual en las hembras de *Sceloporus Serrifer*.

ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras utilizadas en este estudio fueron empleadas en el estudio de Rivera-Morales (2001). Los ejemplares colectados por este autor fueron provenientes de las cercanías de la ciudad de Mérida, al noroeste del estado de Yucatán, en las localidades de Dzibilchaltún (zona arqueológica) ($21^{\circ} 05' 55''$ N, $89^{\circ} 35' 17''$ W), carretera Mérida-Progreso ($21^{\circ} 05' 02''$ N $89^{\circ} 38' 09''$ W), en el municipio de Conkal ($21^{\circ} 03' 38''$ N, $89^{\circ} 31' 43''$ W), y norte de Mérida ($21^{\circ} 02' 20''$ N, $89^{\circ} 37' 12''$ W), con una altitud sobre el nivel del mar de entre 5 y 10 metros (Dutch, 1988; Rivera-Morales *Op. cit*) (Fig. 2).

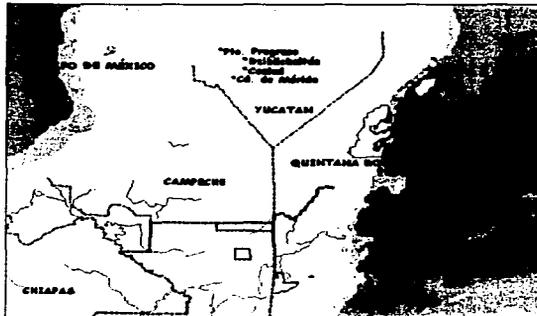


Figura 2. Mapa de la Península de Yucatán, donde se señalan las localidades de las que provienen los ejemplares de *Sceloporus serrifer* empleados en este estudio.

CLIMA

De acuerdo con Köppen, modificado por García (1973), la península de Yucatán presenta un tipo de clima Aw (Caliente sub-húmedo con lluvias en verano) aunque en la región del noroeste donde se localizan las áreas de estudio se presenta en su mayor parte el subtipo Aw^o (j')g que se distingue por sus temperaturas medias mensuales a través del año. También describe climatológicamente el área de origen de los ejemplares de *Sceloporus serrifer* como una región de clima cálido sub-húmedo con lluvias en verano y una marcada sequía en la mitad caliente del año (canícula).

De acuerdo con Dutch (1988), los datos anuales son: de temperatura media 26.8 °C y precipitación de 984.4 mm., con una marcada estacionalidad entre la temporada de secas en primavera y fuertes lluvias en verano, presentando los máximos valores de temperatura promedio de 29.5 °C en el mes de mayo y los valores mas bajos de 23.4°C en el mes de enero, así como una precipitación máxima promedio de 186.9 mm. en el mes de septiembre y una mínima de 15.8 mm. en el mes de marzo.

La precipitación está dada principalmente por la circulación de corrientes marinas de verano, en esta época, la región recibe la mayor cantidad de lluvias que abarcan también parte del otoño. En casi toda la época seca (de noviembre a abril), se presenta una precipitación relativamente alta debido principalmente a la entrada de nortes, los cuales aportan aproximadamente el 30% de lluvia anual; en

la época húmeda se registra el 70% de precipitación (Flores y Espejel, 1994) (Fig. 3).

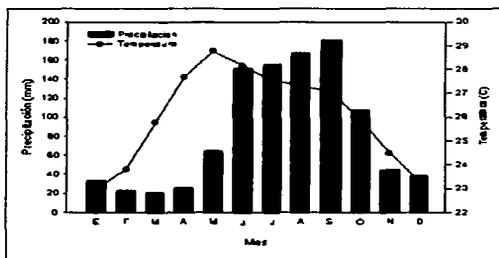


Figura 3. Muestra la variación de temperatura y precipitación a través del año. Tomado de Rivera-Morales (2001).

MÉTODOS

Se trabajó con 50 organismos de la especie *Sceloporus serrifer* de los cuales 41 fueron hembras y nueve fueron machos. Estos ejemplares fueron previamente colectados en la península de Yucatán (Zona arqueológica de Dzibilchaltún, en el Km. 13-15 de la carretera Mérida-Progresso, aproximadamente entre 5 y 10 msnm), durante el periodo de Abril de 1999 a Marzo del año 2000, con un promedio de nueve organismos colectados mensualmente (el número total de organismos colectados fue de 100). Estos ejemplares fueron empleados para describir el ciclo reproductor por Rivera-Morales (2001), quién utilizó el parámetro de Índice Somático Gonadal (ovárico y testicular) de acuerdo con Guillette y Casas-Andreu (1980). En el presente estudio se tuvo en cuenta la clasificación de los ejemplares por estadio reproductor realizado por Rivera-Morales (*op. cit.*).

Este autor dividió a las hembras en tres estadios reproductivos: previtelogénicas (cuando los folículos previtelogénicos se encuentran translúcidos y blanquecinos), vitelogénicas (cuando los folículos están opacos y amarillentos) y preñadas (si se presentaban embriones oviductales). Los machos a su vez fueron clasificados como inmaduros, reproductores y no reproductores de acuerdo con el tamaño y la apariencia de los testículos y epididimo.

Los oviductos y los testículos previamente extraídos y fijados en alcohol al 70%, fueron procesados para su estudio histológico. Las muestras se deshidrataron en alcohol a diferentes concentraciones (80%, 96%, 100%, y OH-

Xilol), se aclararon en xilol, y se incluyeron en parafina. Se realizaron cortes seriados de 6 micras de grosor, los cuales se tiñeron con el riel de Hematoxilina y Eosina, según el método de Humason (1979).

La descripción histológica general del oviducto se realizó con microscopio óptico, para lo cual se emplearon dos hembras pre-vitelogénicas y dos en estado vitelogénico.

Se revisaron los oviductos de 29 hembras, 18 pre-vitelogénicas de los meses de julio, agosto y septiembre y 11 vitelogénicas de los meses de octubre, noviembre y diciembre, con el fin de determinar la presencia de espermatozoides y su ubicación en el oviducto. Asimismo se observaron los testículos y ductos de nueve machos de los meses de octubre, noviembre y diciembre, época que coincide con el pico de ISG de testículos y con el periodo de vitelogénesis. Los testículos se clasificaron como testículos activos (en espermiogénesis), testículos en regresión temprana (que poseen reservas de espermatozoides en los túbulos, pero sin espermiogénesis), y testículos en regresión tardía (sin espermiogénesis ni espermatozoides en la luz de los túbulos, únicamente con espermatogonias).

La edad de las hembras se estableció con base en estudios de esqueletocronología, para lo cual se ocuparon los fémures de siete hembras en estadio de vitelogénesis y copuladas y 12 hembras preñadas. De acuerdo con esta técnica, el fémur del animal previamente extraído y fijado en alcohol al 70%,

fue descalcificado en ácido nítrico con una concentración que varió del 5 al 10% (dependiendo del tamaño del fémur) (Castanet, 1978). Posteriormente las muestras se prepararon para su observación al microscopio óptico siguiendo la técnica normal de inclusión y coloración según Humanson (1979). Los huesos fueron embebidos en parafina, cortados serialmente con aproximadamente 10 micras de grosor y teñidos con Hematoxilina de Ehrlich y Eosina.

La información obtenida fue relacionada con los eventos reproductivos del ciclo y con la edad de las hembras con el fin de establecer el periodo de cópula, patrón de almacenamiento de esperma y la edad a la madurez sexual de la especie.

Para establecer si había una relación entre el tamaño de la hembra (LHC) y la edad de las mismas se aplicó un análisis de correlación de *Spearman* con un nivel de significancia del 0.05; así mismo, esta prueba fue utilizada para observar si se registraba una relación entre el número de embriones y la edad de las hembras de *Sceloporus serrifer* (Se empleó el programa STATISTICA versión 6).

RESULTADOS

1. HISTOLOGÍA OVIDUCTAL

El oviducto de *Sceloporus serrifer* se divide en tres regiones morfo funcionalmente distintas: infundíbulo, útero y vagina. En general, cada una de estas regiones se diferencia por el grosor de la pared oviductal, la altura y proporción de las células ciliadas y no ciliadas y por la presencia o ausencia de glándulas de la mucosa.

A continuación se mencionan las características histológicas de estas tres regiones en estadios de pre-vitelogénesis y vitelogénesis.

1.1. PRE-VITELOGÉNESIS

El infundíbulo en estadio pre-vitelogénico presenta una mucosa de pliegues simétricos y pequeños delimitados por una sola capa de células columnares bajas ciliadas y no ciliadas. El tejido conjuntivo subyacente forma una capa delgada que no contiene glándulas en ningún estadio reproductivo, mientras que el tejido muscular está representado por células aisladas de músculo liso por lo cual la pared infundibular aparece delgada en comparación con las otras regiones oviductales.

La mucosa del útero forma pliegues más amplios y altos hacia la luz del oviducto. El epitelio luminal es levemente más alto y presenta una menor

proporción de células ciliadas en comparación con el infundíbulo. El núcleo de las células epiteliales es de posición central o apical, y se observa una menor proporción de células ciliadas. El tejido conjuntivo se hace más abundante y alberga pocas glándulas que exhiben un lumen glandular amplio y cuyas células carecen de secreción evidente. En esta región las fibras musculares se disponen en bandas longitudinales.

La descripción de la región vaginal no incluye observaciones de la zona terminal y su comunicación con la cloaca, ya que no se obtuvieron muestras completas de esta región. Generalmente la mucosa vaginal se pliega más profundamente que en las zonas anteriores. El epitelio luminal es más alto que en el útero y contiene los dos tipos celulares mencionados anteriormente (ciliadas y no ciliadas). El tejido conjuntivo es abundante y no contiene glándulas. En este estado reproductivo no se encontraron espermatozoides en esta región oviductal.

1.2. VITELOGÉNESIS

La mucosa del infundíbulo continúa presentando pliegues bajos y uniformes bordeados por un epitelio luminal cilíndrico simple. Las células ciliadas son más abundantes que las no ciliadas y presentan cilios largos que se observan a manera de 'mechones', éstas células son bajas en su mayoría, presentan un núcleo central aunque generalmente éste es de posición basal. El núcleo es redondo y contiene un sólo nucleolo. De manera característica en este estado, el

citoplasma apical de las células no ciliadas protruye hacia el lumen y contiene numerosas vesículas translúcidas.

Por otra parte, aunque el tejido conjuntivo es escaso, es altamente vascularizado y está soportado por una delgada capa de músculo liso que forma bandas longitudinales. (Fig. 4).



Figura 4. Infundíbulo en estadio vitelogénico (40x). Se observa el músculo (M), el tejido conjuntivo (C), la serosa (S) y el epitelio luminal (E)

En la zona del útero observamos una mucosa con pliegues anchos e irregulares bordeados por epitelio cúbico, aunque se observan algunas células columnares bajas que muestran un núcleo basal. El citoplasma apical de las

células no ciliadas es vesicular pero a diferencia de las células observadas en el infundíbulo, no protruye de manera evidente. En este estado se observa una mayor cantidad de tejido conectivo, altamente vascularizado que alberga una gran cantidad de glándulas acinares que se encuentran activas. Las células glandulares son altas cerrando por completo el lumen glandular, y contienen abundantes gránulos de secreción refringentes (no absorben ningún tipo de colorante). La capa de músculo es más gruesa y se distinguen bandas circulares, además de las longitudinales (Fig. 5).

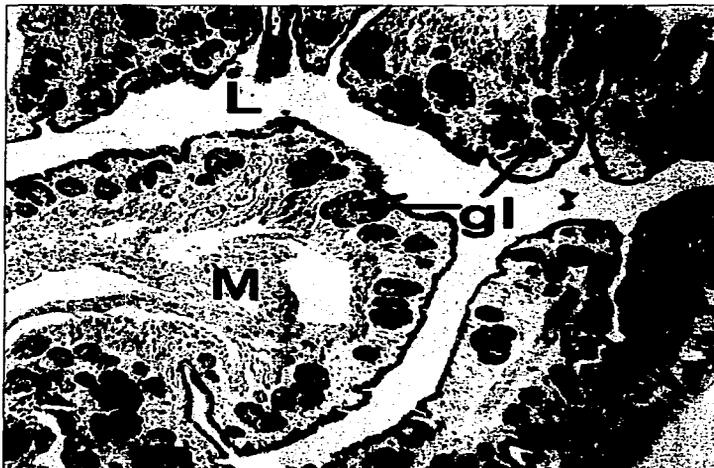


Figura 5. Se observa el útero vitelagénico (40x). Hay una gran actividad glandular (gl), se señala el músculo (M), el epitelio (E) y el lumen (L).

En la vagina la mucosa presenta pliegues profundos, los cuales se acentúan hacia la zona caudal y están bordeados por epitelio ciliado y no ciliado, este último con cilios largos y numerosos. El tejido conjuntivo es abundante y contiene hacia la región de la vagina algunas glándulas con escasa secreción. En este estado se observan grandes masas de espermatozoides en el lumen vaginal, en el fondo de los pliegues y dentro del lumen glandular de algunas glándulas (Fig. 6). El tejido muscular se observa como bandas circulares y longitudinales que constituyen una pared gruesa.



Figura 6. Masas espermáticas en el lumen vaginal al fondo de pliegues (100x). Se observa el arreglo especial de los espermatozoides (ez), el epitelio luminal (E) y el lumen (L).

2. PERIODO DE CÓPULA

Según la evidencia histológica, de un total de 29 hembras provenientes de los meses de julio a diciembre sólo 10 hembras vitelogénicas de los meses de octubre, noviembre y diciembre presentaron varias masas de espermatozoides tanto en el lumen vaginal como en el fondo de pliegues reflejando eventos de cópula reciente. Cabe anotar que las hembras del mes de octubre presentaban vitelogénesis temprana mientras que las de noviembre y diciembre estaban en vitelogénesis avanzada, aspecto que se ilustra en la variación del ISG descrito por Rivera-Morales (2001) (Fig. 7). De las muestras del oviducto de uno de los ejemplares de octubre no se obtuvo vagina, por lo cual no se incluye información alguna sobre la presencia de espermatozoides para este individuo.

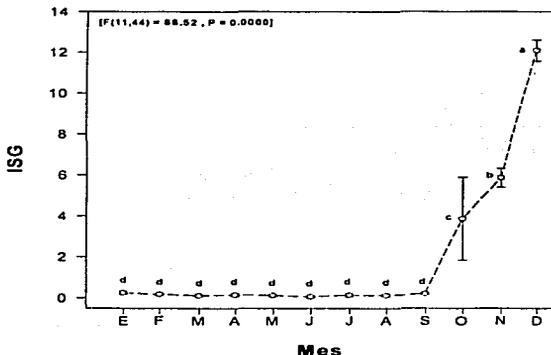


Figura 7. Variación en el ISG de hembras de *Sceloporus serrifer*. Tomado de Rivera-Morales 2001.

De acuerdo con lo anterior, las cópulas ocurren desde el mes de octubre hasta diciembre, coincidiendo con el máximo pico de actividad gonadal de los machos en octubre y el inicio de la regresión testicular en noviembre según el ciclo descrito a partir de observaciones macroscópicas (Fig. 8).

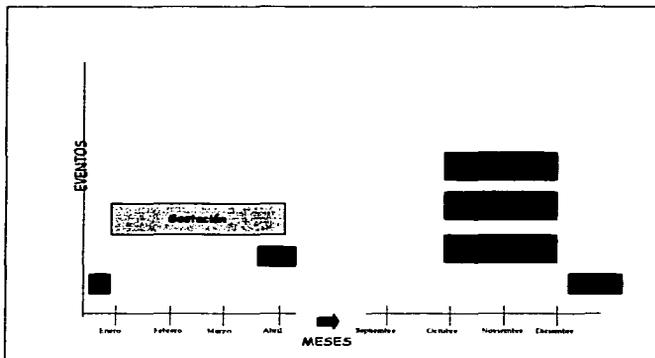


Figura 8. Se muestran los eventos reproductivos de hembras y machos a lo largo del año en la especie *Sceloporus serrifer*, observándose una sincronía en el ciclo.

Sin embargo, la observación de las secciones histológicas de los testículos y ductos de los nueve machos colectados en octubre, noviembre y diciembre, revelaron que la actividad testicular se extiende hasta este último mes (Tabla 1), cuando según Rivera-Morales (2001) ya ha ocurrido la regresión gonadal (Fig. 9).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

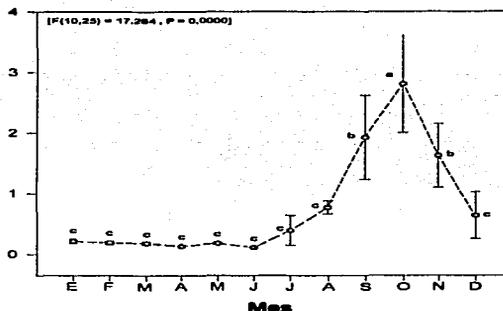


Figura 9. Variación en el ISG de machos de *Sceloporus serrifer*. Tomado de Rivera-Morales (2001).

Lo anterior confirma que el periodo de cópula en *Sceloporus serrifer* abarca los meses de octubre a diciembre, ya que se encuentran machos con testículos en espermiogénesis en estos tres meses, aunque la regresión testicular inicie a partir del mes de noviembre.

Tabla 1. Actividad testicular de los machos de *Sceloporus serrifer* de octubre a diciembre, según observación de imágenes testiculares

MES	NÚMERO DE MACHOS	ESTADIO DEL TESTÍCULO
Octubre	2	Los dos machos con espermiogénesis activa
Noviembre	4	3 machos con espermiogénesis activa 1 macho con total regresión (aunque los ductos se encuentran llenos de espermatozoides).
Diciembre	3	2 machos con regresión temprana (con reservorio de esperma en el epidídimo) 1 macho con espermiogénesis activa.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

3. RETENCIÓN DE ESPERMA

La observación de esperma particularmente arreglado en el fondo de pliegues en la región vaginal de las hembras vitelogénicas copuladas en la temporada de octubre a diciembre podría sugerir que las invaginaciones del epitelio oviductal pueden funcionar como reservorios de esperma en *Sceloporus serrifer*, si se tiene en cuenta que las hembras son copuladas desde octubre y que la ovulación ocurre hasta diciembre (Ver Fig. 6).

4. MADUREZ SEXUAL TEMPRANA

Se observaron cortes histológicos del fémur (esqueletocronología) de 19 de las 27 hembras reproductoras (vitelogénicas y preñadas), encontrándose que, de las siete hembras vitelogénicas que estaban copuladas, cinco cuentan con menos de un año de edad (71.4%) y las dos últimas hembras son mayores de dos años (28.5%), ver Anexo 1. Además, de las 12 hembras preñadas el 33.3% (n = 4) cuentan con menos de un año de edad y el 66.7% (n = 8), tienen más de un año de edad.

Lo anterior indica que la especie presenta una madurez sexual temprana puesto que las hembras menores de un año son copuladas y se encuentran preñadas en su primera temporada reproductora.

Teniendo en cuenta que los nacimientos ocurren en abril y en el mes de octubre del mismo año estas hembras ya están siendo copuladas, se estima que la primera cópula ocurre a los seis meses de vida.

Adicionalmente, de acuerdo con la distribución de los ejemplares según tamaño (LHC) y edad a lo largo del periodo reproductivo (Figuras 10 y 11), la participación de las hembras en la temporada reproductiva no parece seguir un patrón, puesto que en un mismo mes se observan ejemplares de distintas tallas y edades. Sin embargo, debe resaltarse el bajo número de individuos colectados, en especial para los meses iniciales de la temporada reproductora.

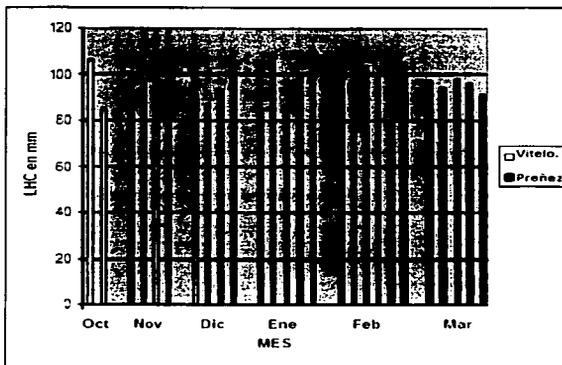


Figura 10 Se muestra la distribución de los ejemplares según su tamaño corporal y condición reproductora a lo largo de la temporada reproductora. Cada barra representa un individuo y se indica en color su estado reproductor.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

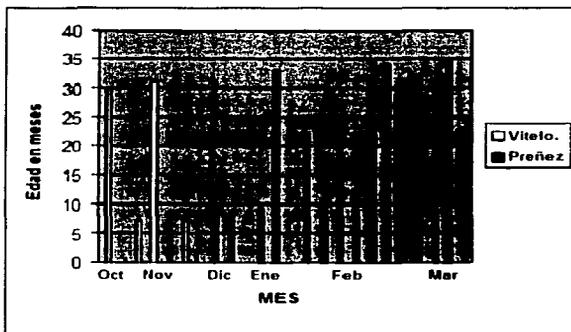


Figura 11. Se observa la distribución de las hembras, según la edad, en los distintos meses de actividad reproductora. Cada barra representa un individuo y se indica en color su estado reproductor.

Por otra parte, se observó una relación significativa entre el tamaño (LHC) y la edad de las hembras ($n = 19$, $R = 0.701549$, $P = 0.000816$), así como entre el número de embriones y la edad de las mismas ($n = 12$, $R = 0.635293$, $P = 0.026429$). Es de resaltar que aunque las correlaciones son significativas, algunos individuos no presentan relación de los parámetros analizados (Fig. 12 y 13).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

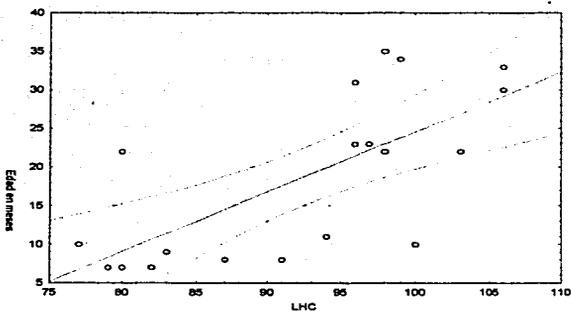


Figura 12. Correlación de la longitud hocico cloaca vs la edad de las hembras de *Sceloporus serrifer*.

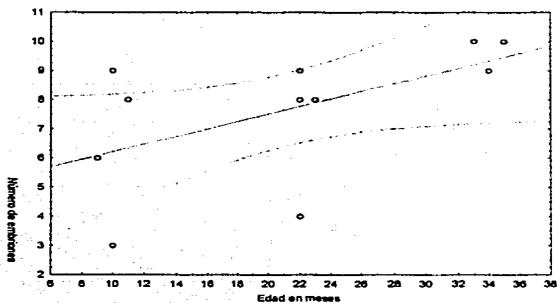


Figura 13. Correlación de la edad vs. número de embriones en *Sceloporus serrifer*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DISCUSIÓN

1. HISTOLOGÍA OVIDUCTAL

Histológicamente el oviducto de *Sceloporus serrifer* es similar al descrito para otras especies de lacertilios y consiste de un infundíbulo anterior, un útero medio y una vagina posterior (Cuellar, 1966b; Fox, 1963; Schaefer y Roeding, 1973; Howarth, 1974; King, 1977; Guillette y Jones, 1985; Blackburn, 1998). Adicionalmente, la pared oviductal presenta los mismos elementos tisulares característicos de los vertebrados en general: epitelio, lámina propia y la musculatura externa (*op. cit.*).

El oviducto de las hembras de *Sceloporus serrifer* en distinto estadio reproductor muestra que, como en otros lacertilios, se presentan cambios histológicos asociados a la condición reproductora de las hembras (Cuellar, 1966b; Blackburn, 1998). Estos cambios involucran el incremento en la vascularización, la actividad secretora del epitelio infundibular, la hipertrofia de las glándulas del útero durante la vitelogénesis, y la regresión de esta actividad en estadios no reproductivos, condición que también ha sido mencionada para otras especies de escamados y reptiles en general (Cuellar, 1966b; Palmer y Guillette, 1992; Blackburn, 1998).

Teniendo en cuenta el modo reproductor vivíparo de esta especie, resulta interesante observar que las glándulas uterinas están activas durante el periodo de vitelogénesis, pues se sabe que éstas participan en la formación de la

membrana de la cáscara del huevo de los lacertilios ovíparos (Blackburn, 1998). Sin embargo, dicha membrana se forma también en ciertas etapas del desarrollo embrionario en algunas especies vivíparas (Palmer y Guillette, 1988; Gist y Congdon, 1998; Blackburn, 1998) y en la mayor parte de los casos, ésta puede desaparecer en estados posteriores (Guillette y Jones, 1985; Picariello *et al.*, 1989; Girling *et al.*, 1997). En *Sceloporus serrifer* se desconocen las características histológicas relacionadas al desarrollo intrauterino del embrión y por lo tanto no se puede dilucidar la función de las glándulas uterinas en esta especie.

2. PERIODO DE CÓPULA Y RETENCIÓN DE ESPERMA

En las hembras de *Sceloporus serrifer* el periodo de gestación inicia a principios del mes de enero, es decir, tres meses después de que ocurre la máxima actividad testicular, de acuerdo al índice somático gonadal (ISG, Rivera-Morales, 2001). Esta observación indicaría la existencia de asincronía reproductiva en la especie, ya que los picos de máxima actividad gonadal en machos y hembras, según observaciones macroscópicas, se encuentran desfasados, condición que sugeriría la existencia de retención de esperma, ya sea en receptáculos seminales en el oviducto o el almacenamiento del mismo en los ductos de los machos (patrón de almacenamiento post-cópula y pre-cópula respectivamente).

Sin embargo, según las observaciones histológicas realizadas en este estudio, no hay total concordancia entre los estudios a nivel macroscópico y microscópico para la especie, debido a que se observaron testículos en espermiogénesis activa en los meses de noviembre y diciembre cuando de acuerdo a los datos del ISG éstos se encuentran en regresión.

Estas observaciones indican que el ciclo reproductivo de *Sceloporus serrifer* no es asincrónico como lo había concluido Rivera-Morales (*op. cit.*), ya que se encontró un macho con espermiogénesis en el mes de diciembre, cuando ocurre la ovulación, aunque cabe señalar que en este mes se colectaron solo tres machos de los cuales dos se encontraban en regresión (Ver tabla 1).

La observación de machos reproductivamente activos desde el mes de octubre hasta diciembre indica que el apareamiento tiene lugar en este intervalo. Adicionalmente la observación de grandes masas de espermatozoides luminales en la porción anterior de la vagina durante estos meses corrobora esta afirmación.

Esta información nos permite proponer varios escenarios para el evento de cópula y la posible retención de esperma en *Sceloporus serrifer*:

- 1) La ocurrencia de una sola cópula en las hembras y por lo tanto, retención del esperma por parte de las mismas hasta la ovulación (evento post-cópula), es decir, que la retención sólo ocurra dentro de la temporada reproductiva (octubre a diciembre). Esto último se sustenta con el hecho de que no se haya observado esperma oviductal en el periodo previo a la temporada de reproducción.

- 2) Cópulas múltiples desde el mes de octubre hasta el mes de diciembre con la subsecuente retención de esperma durante esta temporada y probable competencia espermática dentro del tracto reproductor de la hembra.

Este último escenario es el mejor sustentado con los resultados obtenidos en el presente trabajo, pues como ya se mencionó, las cópulas ocurren a partir de octubre, cuando las hembras se encuentran en vitelogénesis temprana y continúan así hasta la época de ovulación, por lo que es muy probable que una hembra sea copulada en más de una ocasión y que almacene el esperma de estas cópulas. Esto último se sugiere con base en la observación de espermatozoides arreglados en el fondo de algunos pliegues durante todo el periodo de cópula.

La retención de esperma es común en reptiles (Fox, 1977) y dentro del género *Sceloporus* ha sido observada en otras especies vivíparas como: *S. grammicus* (Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1992), *S. mucronatus* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988) y *S. palaciosi* (Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz, 1998). Al igual que en *S. serrifer*, en *S. grammicus* se observaron también espermatozoides arreglados en el fondo de los pliegues, lo cual se ha interpretado como retención espermática. En esta última especie, este evento ocurre durante los meses de septiembre y octubre, posterior al evento de apareamiento, el cual tiene lugar en el verano y previo a la ovulación de las hembras en el otoño, por lo que "el retraso en

la fertilización y la retención espermática serían en conjunto un fenómeno obligado para la especie" (Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1992).

Sin embargo, mientras que en *Sceloporus grammicus* el fenómeno de retención se asocia con la asincronía en la reproducción, en *S. serrifer*, de presentarse retención del esperma, probablemente este evento podría relacionarse con una posible competencia espermática, ya que como se ha mencionado anteriormente, la actividad reproductiva en esta especie es sincrónica. Cabe señalar sin embargo que los mecanismos fisiológicos de la retención espermática están pobremente comprendidos (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993).

Dentro de los lacertilios, las estructuras de retención de esperma son bastante comunes entre Chamaleonidae, Iguanidae, Gekkonidae y Eublepharidae (Jun Yi Li, 1982). Algunos autores (Jun Yi Li, *op.cit.*; Saint-Girons, 1975; Conner y Crews, 1980; Adams y Cooper, 1988; Smyth y Smith, 1968) mencionan que los mecanismos de retención han evolucionado en diferentes circunstancias:

- a) Por hábito, como una baja motilidad y comportamiento solitario, o una baja densidad y alta vagilidad. En este caso, hay una baja probabilidad de encuentro durante la estación fértil, y la retención de esperma le garantiza la fertilización.

- b) Por ciertos caracteres de historia de vida, como un bajo número de machos en la proporción sexual, alargamiento de la estación reproductiva, y un ciclo asincrónico de machos y hembras

Esta última (asincronía reproductiva), se había señalado como la principal causa para explicar la retención de esperma en la especie *Sceloporus serrifer* según Rivera-Morales (2001). Sin embargo, la observación de que el ciclo de la especie no corresponde exactamente a un ciclo asincrónico, como se ha sustentado anteriormente, nos indica que quizás la supuesta retención de esperma en *S. serrifer* no se pueda relacionar directamente con esta circunstancia. Como se sugirió en uno de los escenarios posibles para la ocurrencia de retención de esperma en la especie, esta característica podría ser el resultado de presiones de selección que favorecieron la competencia espermática.

La competencia espermática se ha observado también en otras especies como por ejemplo en *Lacerta agilis*, especie en la que varios machos inseminan a una sola hembra de manera exitosa y el esperma viable de éstos compite por la fertilización de los huevos de las hembras (Olsson *et al.*, 1994), mencionado previamente como un escenario viable para la posible retención en *Sceloporus serrifer*.

Como ya se mencionó en *Sceloporus serrifer* no se observa una relación directa entre el tamaño del testículo (ISG) y la actividad del mismo ya que el tamaño decrece cuando aún se observan machos con espermiogénesis. Esta no

correspondencia total entre el tamaño y la actividad de los machos se ha registrado para otros lacertilios, como por ejemplo en gecónidos, en los que hay un incremento en la talla de los testículos y una baja actividad en los mismos; el aumento en talla puede ser debido a la hidratación por una mayor disponibilidad de agua ya sea por precipitación y/o por medio de insectos ingeridos (Vitt, 1986). García-Collazo (1989), observó lo contrario en *Sceloporus v. variabilis*, ya que había un decremento en la talla de los testículos que presentaban espermiogénesis. Con base en sus observaciones histológicas halló que la reducción en talla podría deberse a un descenso en el número de capas celulares de los túbulos seminíferos, sin que ésto signifique atrofia testicular. Esto último puede estar ocurriendo en *S. serrifer* ya que, aunque hay una reducción significativa en los valores del ISG, aún se presenta esperma maduro tanto en túbulos seminíferos y en el epidídimo, aunque cabe mencionar que no se realizaron medidas ni conteos de capas celulares de los testículos.

Estas observaciones resaltan la necesidad de comparar los resultados de todos los ciclos reproductores descritos a partir de datos macroscópicos con la observación histológica en el caso de los machos, para tener una mayor aproximación de la actividad reproductiva de los individuos.

3. MADUREZ SEXUAL TEMPRANA

Las hembras de *Sceloporus serrifer* presentan madurez sexual temprana. La primera cópula ocurre a los seis meses de vida, pues las hembras que nacen a finales del mes de abril, participan en la temporada reproductiva en ese mismo año (octubre a diciembre). Esta información no coincide con las distintas teorías en torno a las estrategias de historia de vida de lacertilios, propuestas por Tinkle *et al.*, (1970) y Dunham *et al.*, (1988). El que *S. serrifer* sea una especie vivípara con madurez sexual temprana y una sola puesta por estación reproductiva, no permite ubicar a esta especie en las categorías propuestas por los autores anteriormente mencionadas, ya que ambos relacionan la viviparidad con la madurez sexual tardía.

La madurez sexual temprana también se ha observado en otras especies vivíparas de *Sceloporus*, como *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu, 1980), *S. jarrovi* (Ballinger, 1973), *S. megalepidurus* (González-Ruiz, 1991), *S. torquatus* (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993), *S. bicanthalis* (Manríquez-Morán, 1995) y *S. palaciosi* (Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999), lo que confirma que en algunas especies del género (*torquatus*) las estrategias de historia de vida no concuerdan con las propuestas para otros lacertilios.

Aunque en *Sceloporus serrifer* las hembras presentan madurez sexual temprana, el porcentaje de hembras menores de un año (71.4% copuladas y 33.3% preñadas) que participan en la temporada reproductiva difiere del de las hembras de mayor edad (28.6% copuladas y 69.7% preñadas). Al parecer la

mayor proporción de cópulas se presenta en las hembras menores de un año, mientras que es mayor el número de hembras preñadas mayores de un año; probablemente estos valores reflejen un sesgo por efectos de muestreo más que lo que sucede realmente en la especie, puesto que los porcentajes de cópula y preñez en hembras mayores de un año no muestra un comportamiento razonable.

De acuerdo con el orden de ocurrencia de cópulas no se observan tendencias en relación con la edad y/o el tamaño de las hembras, es decir, no son las hembras de mayor edad, ni las hembras de mayor tamaño, las seleccionadas por los machos para comenzar la temporada reproductiva; sin embargo se requeriría de un mayor número de individuos para poder confirmar este hecho, ya que el número de organismos empleados en el presente trabajo puede no ser muy representativo para sustentar estos resultados.

La relación positiva entre la talla y la edad de la hembra con el tamaño de la camada, según Rivera-Morales (2001) y lo observado en este estudio, es una condición que coincide con la regla general de escamados: a mayor edad, mayor tamaño y por lo tanto un mayor número de crías (Sites, 1982). Según ésto se esperaría que aunque se presente madurez sexual temprana en la especie, la proporción de hembras grandes y de mayor edad / hembras pequeñas y jóvenes, que participan en la temporada reproductora sea distinta de 1:1, de manera que las hembras grandes y por tanto de mayor edad participarían primero o en mayor proporción en la temporada reproductora.

Méndez-de la Cruz *et al.*, (1988), destacan que el crecimiento es importante, debido a que la tamaño de la nidada y por lo tanto los eventos reproductivos están correlacionados con el tamaño del cuerpo de las hembras, como se observa en *Sceloporus serrifer*. Sin embargo, según las pruebas estadísticas realizadas (Figuras 12 y 13) encontramos algunos casos extraordinarios que podrían deberse a la existencia de diferencias en las tasas de crecimiento de la población; aunque con la información actual no puede determinarse si estas diferencias reflejan distinto comportamiento respecto a la reproducción. Se ha observado un fenómeno similar en los machos de la especie *Urosaurus ornatus*, en la que algunos individuos se reproducen tempranamente, mientras que otros invierten la energía en el crecimiento y no en reproducirse; cabe señalar que esta diferencia en el crecimiento de los organismos de la población, favorece los mecanismos que diversifican la selección sexual en la misma (Hews *et al.*, 1997).

En conclusión, *Sceloporus serrifer* muestra un ciclo reproductivo similar al descrito para otras especies vivíparas del género *Sceloporus* con un evento reproductor sincrónico y coincide con estas especies en la época del año en la que ocurre la reproducción. Sin embargo, debe resaltarse que a diferencia de estas especies, la población estudiada de *S. serrifer* proviene de una región netamente tropical.

Al igual que en otras especies, *Sceloporus serrifer* presenta su máxima actividad gonadal en los meses de octubre a diciembre, (que corresponden a los meses otoñales en regiones estacionales), aunque las hembras continúan la vitelogénesis hasta diciembre (inicio del invierno). El patrón otoñal ha sido observado en los machos de *S. jarrovi* (Ballinger, 1973), *S. cyanogenys* (Sites *et al.*, 1992), *S. poinsetti* y *S. torquatus* Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993) especies del grupo *torquatus*. Por el contrario, aunque la máxima actividad de las hembras coincide con la época otoñal en otras latitudes, estas presentan un patrón único descrito hasta el momento para las especies vivíparas del género, ya que la ovulación ocurre a finales del mes de diciembre y la gestación es relativamente corta pues dura cuatro meses (de diciembre a mediados del mes de abril) (Rivera-Morales, 2001), mientras que en las otras especies del género excepto *S. bicanthalis* (Manríquez-Morán, 1995), la ovulación ocurre un poco antes en el otoño y por lo tanto la gestación es más larga durando hasta nueve meses. Sin embargo, a pesar de la diferencia en la duración de la gestación, las crías de *S. serrifer* nacen en la primavera, evento que coincide con otras especies del género.

El que *Sceloporus serrifer* muestre un periodo de gestación corto, podría relacionarse con las altas temperaturas que se experimentan en la región, las cuales permiten un desarrollo embrionario relativamente rápido (cuatro meses), tiempo en los que permanece gestante. Por otra parte, el nacimiento de las crías en el inicio de la temporada de lluvias, resulta favorable, pues en esta época es

cuando hay una mayor disponibilidad de alimento como ocurre en otras especies del género (Méndez de la Cruz *et al.*, 1988); o dicho de otra manera, el nacimiento de las crías al comienzo de la primavera pudiera maximizar el crecimiento neonatal y la asimilación de energía (Goldberg, 1971; Ballinger, 1973), lo que permite incrementar la supervivencia de los juveniles y a su vez les provee la ventaja de disponer de una estación de apareamiento adicional, si participan en esa primera temporada reproductiva (Guillette y Bearce, 1986).

CONCLUSIONES

- ❖ El oviducto de *Sceloporus serrifer* es similar al descrito para otros lacertilios, y consta de infundíbulo, útero y vagina.
- ❖ La morfología de las distintas capas tisulares de estas regiones varía con la actividad reproductora de los individuos, observándose una hipertrofia generalizada durante la vitelogénesis y regresión en previtelogénesis.
- ❖ Es claro que las características reproductoras macroscópicas no reflejan en este caso la actividad reproductora de la especie, pues con base en la observación histológica de secciones de testículos se constató que *Sceloporus serrifer* presenta un ciclo reproductor sincrónico, refutando la observación de un ciclo asincrónico descrito con base en el análisis de índice somático gonadal.
- ❖ De acuerdo con las observaciones aquí realizadas se define un periodo de tres meses (octubre-diciembre) en el que se da el proceso de vitelogénesis, espermatogénesis y ocurren las cópulas.
- ❖ La observación de esperma particularmente arreglado al fondo de los pliegues en la región vaginal de las hembras, sugiere la posibilidad de que se presente retención de esperma como un evento post cópula en la especie. De ser así, la competencia espermática podría ser el mecanismo que explicaría este fenómeno.
- ❖ Las hembras de *Sceloporus serrifer* presentan madurez sexual temprana, ya que son copuladas a los seis meses de edad y se observan preñadas en el periodo posterior a las cópulas.

- ❖ Al igual que como ocurre en otras especies vivíparas de *Sceloporus*, el que se presente madurez sexual temprana en *S. serrifer* confirma que en este género no es posible ubicar estas especies en las categorías propuestas por Tinkle *et al.* (1970) y Dunham *et al.* (1988), autores que relacionan la viviparidad con la madurez sexual tardía.

- ❖ La relación positiva observada entre el tamaño de las hembras, la edad y el tamaño de la camada es congruente con lo observado para otras especies. Sin embargo, debe resaltarse que en la población existen al parecer diferencias en las tasas de crecimiento intra sexo, observándose hembras jóvenes de tallas mayores que hembras de más edad. A pesar de esta relación positiva, no hay preferencias por talla y/o edad de las hembras al momento de ingresar a la temporada reproductiva, aunque cabe resaltar que la muestra puede no ser representativa de la población en este aspecto.

- ❖ La información arrojada por este estudio explica algunos de los aspectos más relevantes en la reproducción de *Sceloporus serrifer*, sin embargo, aún surgen ciertas inquietudes, como por ejemplo si efectivamente se presenta retención del esperma por parte de las hembras, y cual es el mecanismo evolutivo que mejor explica este fenómeno. También es interesante la sugerencia de que existan distintas tasas de crecimiento al interior de la población, por lo que se requiere de estudios de ecología de poblaciones. Otro tema relevante se relaciona con la reducción del periodo de gestación a cuatro meses, según lo registra Rivera-Morales (2001). Esto último representa una fuente potencial de investigación en el área de la fisiología de la reproducción, ya que muy posiblemente las tasas de desarrollo embrionario en esta especie sean notablemente distintas a las observadas en sus parientes más cercanos, los cuales presentan periodos más largos.

ANEXO No. 1

Meses	Talla de hembras	Edad en meses	Estado	Número de embriones
Octubre	106 mm	30	Vitelogénica	
Noviembre	82 mm	7	Vitelogénica	
Noviembre	96 mm	31	Vitelogénica	
Noviembre	80 mm	7	Vitelogénica	
Noviembre	79 mm	7	Vitelogénica	
Diciembre	91 mm	8	Vitelogénica	
Diciembre	87 mm	8	Vitelogénica	
Enero	83 mm	9	Preñez	6 embriones
Enero	106 mm	33	Preñez	10 embriones
Febrero	98 mm	22	Preñez	8 embriones
Febrero	77 mm	10	Preñez	3 embriones
Febrero	103 mm	22	Preñez	9 embriones
Febrero	100 mm	10	Preñez	9 embriones
Febrero	80 mm	22	Preñez	4 embriones
Febrero	99 mm	34	Preñez	9 embriones
Marzo	97 mm	23	Preñez	8 embriones
Marzo	94 mm	11	Preñez	8 embriones
Marzo	98 mm	35	Preñez	10 embriones
Marzo	96 mm	23	Preñez	8 embriones

Anexo 1. LHC, edad, condición reproductiva y números de embriones de las hembras incluidas en este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, C. S. y W. E. Cooper, Jr. 1988. **Oviductal morphology and sperm storage in the keeled earless lizard, *Holbrookia propinqua***. Herpetologica 44: 190-197.
- Amprino, R. 1947. **La structure du tissu oseux envisagé comme expresión de differences dans la vitesse de l'accouplement**. Arch. Biol. Belgique 58: 315-330
- Atsatt, S.R. 1953. **Storage of sperm in the female chameleon *Microsaura pumila pumila***. Copeia 1953:59
- Ballinger, R. E. 1973. **Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*)**. Ecology 54: 269-283.
- Birkhead, T. R. y A. P. Moller. 1993. **Sexual selection and temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals**. Biological Journal of the Linnean Society 50: 295-311.
- Blackburn, D. G. 1985. **Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia, and Ichthyosauria**. Amphib.- Reptilia, 5:259-291.
- Blackburn, D. G. 1998. **Structure, Function, and Evolution of the Oviducts of Squamate Reptiles, With Special Reference to Viviparity and Placentation**. The Journal of Experimental Zoology 282:560-617.
- Blackburn, D. G. y I. P. Callard. 1997. **Morphogenesis of the placental membranes in the viviparous, placentotrophic lizard *Chalcides chalcides* (Squamata: Scincidae)**. J. Morphol. 231:35-55.
- Blackburn, D. G., S. Kleis-San Francisco, y I. P. Callard. 1998 **Histology of abortive egg sites in the uterus of a viviparous, placentotrophic lizard, the skink *Chalcides chalcides***. J. Morphol. 235: 97-108.
- Botte, V. 1973. **Morphology and histochemistry of the oviduct in the lizard *Lacerta sicula*: The annual cycle**. Boll. Zool. 40: 315-321.

- Boyd, M. M. M. 1942. **The oviduct, foetal membranes, and placentation in *Hoplodactylus maculatus* Gray.** Proc. Zool. Soc. Lond. 112:65-104.
- Bull, Karina H., Mason Robert T. y Whittier Joan. 1997. **Seasonal testicular development and sperm storage in tropical and subtropical populations of the Brown Tree Snake (*Boiga irregularis*).** Australian Journal of Zoology 45: 479-488.
- Castanet, J. 1974. **Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* (L.)** (Ophidia, viperidae). Zool. Scr. 3: 137-151.
- Castanet, J., F. J. Meunier y A. de Ricylés. 1977. **L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes: dones comparatives et essai de synthèse.** Bull. Biol. France et Belgique 111(2): 183-202.
- Castanet, J. 1978. **Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez le lézards.** Acta Zool. (Stockh.) 59:35-48.
- Chrystiansen, J. L. 1973. **Natural and artificially induced oviducal and abarrian growth in two species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae).** Herpetologica 29: 195-204.
- Conner, J., y D. Crews. 1980. **Sperm transfer and storage in the lizard, *Anolis carolinensis*.** J. Morphol. 163: 331-348.
- Cuellar, O. 1966a. **Delayed fertilization in the lizard *Uta stansburiana*.** Copeia 1966: 549-552
- Cuellar, O. 1966b. **Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards.** J. Morphol. 119:7-20.
- Dunham, A.E., D.B. Miles y D.N. Reznick. 1988. **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. 441-552.
- Dutch, G. J. 1988. **La conformación territorial del estado de Yucatán.** Universidad Autónoma de Chapingo. Primera edición. México. 427 p.
- Ewing, H E. 1943. **Continued fertility in female box turtles following mating.** Copeia 1943: 112-114.

- Fitch, H.S. 1970. **Reproductives cycles in lizards and snakes.** Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Mics. Pub: 52:1-247.
- Fitch, H.D. 1982. **Reproductive cycles in tropical reptiles.** Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 96:1-53.
- Flores, J. S., e I. Espejel. 1994. **Etnoflora yucatanense.** Fascículo 3. Edit. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 135 p.
- Fox, W. 1956. **Seminal receptacles of snakes.** Anat. Rec. 124: 519-540.
- Fox, W. 1963. **Special tubules for sperm storage in female lizards.** Nature 198: 500-501.
- Fox, H. 1977. **The urogenital system of reptiles.** In Biology of the Reptilia, Vol. 6, pp. 1-157. Eds. C. Gans & T. S. Parson. Academic Press, New York.
- Fox, W. y H. C. Dessauer. 1962. **The single right oviduct and other urogenital structures of female Typhlops and Leptotyphlops.** Copeia 1962: 590-597.
- Gabe, M, Saint-Girons H. 1965. **Histologie de *Sphenodon punctatus*.** Centre national de la Recherches scientifique, Paris.
- García Collazo R. 1989. **Ciclo reproductivo y hábitos alimenticios de *Sceloporus variabilis variabilis* (Reptilia: Sauria; Iguanidae) en Alvarado Veracruz.** Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México.
- García, E. 1973. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen.** Instituto de Geografía. UNAM, México. 252 pp.
- Ghiara, G., F. Angetini, M Zerani, A Gobetti, G. Cafiero y V. Caputo. 1987. **Evolution of viviparity in Scincidae (Reptilia, Lacertilia).** Acta Embryot. Morphol. Exp. n.s. 8: 187-201.
- Giacomini, E. 1893. **Sull'ovidutto del Sauropsidi.** Monitor zool. Ital. 4: 202-265.
- Giersberg, H. 1922. **Untersuchungen ubre Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vogel; nebst einem Beitrag zue Fasergenese.** Zeitschr. Wissenshr. Zool. 70: 1-97.
- Girling, J. E., A. Cree y L. J. Gillette, Jr. 1997. **Oviductal structure in a viviparous New Zealand gecko, *Hoplodactylus maculatus*.** J. Morphol. 234: 51-68.

- Gist, D H, y Jones J. M. 1987. **Storage of sperm in the reptilian oviduct**, Scann Microscop 1: 1839-1849.
- Gist, D. H. y Congdon J. D. 1998. **Oviductal sperm storage as a reproductive tactic of turtles**. J. Exp Zool. 282: 526-534.
- Goldberg, S. R. 1970. **Seasonal ovarian histology of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*** COPE. J. Morph. 132: 265-276
- Goldberg, S. R. 1971. **Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi***. COPE. Herpetologica 27: 123-131.
- González-Ruiz, G. A. 1991. **Aspectos de la ecología poblacional de *Sceloporus megalepidurus megalepidurus* Smith (Reptilia: Sauria; Iguanidae), en el oriente de Tlaxcala México**. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México.
- Guillette, L. J. Jr. 1983. **Notes concerning reproduction of montane skink, *Eumeces copel***. J. Herpetol. 17: 144-148.
- Guillette, L. J. Jr. y R. E. Jones. 1985. **Ovarian, oviductal, and placental morphology of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus***. J. Morphol. 184: 85-98.
- Guillette, L. J. Jr. y D. A. Bearse. 1986. **Reproductive and fat body cycles in the lizard *Sceloporus grammicus disparilis***. Trans. Kansas Acad. Sci. 89: 31-39.
- Guillette, L. J. Jr., S. L. Fox y B. D. Palmer. 1989. **Oviductal morphology and egg shelling in the oviparous lizards *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus***. J. Morphol. 201: 145-159.
- Guillette, L. J. Jr., R. E. Jones, K. T. Fitzgerald y H. M. Smith. 1980. **Evolution of viviparity in the lizards genus *Sceloporus***. Herpetologica 43: 29-38.
- Guillette, L. J. Jr. y G. Casas-Andreu. 1980 **Seasonal variation in fat body weights of the Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus***. J. Herpetol. 15: 366-371.
- 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 G. Casas-Andreu. 1987. **The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*.** Herpetologica 43: 29-38.
- Guillette, L. J., Jr., y R. F. Méndez de la Cruz. 1993. **The reproductive cycle of the viviparous Mexican Lizard *Sceloporus torquatus*.** J. Herpetol. 27(2):168-174.
- Guillette, J. L., y F. R. Méndez de la Cruz. 1993. **The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*.** J. Herpetol. 27:168-174.
- Halpert, AP, Garskta WR, Crews D. 1982. **Sperm transport and storage and its relation to the annual sexual cycle of the female red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*.** J. Morph. 174:149-159.
- Hattan, L R, Gist D H. 1975. **Seminal receptacles in the eastern box turtle, *Terrapene carolina*.** Copeia 1975: 505-510.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F., Villagrán-Santa Cruz, M., Andrews R. 2002. **Continuos spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central México.** Herpetologica 58 (4): 415-421.
- Hews, D., Thompson, W. C., Moore, I. T. y Moore, M. C. 1997 **Population frecuencies of alternative male phenotypes in tree lizards: geographic variation and common-garden rearing studies.** Beba Ecol Sociobiol. 47: 371-380.
- Howarth, B. 1974. **Sperm storage: As a function of the female reproductive system.** In The Oviduct and Its Function. A. D. Jonson y C. W. Foley, eds. Academic Press, New York. Pp. 237-270.
- Humason, G. L. 1979. **Animal tissue techniques.** 3^{ra} ed. W. H. Freeman. San Francisco.
- Jacobi, L. 1936. **Ovoviviparie bei einheimischen Eidechsen.** Z. Wiss. Zool. 148: 401-464.
- James, C. y R. Shine, 1985. **The seasonal timing of reproduction: A tropical-temperate comparison in Australian lizards.** Oecologia 67:464-474
- Jones, S. M., Wapstra E. y Swain R. 1997. **Asynchronous Male and Female Gonadal Cycles and Plasma Steroid Concentrations in a Viviparous Lizard, *Niveoscincus***

- King, M. 1977. **Reproduction in the Australian gekko *Phyllodactylus marmoratus* (Gray).** Herpetologica 33: 7-13.
- Lee, J. C. 1996. **The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula.** Cornell University Press. Pp. 211-221.
- Lemos-Espinal, J., Geoffrey R. Smith y Royce E. Ballinger. 1999. **Reproduction in Gadow's spiny lizard, *Sceloporus godovae* (Phrynosomatidae), from arid tropical México.**The Southwestern Naturalist 44 (1): 57-63
- Lepstein, R. 1989. **Zur aktung eines weibchens von *Chamaleo ellioti* Gunter, 1895, mit dem nachweis von amphigonia retardata.** Salamandra 25: 21-24.
- Licht, P. 1984. **Reptiles.** In G. E. Lamming (ed.), Marshall's Physiology of Reproduction, 4th ed. Vol. 1: Reproductive Cycles of Vertebrates, pp. 206-282. Churchill Livingstone, Edinburgh, Scotland.
- Magnusson, WE, 1979. **Production of an embryo by *Acrochardas javanicus* isolated for seven years.** Copeia 1979: 744-745.
- Manríquez-Morán, N. L. 1995. **Estrategias reproductoras en las hembras de dos especies hermanas de lacertilios: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*.** Tesis Profesional Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Marion, K. R. y C. J. Sexton. 1971. **Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus malachiticus* in the Costa Rica.** Copeia 1971: 517-526.
- Méndez de la Cruz, Sánchez Trejo y O. Cuellar, 1995. **Reproductive differences between sympatric oviparous and viviparous mexican spiny lizards.** Biogeographica 71(2):61-67.
- Méndez de la Cruz, Guillette L. J. Jr., Villagrán-Santa Cruz y Casas-Andreu G. 1988. **Reproductive and Fat Body Cycles of the viviparous Lizard, *Sceloporus mucrunatus* (Sauria: Iguanidae).** J. Herpetol. 22(1): 1-12.
- Méndez de la Cruz y M. Villagrán-Santa Cruz. 1998. **Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación.** Rev. Biol. Tropical 46(4):1159-1161.(a)

- Méndez de la Cruz, Villagrán-Santa Cruz y Robin M. Andrews. 1998. **Evolution of viviparity in the lizards Genus *Sceloporus***. *Herpetologica* 54(4):521-523. (b)
- Méndez de la Cruz, Villagrán-Santa Cruz M., Hernández-Gallegos O. Manríquez-Moran N. L. y Rodríguez-Romero F. 1999. **Reproductive cycle of tropical Night lizard *Lepidophyma pajapanensis* from Veracruz, México**. *J. Herpetol.* 33(2):336-339.
- Miller, M. 1951. **Some aspects of the life history of the yucca night lizard, *Xantusia vigilis***. *Copeia* 1951: 114-120.
- Olsson, M., Gullberg, A. y Tegelstrom H. 1994. **Sperm competition in the sand lizard, *Lacerta agilis***. *Anim. Behav.* 1994 (48): 193-200.
- Ortiz, E. y M. Morales. 1974. **Development and function of the female reproductive tract of the tropical lizard, *Anolis pulchellus***. *Physiol. Zool.* 47: 207-217.
- Palmer, B.D. y L. J. Guillette, Jr. 1988. **Histology and functional morphology of the female reproductive tract of the tortoise *Gopherus polyphemus***. *Am. J. Anat.* 183: 200-211.
- Palmer, B. D. y L. J. Guillette, Jr. 1992. **Alligators provide evidence for the evolution of an archosaurian mode of oviparity**. *Biol. Reprod.* 46: 39-47
- Palmer, B. D., V. D. De Marco y L. J. Gillette, Jr. 1993. **Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard, *Sceloporus woodi***. *J. Morphol.* 217: 205-217.
- Peabody, F.E. 1961. **Annual growth zones in vertebrates (living and fossils)**. *J. Morphol.* 108:11-62.
- Perkins, M. J. Y B. D. Palmer. 1996. **Histology and functional morphology of the oviduct of an oviparous snake, *Diadophis punctatus***. *J. Morphol.* 227: 67-79.
- Philipp, G. A. 1979. **Sperm storage in *Moloch horridus***. *Western Australian Naturalist* 14: 161.
- Picariello, O., Ciarcia y F. Angelini. 1989. **The annual cycle of oviduct in *Tarentola m. mauritanica* L. (Reptilia, Gekkonidae)**. *Amphib.-Reptilia* 10: 371-386.
- Pisani, G. R. y R. C. Bothner. 1970. **The annual reproductive cycle of *Thamnophis brachystoma***. *Sci. Studies St. Bonavent Univ.* 26:15-34.

- Rauh, H. 1940. Sperm viability in the uterus of the garter snake. *Thamnophis*. Copeia 1940: 109-115.
- Rivera Morales, J. F. 2001. Estrategia reproductora de la lagartija tropical *Sceloporus serrifer* en el estado de Yucatán. Tesis profesional. ENEP Iztacala. UNAM, México.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of the life histories: Theory and análisis. Chapman and Hall, New York.
- Shaefer, G.C. y C. E. Roeding. 1973. Evidence for vaginal sperm storage in the mole skink, *Eumeces egregius*. Copeia 1973: 346-347.
- Saint-Girons, H. 1957. Le cycle sexual chez *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. Bull Biol. 91: 248-330.
- Saint-Girons, H. 1959. Données histochimiques sur glucides de l'appareil genital chez le vipau cours dy cycle reproducteur. Ann. d'I tochim. (France) 4: 235-243.
- Saint-Girons, H. 1962. Presence de receptacles seminaux chez les camaleons. Beaufortia 9: 165-172.
- Saint-Girons, H. 1975. Sperm survival and transport in the female genital tract of reptiles. Pp. 105-113. In E. S. E. Hafez and C. G. Thibault (Eds.), Biology of Spermatozoa. S. Karger, Basel.
- Schaefer, G. C., y C. E. Roeding. 1973. Evidence for vaginal sperm storage in the mole skink, *Eumeces egregius*. Copeia 1973: 346-347.
- Schuett, G. W. 1992. Is long-term sperm storage and important component of the reproductive biology of temperate pit vipers? In: Campbell J. A., Brodie ED. Eds. Biology of Pitvipers. Texas: SELVA
- Server, DM y Hamlett WC. 2002. Female Sperm Storage in Reptiles. Journal of experimental zoology 292: 187-199.
- Sites, J. W., J. W. Archie, C. J. Cole, y O. F. Vilela. 1992. A review of the phylogenetic hypotheses for the lizards of genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 213: 1-10.

- Smith Robert Leo, 1980. **Ecology and field Biology**. 3rd. Ed. Harper & Row, Publishers, New York. Pp. 457-459.
- Smyth, M y Smith, M. J. 1968. **Obligatory sperm storage in the skink *Hemergis peronii***. Science, 161: 575-576.
- Stearns, S. C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford University Press.
- Stewart, J. R. 1979. **The balance between number and size of young in the live bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus***. Herpetologica 35: 342-350.
- Stewart, J. R. 1985. **Placentation in the lizard *Gerrhonotus coeruleus* with a comparison to the extra embryonic membranes of the oviparous *Gerrhonotus multicarinatus* (Sauria, Anguillidae)**. J. Morphol. 185: 101-114.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilburg y S.G. Tilley. 1970. **Evolutionary strategies in lizard reproduction**. Evolution 24: 55-74.
- Uribe, M. C. A., S. R. Velasco, L.J. Gillette, Jr. y E. F. Estrada. 1988. **Oviduct histology of the lizard, *Ctenosaura pectinata***. Copeia 1988: 1035-1042.
- Ulrich, G. F., Parkes AS. 1978. **The green sea turtle (*Chelonia mydas*): further observations on breeding in captivity**. Journal of Reproduction and fertility 47: 237-251.
- 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.; F. R. Méndez de la Cruz; y Orlando Cuellar. 1992. **Obligatory sperm storage in the lizard *Sceloporus grammicus***. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 49: 23-31.
- Vitt, L. J. 1973. **Reproductive Biology of the Anguid lizard *Gerrhonotus coeruleus principis***. Herpetologica 29: 176-184.
- Weekes, C. H. 1927. **Placentation and other phenomena in the scincid lizard *Lygosoma (Hinulla) quoyi***. Proc. Zool. Soc. N. S. W. 52: 499-554.
- Weins, J. J., y T. W. Reeder. 1997. **Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence**. Herpetological Monographs 11: 1-101

- Werner, D. I. 1982. **Social organization and ecology of land iguanas *Conolophus subcristatus*, on isla Fernandina, Galápagos.** In: Burghardt GM, Rand SA. Eds. 1982 *Iguanas of the World: Their behaviour, ecology and conservation.* New Jersey: Noyes.
- Xavier, F. 1982. **Progesterona in the viviparous lizard *Lacerta vivipara*: ovarian biosintesis, plasma levels, and binding to transcorting-type protein during the sexual cycle.** *Herpetologica* 38: 62-70.
- Yokoyama, F. Y H. Yoshida. 1994. **The reproductive cycle of the female habu, *Trimerasurus flavoviridis*.** *J. Herpetol.* 28: 54-59.
- Zug, G. R. 1993. **Herpetology: An introductory Biology of Amphibians and Reptiles.** Academic Press. New York 527pp.