

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Dimorfismo Sexual en una Población de la Lagartija *Xenosaurus grandis* de la Sierra de Huautla, Oaxaca, México

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

FERNANDO BAUTISTA REYES

DIRECTOR DE TESIS: Dr. JULIO A. LEMOS ESPINAL



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México. 2004





UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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





AGRADECIMIENTOS

Agradezco de manera especial al Dr. Julio A. Lemos Espinal por haberme permitido participar en este proyecto, por haberme transmitido parte de sus conocimientos durante el desarrollo del mismo y por los organismos y datos de los mismos proporcionados para este trabajo.

Agradezco profundamente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización del presente estudio, a través del proyecto CONACyT 40797-Q. Asimismo a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM que a través de los Programas de Apoyo para la innovación e Investigación Tecnológica (PAPIIT) apoyó el desarrollo del presente estudio por medio del proyecto PAPIIT-IN200102.

Al Dr. Sergio Cházaro Olvera deseo agradecer los comentarios y correcciones realizadas al presente trabajo

Quiero agradecer al Biol. Tizoc Altamirano Álvarez las correcciones realizadas al presente trabajo.

Al M. en C. Rodolfo García Collazo agradezco profundamente las observaciones en la elaboración y desarrollo de este trabajo.

Expreso mi gratitud al Biol. Felipe Correa Sánchez por los comentarios y observaciones en la elaboración y desarrollo de este trabajo.

También deseo agradecer a Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y a Juan Carlos Navarro García por su valiosa colaboración en la recolección de los organismos de estudio y registro de parámetros ambientales usados en este estudio.

A Guillermo Woolrich Piña deseo agradecerle la ayuda otorgada en el análisis de datos.

Mi más sincero agradecimiento a Sandra Norma Mendoza Moreno por su ayuda en la toma de las fotografías de los organismos, por compartir su tiempo conmigo y por su inagotable paciencia.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	6
Área de Estudio	13
Localidad	13
Edafología	13
Fisiografía	13
Geología	13
Hidrología	13
Clima	13
Vegetación	13
Mapa	14
Objetivos	15
Material y Método	16
Resultados	19
Análisis y Discusión	22
Conclusiones	32
Referencias	34
Apéndice	42

RESUMEN

Se estudió el dimorfismo sexual en una población de Xenosaurus grandis (Sauria: Xenosauridae) de la Sierra de Huautla, Oaxaca. Se recolectaron 63 adultos; 23 fueron machos, 40 fueron hembras, 15 estaban preñadas. En todos los individuos se midieron las siguientes variables: longitud hocico – cloaca (LHC), ancho de la cabeza (AC), longitud de la cabeza (LC) y longitud del fémur (LF), para determinar la existencia y grado de dimorfismo. Además se analizó el contenido estomacal para determinar posibles diferencias entre los sexos en: tipo de organismos consumidos y cantidad de alimento ingerido. Los caracteres morfológicos fueron analizados por medio de un análisis de covarianza (ANCOVA), excepto para LHC en donde se usó una prueba "t", no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables medidas: LHC (115. 21 ± 7.37 mm (n = 23) en machos contra 115.92 \pm 5.64 mm (n = 40) en hembras: grados de libertad = 61, t = -0.43, P = 0.67); AC (ANCOVA: $F_{1.59}$ = 2.20, P = 0.14); LC (ANCOVA: $F_{1.59} = 0.14$, P = 0.7); LF (ANCOVA: $F_{1.59} = 3.8$, P = 0.06). El contenido estomacal se analizó con el índice de sobreposición trófica de Pianka: machos (M) vs hembras (H) 0.51; M vs hembras preñadas (HP) 0.44; H vs HP 0.34 (en cuanto a tipo de alimento). M vs H 0.98; M vs HP 0.11; H vs HP 0.15 (para el volumen de alimento) y el índice de diversidad de Simpson: machos Ds = 0.61; hembras Ds = 0.51; hembras preñadas Ds = 0.75. Se discute la posibilidad de que exista variación geográfica en el dimorfismo para X. grandis.

Palabras Clave: Talla corporal, Dimorfismo sexual, *Xenosaurus grandis*, Tamaño de la cabeza

INTRODUCCIÓN

Las diferencias en cuanto a morfología entre sexos o dimorfismo sexual se han explicado a través de dos hipótesis principalmente: la selección sexual, que explica al dimorfismo de manera sencilla (Goin et al., 1978; Shine, 1989) y que argumenta una competencia directa o intrasexual (macho – macho) (Carothers, 1984) que reside en el éxito de ciertos individuos sobre otros en relación a la propagación de especies (Stearns y Hoekstra, 2000) actuando en estructuras importantes para este tipo de competencia (Herrel et al., 1999) la cual supone también que los machos demuestran su habilidad para la sobrevivencia; o bien se alude a una competencia indirecta (elección por parte de la hembra) como parte de la selección sexual, en la que se manifiesta una fuerte preferencia, considerada heredable por un caracter; por lo que el dimorfismo explicaría conductas extravagantes que funcionan para incrementar el éxito en el apareamiento, además de que podría existir una relación de coevolución entre la complejidad de señales y el dimorfismo producido por altos niveles de competencia entre machos (Ord et al., 2001).

Por otra parte se encuentra la hipótesis de la divergencia intraespecífica del nicho como factor de selección (Carothers, 1984), que alude a causas ecológicas que adaptan a los sexos en nichos ecológicos diferentes y por lo tanto cada sexo se encuentra bajo diferentes presiones de selección provocando diferencias morfológicas en estos (Stearns y Hoekstra, 2000; Shine, 1989), reduciendo por tanto la competencia intersexual (Herrel et al., 1999). El dimorfismo sexual con respecto a la divergencia del nicho puede ser dividido en dos categorías principales: 1) diferencias tróficas entre machos y hembras debidas a diferencias

en la cantidad de alimento consumido y 2) aquellos casos en los que el dimorfismo parece reflejar diferencias en el tipo de alimento consumido. Si las especies tienen un pronunciado dimorfismo sexual en la talla (DST), las cantidades de alimento consumido son difícilmente las mismas para la primera categoría y para la segunda categoría hay tres casos: a) requerimientos nutricionales adicionales para hembras reproductivas, b) diferencias en tamaño en los sexos y c) diferencias en el hábitat que ocupan los sexos. Aunque diferencias ecológicas entre machos y hembras han sido señaladas no está claro si tales diferencias son producto de la selección natural (adaptaciones), o si han actuado por sí mismas como fuerzas selectivas para la evolución del dimorfismo sexual (Shine, 1989).

La única evidencia sugerida como inequívoca que ha sido propuesta para identificar el dimorfismo sexual provocado por la divergencia del nicho, es un dimorfismo en las estructuras tróficas (criterio de Selander) (citado en Shine, 1989). Aun cuando el criterio de Selander ha sido propuesto para explicar la evolución del dimorfismo sexual por causas ecológicas es difícil de aplicar por tres razones principales: 1) no se puede generalizar, pues falla en detectar casos de dimorfismo basados ecológicamente, 2) incluye casos que no se refieren a un proceso ecológico y 3) hay dificultades empíricas para su aplicación. Sin embargo, el criterio es más una regla que una excepción en el caso del tamaño de la cabeza en lagartijas (Shine, 1989).

Otra hipótesis es la relación entre el tamaño de la camada o puesta y el tamaño del cuerpo de la hembra también como factor de selección natural (Carothers, 1984). También se considera el componente social en un comportamiento conocido como "mate copying" en el que se propone que la elección se encuentra influenciada por el comportamiento de otros individuos (Ryan, 1997).

Es necesario remarcar que las dos hipótesis principales que intentan explicar el dimorfismo sexual no son excluyentes, sino que este fenómeno puede evolucionar en respuesta a una combinación de los factores descritos actuando juntos o en secuencia, por lo que hay diferentes maneras de interpretar los factores ecológicos y la selección sexual: 1) como fuentes de fuerzas selectivas para DST, 2) consecuencias pasivas de DST que han evolucionado por otras razones, 3) adaptaciones que han evolucionado para permitir una reducción en DST, a través de la minimización de la competencia intraespecífica y 4) la expresión de restricciones que previenen la expresión de DST más extremos. Puede ser que la dirección en el dimorfismo en el tamaño del cuerpo sea determinada usualmente por la selección sexual, pero que el grado en el cual los sexos divergen sea también minimizado o amplificado por factores ecológicos (Shine, 1989).

Para realizar estudios sobre dimorfismo es necesario tener en cuenta que hábitats diferentes tienen propiedades bióticas y abióticas diferentes y por lo tanto tienen consecuencias diferentes para las lagartijas que se encuentran en ellos (Smith y Ballinger, 2001) por ejemplo, la temperatura de incubación puede afectar el fenotipo de las lagartijas en rasgos morfológicos (Flatt et al., 2001), además se 4

deben tomar en cuenta el desarrollo de los organismos así como los factores genéticos (Badyaev, 2002) ya que el desarrollo del dimorfismo sexual, en relación a la tasa de crecimiento, puede ser altamente plástico, lo cual podría ser resultado de una variedad de mecanismos ambientales y genéticos (Haenel y John – Alder, 2002), además existen restricciones genéticas impuestas a las modificaciones sexo-específicas del crecimiento y diferencias en la manera en que los organismos sobrellevan estas restricciones en respuesta a presiones selectivas divergentes (Badyaev, 2002), además las diferencias morfológicas y ecológicas pueden ocurrir con mayor rapidez que las genéticas por lo que también son necesarios estudios comparativos entre poblaciones (Vitt et al., 1997).

Por otra parte estudios filogenéticos han revelado que las pérdidas de rasgos en machos son muy difundidas y pueden ser mucho más comunes que las ganancias, también muestran que las preferencias de las hembras por esos rasgos pueden reducirse, perderse o aun revertirse, lo cual tiene implicaciones importantes para los modelos de selección sexual (Wiens, 2001) por lo que es necesaria la inclusión de estudios filogenéticos a través de análisis ecológicos y evolutivos (Miles y Dunham, 1993), además de que una interpretación correcta de los datos y resultados obtenidos sólo será posible en la medida que se conozca la biología de las especies estudiadas (Shine, 1989).

ANTECEDENTES

El dimorfismo sexual es común en lagartijas, en general las características que se asocian con el dimorfismo se han relacionado principalmente con el comportamiento reproductivo y con modificaciones estructurales para el acomodamiento de los órganos reproductores (Goin et al., 1978) y a pesar de la variedad de características que difieren entre las lagartijas como son el tamaño, el comportamiento y la coloración (Carothers, 1984; Macedonia et al. 2002), la diferencia en cuanto al tamaño de la cabeza es la principal expresión del dimorfismo sexual en estos organismos (Shine, 1989).

La hipótesis de la divergencia del nicho ha sido probada (Herrel et al., 1999) asumiendo que la diferencia en el tamaño de la cabeza debería estar acompañada de un incremento en la anchura del espacio de las mandíbulas y un aumento en la fuerza de la mordida, lo cual es importante ya que está demostrado que la capacidad de mordida es una variable ecológica que puede ser usada como explicación para el dimorfismo sexual en la dieta y empleo de recursos alimentarios, también se han realizado estudios (Herrel et al., 2001) que apoyan las predicciones de los modelos biomecánicos de mordida para lagartijas e indican que animales más grandes y con cabeza más grande muerden más duro.

La familia Xenosauridae (Reptilia: Squamata) anteriormente agrupaba a dos géneros, Shinisaurus (Hu et al., 1984; Wu y Huang, 1986) que cuenta con sólo una especie que se localiza en China y Xenosaurus, actualmente se ha demostrado que Xenosaurus está relacionado de manera más cercana a los ánguidos que Shinisaurus y se ha recomendado el reconocimiento de dos familias

Xenosauridae y Shinisauridae (Macey et al., 1999, Pough et al., 2001), Xenosaurus es un género del que se conocen seis especies: Xenosaurus grandis, X. newmanorum (Taylor, 1949), X. platyceps (King y Thompson, 1968), X. rectocollaris (Smith y Iverson, 1993), Xenosaurus penai (Pérez-Ramos et al., 2000) y Xenosaurus phalaroanthereon (Nieto-Montes de Oca et al., 2001). Se reconocen cinco subespecies para X. grandis (X. g. agrenon, X. g. grandis, X. g. rackhami, X. g. arboreus y X. g. sanmartinensis) (Smith y Iverson, 1993). El género Xenosaurus se distribuye desde el suroeste de Tamaulipas hacia el sur hasta Guatemala (Figura 1) en poblaciones discontinuas asociadas a elevaciones montañosas de aproximadamente 303 - 2121 m. (Ballinger et al., 2000; Ballinger et al., 2000a).

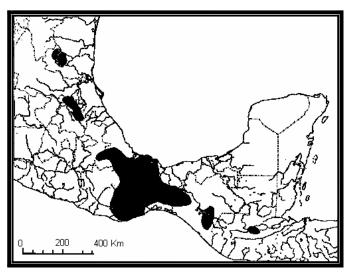


Figura 1 Distribución del género Xenosaurus

Los estudios realizados en el género incluyen descripciones sobre historia natural (Lemos-Espinal et al., 1996; Lemos-Espinal et al., 1997), discriminación química de presas (Cooper et al., 1998), algunas especies son mencionadas en estudios de comportamientos antidepredatorios (Cooper et al., 2000), se han realizado estudios sobre ecología térmica (Lemos-Espinal et al., 1998; Woolrich, 2002; Gonzáles, 2002), observaciones de la relación entre camada y talla neonatal (Lemos-Espinal y Rojas-Gonzáles, 2000), relaciones neonato-hembra (Lemos-Espinal, 1997a) y se mencionan algunas especies en un estudio herpetológico (Taylor, 1949).

En particular para la especie *Xenosaurus grandis* se han realizado estudios sobre características anatómicas (Barrows y Smith, 1947), historia natural (Ballinger y Lemos-Espinal, 1992), reproducción (Ballinger y Lemos-Espinal, 1995; Ballinger et al., 2000b; Fritts, 1966; Smith et al., 2000) desempeño de la mordida (Herrel et al., 2001a) y dimorfismo sexual (Smith et al., 1997).

La especie Xenosaurus grandis actualmente ubicada en la categoría de "sujeta a protección especial", lo cual quiere decir que es una especie que podría estar en riesgo de desaparecer (NOM-059-ECOL-2001), se diferencia de las otras especies del género por poseer una banda negra en el cuello en forma de "V" o de "W" y además por tener principalmente, una serie longitudinal de escamas alargadas conocida como "Cantus Temporalis", que son diferentes de las escamas temporales más pequeñas, además el vientre usualmente tiene manchas oscuras y los ojos son rojos (Ballinger et al., 2000), Xenosaurus (Figuras 2 a 5) habita en grietas de roca, se ha reportado (Smith et al., 1997; Herrel et al., 2001a) que los machos poseen cabezas más grandes (ancho y largo), sin g diferencias en la longitud del fémur y en la forma de la cabeza (ancho de la cabeza / largo de la cabeza). En la reproducción de *X. grandis* el tamaño de la puesta se ve influenciado por el tamaño de la hembra, la reproducción es estacional, la cópula ocurre en otoño probablemente y la gestación dura entre 9 y 10 meses, las hembras de *X. grandis* aparentemente se reproducen cada dos años (Ballinger et al., 2000b). La talla mínima en la madurez sexual es de 100 mm (Ballinger y Lemos-Espinal, 1995; Ballinger et al., 2000b; Smith et al., 2000).



Figura 2 Xenosaurus grandis (macho)



Figura 3 Xenosaurus grandis (hembra)



Figura 4 Xenosaurus grandis (macho)



Figura 5 *Xenosaurus grandis* (hembra)

Para Xenosaurus grandis se han realizado estudios en cuanto a la relación entre la forma de la cabeza y el desempeño en la mordida entre sexos (Herrel et al., 2001a) encontrando diferencias en las variables medidas concluyendo que la forma de la cabeza tiene influencia en el desempeño de la mordida diferencialmente en machos y hembras, pero no se encontraron diferencias entre sexos en cuanto al desempeño de la mordida en relación al consumo posible de presas lo que excluye a la hipótesis de la divergencia de nicho como posible explicación del dimorfismo en estas especies.

Existen resultados (Herrel et al., 1999, Herrel et al., 2001; Herrel et al., 2001a), que indican que la forma de la cabeza es importante en la explicación de patrones de dimorfismo sexual o utilización de recursos alimentarios en lagartijas,

que se reflejaría en una dieta más reducida, un territorio más pequeño y/o un éxito disminuido en el apareamiento o un potencial defensivo reducido. Se piensa que existen interacciones agresivas en el comportamiento reproductivo de estas lagartijas como contiendas y también en la copulación, porque las hembras se resisten activamente a la cópula, por lo tanto el tamaño de la cabeza y fuerza de la mordida pueden ser de gran importancia (Herrel et al., 200). La mayoría de la información que existe sobre dimorfismo para muchas especies se enfoca en diferencias en talla corporal, siendo menos común la información detallada de estructuras particulares y raramente son investigadas las causas del dimorfismo (Smith et al., 1997), por lo que el presente estudio permitió obtener datos comparables con estudios llevados a cabo anteriormente entre organismos que pueden estar sometidos a diferentes presiones de selección, lo cual es necesario para probar la validez de las explicaciones que se plantean para la existencia del dimorfismo sexual, que por otra parte ha sido poco estudiado en *Xenosaurus*.

ÁREA DE ESTUDIO

Localidad. El área de estudio se encuentra ubicada en el distrito de Teotitlán, en el municipio de Santa María Chilchotla en las coordenadas 18° 14' Latitud Norte y 96° 50' Longitud Oeste (Figura 6) a una altitud de 1310 msnm (INEGI, 2003).

Edafología. Los suelos que se encuentran en esta región son Rendzina, Luvisol y Litosol, la textura oscila de fina a media (INEGI, 2003).

Fisiografía. En el Estado de Oaxaca se encuentran las siguientes Provincias: a) Eje Neovolcánico, b) Llanura Costera del Golfo Sur, c) Sierra de Chiapas y Guatemala, d) Cordillera Centroamericana y e) Sierra Madre del Sur. El municipio de Santa María Chilchotla se localiza en esta última provincia, en la Subprovincia de las Sierras Orientales (INEGI, 2003).

Geología. Las rocas que se encuentran en el área de estudio son de origen sedimentario, calizas del mesozoico (INEGI, 2003).

Hidrología. La región hidrológica a la que pertenece el municipio corresponde a la del Río Papaloapan y a la subcuenca del Río Petlapa (INEGI, 2003).

Clima. El clima es semicálido húmedo con lluvias todo el año, la temperatura media anual varía de 20° a 24°C. La precipitación media anual en la zona de estudio se encuentra entre los 3 500 a más de 4 500 mm (INEGI, 2003).

Vegetación. La vegetación es bosque mesófilo de montaña, aunque se encuentra muy perturbada debido a que se encuentran cultivos de maíz y caña.

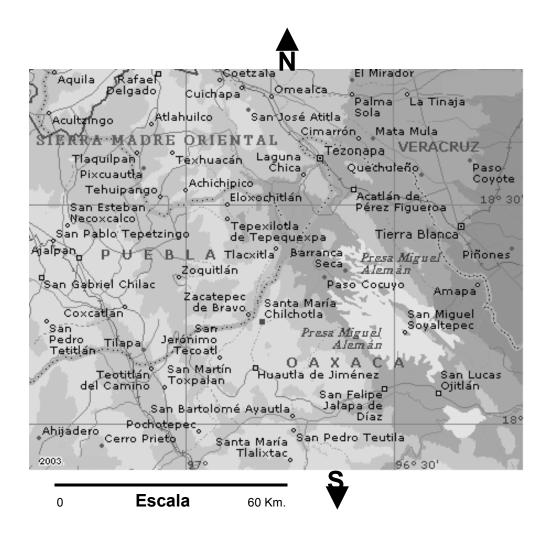


Figura 6 Ubicación del municipio de Santa María Chilchotla en el Estado de Oaxaca

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el dimorfismo sexual en la especie *Xenosaurus grandis* subespecie *X. g. grandis* en una población de la Sierra de Huautla; Oaxaca, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Comparar la talla corporal, el largo de la cabeza, el ancho de la cabeza y la longitud del fémur entre machos y hembras.
- Analizar si existe predisposición en la dieta de ambos sexos, el tipo de organismos consumidos y cantidad de alimento ingerido.

MATERIAL Y MÉTODO

Los organismos estudiados son adultos recolectados en salidas realizadas al área de estudio entre los meses de febrero - octubre en un total de cuatro salidas, el número de organismos capturados fue de 63 adultos. En cada uno de los organismos se realizaron las siguientes mediciones, que se registraron en milímetros: longitud hocico - cloaca (LHC), lo cual se realizó con una regla de plástico transparente midiendo desde la punta del hocico hasta la parte media de la cloaca y tomando el milímetro más cercano como registro de la longitud, las variables restantes fueron medidas a la más cercana 0.01 mm (centésima de milímetro) usando un vernier; longitud del fémur (LF), que fue medido desde la rodilla hasta el centro de la región pélvica lo que se realizó flexionando la pata trasera izquierda del animal de manera que la rodilla quedara a la altura de la región pélvica y se midió con un vernier, longitud de la cabeza (LC), que se midió desde el borde anterior del oído a la punta del hocico lo que se realizó con un vernier y ancho máximo de la cabeza (AC), midiendo la distancia entre los bordes anteriores de la cabeza de ambos lados con la ayuda de un vernier (Herrel et al., 2001a; Vitt et al., 1997; Smith et al., 1997), el sexo de los organismos se determinó por medio de la identificación de las gónadas al realizar la disección.

Para el análisis de los datos se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) (Smith et al., 1997; Carothers, 1984), para comparar AC, LC y LF con respecto a LHC y además para tener un control de la influencia de esta última en las variables medidas.

La composición del alimento ingerido fue determinada con la ayuda de claves especializadas (Daly et al., 1998; Chu, 1949; Borror, 1970) para conocer los organismos consumidos por X. grandis, para lo cual se obtuvo el estómago de cada lagartija y se extrajo el alimento ingerido en su totalidad colocándolo en una caja de Petri, la determinación del nivel taxonómico de los organismos consumidos se realizó en la medida que el grado de digestión permitió el reconocimiento de las estructuras necesarias para ello, lo que se realizó con el apoyo de un microscopio estereoscópico al separar todos los elementos del contenido estomacal; de cada contenido estomacal se obtuvo el volumen total, lo que se hizo empleando una probeta graduada de 10 ml a la cual se le agregó agua hasta un nivel conocido que correspondía a un número entero, posteriormente se agregaba el alimento ingerido en su totalidad y con la ayuda de una pipeta 1/100 ml se agregaba agua hasta que el nivel de la misma en la probeta alcanzaba el siguiente número entero, el volumen de agua que quedaba en la pipeta fue considerado como el volumen del alimento contenido en el estómago. Se usaron índices estadísticos para analizar con precisión la amplitud o diversidad de los recursos alimentarios utilizados (Índice de diversidad de Simpson) y la sobreposición de los mismos entre los sexos (Índice de sobreposición trófica de Pianka).

Las diferencias en cuanto a la diversidad en el uso de recursos alimentarios entre los sexos, se determinó de acuerdo al siguiente índice (Índice de diversidad de Simpson), tendiendo a cero cuando los sexos son especialistas y a uno cuando son generalistas:

Ds =
$$\sum (Pi^2)^{-1} - 1$$

N - 1

Donde: Pi = Proporción de individuos encontrados en el espectro i (artrópodo consumido).

N = Número total de espectros disponibles para el gremio analizado.

Se utilizó el índice de sobreposición trófica de Pianka para estimar la sobreposición del alimento consumido entre los sexos de la población estudiada, utilizando la siguiente fórmula (Pianka, 1973; Gutiérrez, 1986), tendiendo el índice a valor cero cuando las clases (sexos) están poco sobrepuestas y a uno cuando las clases (sexos) están muy sobrepuestas.

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$$

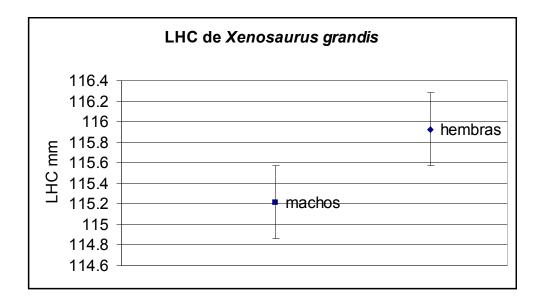
Donde: P i j = Proporción de individuos encontrados en el espectro i (artrópodo consumido) de la especie (sexo) j.

Pik = Proporción de individuos encontrados en el espectro i (artrópodo consumido) de la especie (sexo) k.

RESULTADOS

De un total de 63 organismos recolectados, 23 fueron machos y 40 fueron hembras, de las cuales 15 estuvieron preñadas. (Las medidas realizadas se encuentran en el apéndice).

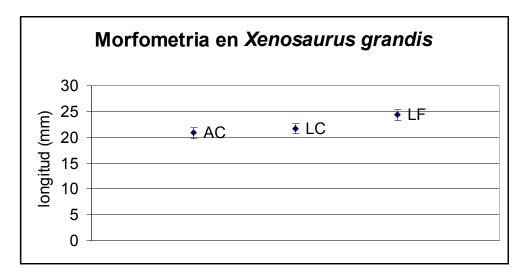
Talla Corporal. La LHC promedio \pm Error Estándar (E.E.) de todos los individuos usados en el estudio fue 115.66 \pm 0.79 mm (n = 63, intervalo 101 – 127 mm). Los machos y las hembras no difirieron significativamente en LHC (115. 21 \pm 7.37 mm (n = 23) contra 115.92 \pm 5.64 mm (n = 40): grados de libertad = 61, t = -0.43, P = 0.67) (Gráfica 1).



Gráfica 1 Longitud hocico – cloaca en *X. grandis*, ver texto para detalles

Ancho de la Cabeza. El promedio de AC de todos los individuos (media \pm E.E) fue 20.82 \pm 0.23 mm (n = 63, intervalo 18.4 – 29 mm) (Gráfica 2). No hubo diferencias significativas entre machos y hembras en AC (ANCOVA: F $_{1, 59}$ = 2.20,

P = 0.14).



Gráfica 2 Variables medidas en Xenosaurus grandis, ver texto

Largo de la Cabeza. El promedio de LC para todos los organismos (media \pm E.E.) fue 21.63 \pm 0.19 mm (n = 63, intervalo 19.1 – 28 mm) (Gráfica 2). Tampoco hubo diferencias significativas entre machos y hembras en LC (ANCOVA: F $_{1.59}$ = 0.14, P = 0.7).

Longitud del Fémur. El promedio de LF para todos los organismos (media \pm E.E.) fue 24.3 \pm 0.26 mm (n = 61, intervalo 19.8 – 29.6 mm) (Gráfica 2). El análisis realizado para comparar LF entre machos y hembras tampoco mostró diferencias significativas (ANCOVA: F $_{1.59}$ = 3.8, P = 0.06).

Índice de Diversidad. Para los machos el índice de diversidad tuvo un valor Ds = 0.61. En el caso de las hembras el índice tuvo un valor Ds = 0.51 y para las hembras preñadas fue de Ds = 0.75. (Las dietas de los sexos se muestran en el apéndice)

Índice de Sobreposición Trófica. Los valores obtenidos para cada sexo y para las hembras preñadas en cuanto a tipo de alimento de alimento consumido se muestran en el Cuadro 1.

	M	Н	НР
М		0.51828	0.44864
н			0.33912
НР			

Cuadro 1 Valores del índice de sobreposición trófica para machos (M), hembras (H) y hembras

preñadas (HP)

Los valores obtenidos para cada sexo y para las hembras preñadas en cuanto a volumen de alimento consumido se muestran en el Cuadro 2.

	М	н	НР
M		0.9808	0.11593
Н			0.15649
H P			

Cuadro 2. Valores del índice de sobreposición trófica para machos (M), hembras (H) y hembras preñadas (HP)

ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

Los resultados en la morfología de la cabeza son contrastantes con aquellos reportados en estudios anteriores para *X. grandis* (Smith et al., 1997; Herrel, 2001a) en organismos recolectados en poblaciones de Veracruz pues en esas investigaciones sí se encontraron diferencias significativas en el tamaño de la cabeza entre machos y hembras.

Una de las variables medidas en la que tanto el presente estudio como los citados anteriormente concuerdan es la longitud del fémur (la otra variable es la talla corporal), lo que indicaría que no existen diferencias en el uso de hábitat entre machos y hembras en esta población ni en la estudiada anteriormente en Veracruz, lo cual es importante porque existe evidencia de que diferencias entre los sexos en cuanto a la longitud del fémur pueden reflejar diferencias en el uso de hábitat (Losos, 1990; Vitt et al., 1997) y porque excluye uno de los aspectos de la hipótesis de la divergencia intraespecífica del nicho.

Por lo tanto al ocupar ambos sexos hábitats similares o iguales (machos y hembras de *Xenosaurus grandis* habitan grietas de rocas), no deberían mostrar diferencias en el tipo de alimento consumido sin embargo, los valores obtenidos por el índice de sobreposición trófica para el tipo de organismos ingeridos muestran resultados que no concuerdan totalmente con lo esperado al no haber diferencias en el uso de hábitat, esto se discute posteriormente.

En la población estudiada en Veracruz las diferencias en la longitud hocico

– cloaca no fueron significativas y en este estudio tampoco se encontraron

diferencias en la talla corporal, por lo que otro aspecto de la hipótesis de la

divergencia del nicho es excluido, ya que al tener ambos sexos una talla corporal similar no deberían existir diferencias en las cantidades de alimento ingerido.

El valor para el índice de sobreposicón trófica que compara los volúmenes de alimento consumidos en machos y hembras es muy cercano a 1, esto indica que ambos sexos consumen cantidades similares de alimento. Ya que no hay diferencias en la talla entre los sexos tampoco sería posible hacer una relación entre el tamaño corporal de las hembras y el tamaño de la camada como factor de selección.

La hipótesis que plantea que diferencias en el tamaño del cuerpo reflejan una divergencia en el nicho o el uso de recursos (Wilson, 1975) entre los sexos también quedaría excluida porque no habría diferencia en el uso de recursos entre ambos sexos al no existir diferencias en la talla corporal sin embargo, en las poblaciones de Veracruz se encontraron diferencias en el tamaño de la cabeza y en la capacidad de mordida, lo que podría reflejarse en diferencias en el uso de recursos, esto se discute a continuación. Los aspectos relacionados con la ingesta de alimento y la condición pregnante de las hembras se discute más adelante.

La posibilidad de que diferencias entre los sexos en el tamaño de la cabeza podrían reflejarse en diferencias en el uso de recursos es poco probable, porque los resultados obtenidos para medir el desempeño de la mordida en *X. grandis* (Herrel et al., 2001a) mostraron que ambos sexos tienen un desempeño en la mordida que les permite a ambos sexos ingerir a la mayoría de los insectos, por lo tanto aunque existan diferencias en el tamaño de la cabeza machos y hembras pueden consumir las mismas presas, en este caso aun cuando no existan

diferencias en el tamaño de la cabeza ambos sexos seguirían teniendo la capacidad de ingerir un número amplio de presas gracias al desempeño de mordida que tienen estos animales, por lo que el significado ecológico del tamaño de la cabeza no sería relevante.

En esta población (Huautla) no hubo diferencias en el tamaño de la cabeza entre los sexos, en estudios anteriores realizados en poblaciones de Veracruz para la misma especie (Herrel et al., 2001a; Smith et al., 1997), las diferencias que fueron encontradas se relacionaron con la selección sexual, relacionando el tamaño de la cabeza a posibles interacciones agresivas entre machos (competencia directa).

El hecho de que entre sexos de esta población no se encontrara dimorfismo en el tamaño de la cabeza debe ser tomado con cautela. En animales con crecimiento asintótico (Peters, 1983; Pough et al., 2001) (los reptiles tienen crecimiento asintótico, ya que existe un crecimiento rápido en los animales jóvenes, que se hace lento conforme estos organismos se acercan a la talla final asintótica), las distribuciones de tamaño en adultos pueden estar afectadas por diversos factores que incluyen diferencias sexuales en: 1) talla al alcanzar la madurez, 2) talla asintótica, 3) trayectorias de crecimiento, 4) mortalidad juvenil, 5) mortalidad en organismos adultos o 6) respuestas fenotípicas a factores ambientales que afectan el crecimiento y la madurez (Stamps et al., 1994; Stamps, 1995).

Por lo tanto, diversos factores ambientales podrían tener efectos en el crecimiento o sobrevivencia de machos y hembras, por lo que existiría una

variación espacial y/o temporal en el dimorfismo sexual no sólo entre las poblaciones estudiadas sino dentro de una misma población por razones que son poco comprendidas todavía, por lo que es necesario tener información sobre el desarrollo y patrones de crecimiento y la manera en la que son afectados por aspectos ecológicos (Werner, 1984), para tener un marco teórico que ayude a realizar estudios de dimorfismo y que pueden ser de utilidad para entender los factores que podrían producir estas posibles variaciones temporales y/o espaciales en dimorfismo (Mc. Coy et al., 1994) aunque estos estudios requieren de mayor tiempo para la generación de datos.

Al afectarse el crecimiento y por tanto el tamaño o edad a la que se alcanza la madurez se estaría afectando de igual forma el desarrollo del dimorfismo, ya sea en talla o en las estructuras tróficas que están relacionadas con interacciones sexuales o con el consumo de alimentos. Este escenario es muy posible porque el dimorfismo estaría relacionado con las densidades poblacionales ya que la hipótesis de la divergencia de nicho y la selección sexual predicen relaciones positivas en este aspecto (Stamps, 1995) por lo que el tiempo del comienzo del dimorfismo en la vida del organismo no es por si mismo una base suficiente para aceptar la interpretación de la selección sexual como única causa del dimorfismo (Shine, 1989).

Una posible variación del dimorfismo en la cabeza basada en la hipertrofia temporal de los músculos de la mandíbula no parece posible debido a que en *Xenosaurus* los músculos aductores de la mandíbula han perdido la mayoría del esqueleto tendinoso interno (Herrel et al., 2001a), por lo que no es probable que exista en *Xenosaurus* y no apoyaría tampoco la sugerencia (Shine, 1989) de que 25

este fenómeno podría estar relacionado con cambios en la abundancia temporal de presas.

Por otra parte la estructura social de la población podría tener un papel importante en la manifestación del dimorfismo, ya que las interacciones agresivas se relacionarían con un dimorfismo sexual marcado, y si en la población de Huautla existen bajos niveles de agresión y no hay una tendencia pronunciada hacia el territorialismo no habría una causa para la existencia del dimorfismo, por ejemplo se argumenta que no habría diferencias en la talla corporal entre sexos de especies con poca tendencia a la agresión (Carothers, 1994) y sin tendencias agresivas no habría selección en caracteres morfológicos que estuvieran involucrados en tales interacciones.

Es necesario considerar que entre las poblaciones estudiadas existan mecanismos selectivos diferentes debido a que poblaciones geográficamente separadas tienen historias de descendencia únicas, los caracteres que se consideran sexualmente dimórficos son sensibles a la selección, la variación geográfica en las condiciones ambientales pueden resultar en variación tanto cuantitativa como cualitativa geográficamente en el dimorfismo (Mc. Coy et al., 1994), por lo que es necesario realizar una documentación de las diferencias sexuales y evaluación de la variación en los caracteres y poblaciones y también desde el punto de vista molecular (Slatkin, 1984).

El análisis del contenido estomacal en cuanto al índice de sobreposición trófica muestra resultados que indican una sobreposicón media a baja en los sexos (y condición pregnante de las hembras) en el tipo de alimento consumido.

Se ha discutido anteriormente que las diferencias morfológicas (tanto LHC como el tamaño de la cabeza) no explicarían satisfactoriamente diferencias en el uso de recursos para *Xenosaurus* y ya que en esta población no se encontró dimorfismo en el tamaño de la cabeza tampoco existirían bases morfológicas para los resultados observados en el contenido estomacal pues ambos sexos podrían consumir el mismo tipo de alimento encontrándose un alto índice de sobreposición y posiblemente competencia entre ellos (Pianka, 1982).

Los resultados de la sobreposición en el tipo de alimento también estarían, como consecuencia, relacionados con la abundancia y distribución de las presas por lo que resulta difícil realizar una interpretación ya que es muy difícil cuantificar este último aspecto. Los valores relativamente bajos de sobreposición indicarían que no hay una competencia elevada o que no existe competencia entre machos y hembras de esta población , posiblemente debido a que ambos sexos tienen la capacidad de ingerir una gran variedad de insectos y además porque los hábitos de estas lagartijas se encuentran estrechamente relacionados con la grieta en la que viven pues se ha observado que raramente abandonan estas y cuando salen sólo exponen parcialmente el cuerpo, a consecuencia de este comportamiento las lagartijas consumen únicamente insectos próximos a la grieta en la que se encuentran o que se introducen a esta, por lo que más bien estos organismos son oportunistas, en consecuencia no parece posible que exista especialización alguna en cierto tipo particular de alimento y que promueva por ello elevados índices de competencia.

Por otra parte el ambiente en el que se encuentran las lagartijas es muy variable debido a que es usado para la agricultura, esto tiene influencia en el tipo 27

de organismos que pueden encontrarse en el lugar en diferentes temporadas y por lo tanto en el tipo de presas disponibles para *Xenosaurus*, además en cada salida se capturaron números diferentes de machos y de hembras en proporción. El índice de sobreposición trófica de Pianka está expresado no solamente en términos de la probabilidad de encuentro (Hulbert, 1978; Gotelli y Gary, 1996) en este caso de los sexos sino que además es una proporción de la proximidad del nicho a la amplitud del nicho, por lo que depende de la distribución de los sexos en los recursos no compartidos, esto afectaría el análisis de sobreposición, porque al comparar los organismos consumidos entre machos y hembras capturados en número diferente en temporadas diferentes parecería que machos y hembras tuvieran preferencias al ingerir los organismos y la sobreposición resultaría disminuida.

También existe la posibilidad de que aun cuando machos y hembras de *Xenosaurus grandis* habiten en las grietas de las rocas, la heterogeneidad espacial del lugar en el que se encuentra la población tenga una comunidad diversa de insectos, por lo que existiría una explotación de tipos de presas diferentes que reduciría por tanto la sobreposición trófica y la posible competencia por recursos entre los sexos (Glasser y Price, 1988).

Es necesario considerar que para el caso de las hembras preñadas se ha sugerido que existen requerimientos diferentes en cuanto a la alimentación sin embargo, no existe evidencia de que las hembras preñadas de *Xenosaurus* tengan una conducta de forrajeo diferente a la de las hembras no preñadas, el

índice de sobreposición trófica muestra valores parecidos en cuanto a tipo de alimento consumido. El tipo de forrajeo parece ser el mismo (pasivo), lo que es de especial importancia debido al gran tamaño corporal y al aumento de masa corporal que trae consigo la pregnancia, lo que se traduciría en aumento del costo energético que implicaría el tener un forrajeo diferente (Vitt y Price, 1982).

Las diferencias en la cantidad de alimento consumido no son pronunciadas entre machos y hembras, pero las diferencias son marcadas entre las hembras preñadas y las hembras no preñadas, estas diferencias podrían deberse a cambios en la intensidad del forrajeo (Shine, 1980; Pianka 1970; citados en Vitt y Prince, 1982), lo cual no parece afectar el ingreso de energía neta diaria, debido al bajo costo energético que supone el forrajeo (Vitt y Price, 1982; Vitt y Congdon 1978) y a las cortas distancias que hay que recorrer en caso de estar amenazado por la depredación.

El índice de diversidad empleado para determinar la amplitud de los recursos empleados por los sexos sugiere que las hembras pregnantes hacen un mayor uso de la cantidad de presas disponibles en el ambiente, seguidas por los machos y finalmente por las hembras no preñadas, lo que estaría en función de la disponibilidad de recursos alimentarios próximos a las grietas de las lagartijas y al éxito de captura de cada organismo, más que mostrar una preferencia en la captura de presas, debido a los hábitos de forrajeo de *X. grandis*, y capacidad de ingerir un amplio número de insectos por la fuerza de la mordida (Herrel et al., 2001a), que por otra parte son comunes entre las lagartijas (Pianka, 1977).

En un estudio realizado con lagartijas de esta misma población y en el

mismo período de tiempo aproximadamente (Navarro, en revisión) se efectuaron mediciones de temperatura corporal (Tc) en los organismos y mediciones de la temperatura del sustrato (Ts) y del aire en la grieta (Ta), además de medir LHC y el peso de los animales para buscar relaciones entre estas variables. Se encontró que la Tc de las lagartijas era en promedio 21.77 ± 0.385 °C (intervalo 12.8 - 31°C). La Ta y Ts en las grietas promediaron 20.08 ± 0.379 °C (intervalo 13.8 - 26.5°C) y 20.05 ± 0.380 °C (intervalo 12.4 - 26.6°C) respectivamente.

No hubo relación entre Tc y LHC, ni entre Tc con el peso de las lagartijas. Se encontró que la Tc tuvo una relación positiva y significativa con la Ta y con la Ts del microhábitat ocupado por cada lagartija. Tampoco se encontraron diferencias entre la temperatura corporal presentada entre machos y hembras, pero sí entre las dos estaciones (seca y húmeda), siendo más alta en la estación húmeda. No se encontraron diferencias entre la temperatura corporal presentada por las hembras preñadas y las no preñadas. Se encontró que la posición del microhábitat con respecto a los rayos del sol influye sobre la temperatura corporal de estos organismos.

Ya que la temperatura corporal tiene efecto sobre la actividad de forrajeo, de escape y locomotora en general y dado que no existen diferencias en las temperaturas corporales entre machos y hembras de esta población es posible decir que no existen diferencias en la intensidad de forrajeo de los animales ni entre machos y hembras, lo que concuerda con las cantidades de alimento consumido entre machos y hembras halladas en el presente estudio.

Sin embargo, ya que las temperaturas corporales entre hembras preñadas

y hembras no preñadas es en general la misma, y por lo tanto la intensidad en el forrajeo sería la misma entre ambas condiciones en las hembras, no deberían existir diferencias en la cantidad de alimento ingerido entre hembras preñadas y no preñadas, lo cual no concuerda con los datos encontrados en este estudio, porque las hembras preñadas tuvieron menor cantidad de alimento ingerido que las hembras no preñadas, por lo que estas diferencias en cantidades de alimento ingerido no estarían relacionadas con la temperatura corporal de los animales y por tanto en la intensidad de forrajeo.

La correlación entre la posición del microhábitat y la temperatura corporal podría determinar la manera en la que los organismos se distribuyen en el ambiente dejando pocos lugares adecuados para termoregular y por lo tanto habría diferencias en el tipo de presas disponibles para cada animal considerando la heterogeneidad del ambiente en el que se encuentran, esto explicaría también los niveles de sobreposición en cuanto al tipo de alimento consumido encontrados en este estudio.

CONCLUSIONES

El estudio del dimorfismo sexual considera varios aspectos, fisiología, comportamiento ecología y evolución. En esta población de *Xenosaurus grandis* los machos y las hembras no difirieron de manera significativa en la talla corporal, tampoco se observaron diferencias significativas en las variables medidas en cuanto a la morfología de la cabeza ni a la longitud del fémur, esto sugiere que no hay diferencias en el uso de hábitat entre los sexos y que esta población posiblemente se encuentre sometida a diferentes presiones de selección por factores ecológicos en el área de estudio. Las diferencias observadas en el análisis del contenido estomacal podrían deberse a la variación temporal en el tipo de presas disponibles para *Xenosaurus* y la proporción de organismos de cada sexo capturado en cada salida.

Los procesos que subyacen a las diferencias entre sexos son complejos indudablemente, y las condiciones ambientales locales así como los factores fenotípicos pueden influenciar el grado de dimorfismo por lo que es necesario llevar a cabo estudios demográficos para poder interpretar más satisfactoriamente las diferencias entre sexos y entre poblaciones y la importancia de los factores ambientales en la determinación del dimorfismo (Shine, 1990).

El uso de modelos basados en patrones de crecimiento podría ser de utilidad en el estudio del dimorfismo sexual y de los factores ecológicos que afectan a los organismos expuestos a condiciones ambientales variables y por lo tanto a la expresión del dimorfismo, así como la intensidad con la que estos factores afectan el desarrollo de los individuos y su influencia en la estructura de

las poblaciones sin embargo, para la realización de tales investigaciones es necesario contar con estudios extensos sobre demografía en *Xenosaurus grandis* en poblaciones diferentes y en tiempos de estudio razonablemente largos para obtener los datos necesarios para ello, por esta razón es difícil realizar por el momento una interpretación concluyente de las observaciones realizadas en la morfología de la cabeza en *Xenosaurus grandis*, y de los factores que la selección sexual y la divergencia intraespecífica del nicho proponen como causas para la expresión del dimorfismo. Por lo que sería interesante estudiar el desarrollo del dimorfismo en el tamaño de la cabeza en estos organismos empleando estudios demográficos (Stamps et al., 1994; Stamps, 1995)

La amplia distribución de *Xenosaurus grandis* ofrece una gran oportunidad para realizar estudios sobre los efectos del ambiente en el desarrollo de los organismos y expresión del dimorfismo sexual, lo que sin duda permitirá realizar interpretaciones más elaboradas sobre la importancia y papel de la selección sexual y de los factores ecológicos en las poblaciones.

REFERENCIAS

- Badyaev, A. V. 2002. Growing Apart: An Ontogenetic Perspective on the Evolution of Sexual Size Dimorphism. <u>Trends in Ecology</u> <u>and Evolution</u>. 17 (8): 369 -378.
 - Ballinger, R.E. and J.A. Lemos-Espinal. 1992. Natural History of Xenosaurus grandis at Cuatlapán, Veracruz, México. <u>ASIH</u> <u>Annual Meeting</u> (abstract http://www.asih.org/meetings). El Paso, Texas.
- Ballinger, R.E. and J.A. Lemos-Espinal. 1995. Reproduction in Xenosaurus (Mexican Knob-scaled Lizards): A Case for Predator Escape? <u>ASIH Annual Meeting</u> (abstract http://www.asih.org/meetings/1995/95absearch.html). Alberta, Canada.
- Ballinger, R.E., J.A. Lemos-Espinal, and G.R. Smith. 2000. Xenosaurus grandis (Gray) Knob-Scaled Lizard. <u>Catalogue of American</u> <u>Amphibians and Reptiles</u>. 713.1-713.4.
- Ballinger, R. E., G. R. Smith, and J. A. Lemos-Espinal. 2000a.
 Xenosaurus. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.
 712.1 712.3
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal and G. R. Smith. 2000b.
 Reproduction in Females of Three Species of Crevice-Dwelling
 Lizards (Genus Xenosaurus) from Mexico. Studies on
 Neotropical Fauna and Environment. 35 (3): 179 183.
- Barrows, S. and H. Smith. 1947. The Skeleton of the Lizard
 Xenosaurus grandis (Gray). Univ. Kansas. Sci. Bull. 31:227 –
 281.
- Borror, J.D. and Richard, E.W. 1970. A Field Guide to Insects. America North Of Mexico. The Peterson Field Guides Series. Houghton Mifflin Company. New York.

- Carothers J.H. 1984. Sexual Selection and Sexual Dimorphism in Some Herbivorous Lizards. <u>The American Naturalist</u>. 124 (2): 244 – 254.
- Chu, H.F. 1949. How to Know the Immature Insects. Pictured Key Nature Series. C Brown Company Publishers.
- Cooper, W. Jr., J.H. van Wyk, P.F. N. Mouton, Al-Johany, J.A. Lemos-Espinal, M.A. Paulissen and M. Flowers. 2000. Lizard Antipredatory Behaviors Preventing Extraction from Crevices. Herpetologica. 56 (3): 394 – 401.
- Cooper, W., J.A. Lemos-Espinal and G.R. Smith. 1998. Presence and Effect of Defensiveness or Context on Detectability of Prey Chemical Discrimination in the Lizard *Xenosaurus platyceps*. Herpetologica. 54 (3): 409 – 413.
- Daly, H.V., John, T.D. and Alexander, H.P. 1998. <u>Introduction to Insect Biology and Diversity</u>. 2a Ed. Oxford University Press. USA.
- Flatt, t., R. Shine, P.A. Borges-Landaez, and S.J. Downes. 2001.
 Phenotypic Variation in an Oviparous Montane Lizard (Bassiana duperreyi): the Effects of Thermal and Hydric Incubation Environments. <u>Biological Journal of the Linnean Society</u>. 74 (3): 339 350.
- Fritts, T. H. 1966. Notes on the Reproduction of *Xenosaurus grandis* (Squamata: *Xenosauride*). Copeia. (3): 598.
- Glasser, W. J. y H. J. Price. 1988. Evaluating Expectations Deduced From Explicit Hypotheses About Mechanisms of Competition. OIKOS. 51: 57 – 70.
- Goin, C.J., O. B. Goin, and G. R. Zug. 1978. <u>Introduction to Herpetology</u>. 3a Edición. W. H. Freeman and Company. San Francisco U. S. A. 111 pp.

- Gonzáles, J.E. 2002. Ecología Térmica de una Población de la Lagartija Xenosaurus platyceps King y Thompson, en el Bosque Templado del N.E. de Querétaro, México. Tesis Licenciatura. FES-I. UNAM.
- Gotelli, N.J. and Gary, R.G. 1996. Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press. USA.
- Gutierrez M. M.G. y R. Sanchez Trejo. 1986. Repartición de Recursos Alimenticios de la Comunidad de Lacertilios de Cahuacán Edo. de México. <u>Tesis Licenciatura</u>. FES-I. UNAM.
- Haenel, G.J. and H.B. John Alder. 2002. Experimental and Demographical Analises of Growth Rate and Sexual Size Dimorphism in a Lizard, Sceloporus undulates. Oikos. 96 (1): 70 – 81.
- Herrel, A., R. van Damme, B. Vanhooydonck and F.D. Vree. 2001. The Implications of Bite Performance for Diet in Two Species of Lacertid Lizards. <u>Canadian Journal of Zoology</u>. 79 (4): 662 – 670.
- Herrel, A., E. de Grauw and J.A. Lemos-Espinal. 2001a. Head Shape and Bite Performance in Xenosaurid Lizards. <u>Journal of</u> Experimental Zoology. 290: 101 – 107.
- Herrel, A., L. Spithoven, R. van Damme and F. De Vree. 1999. Sexual Dimorphism of Head Size in *Gallotia galloti*: Testing the Niche Divergence Hypotesis by Functional Analyses. <u>Functional</u> Ecology. 13 (3): 289 – 297.
- Hu, Q., Y. Jiang and E. Zhoa. 1984. A Study of Taxonomic Status of *Shinisaurus crocodilurus*. Acta Herpetol.Sin. 3: 1 7.
- Hulbert, S. H. 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. <u>Ecology</u>. 59 (1): 67 77.
- INEGI.2003. oax.inegi.gob.mx

- King, W. and F.G. Thompson. 1968. A Review of the American Lizard of the Genus Xenosaurus Peters. <u>Bull. Fla. State Mus. Biol.</u> <u>Sci</u>. 12: 93 – 123.
- Lemos-Espinal, J.A., G. R. Smith and R.E. Ballinger. 1996. Natural
 History of the Knob-scaled Lizard Xenosaurus rectocollaris.
 Herpetological Natural History. 42 (2): 151 154.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural
 History of Xenosaurus platyceps, a Crevice-dwelling Lizard
 from Tamaulipas, México. Herpetological Natural History. 5 (2):
 181 186.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997a. Neonate-female Associations in *Xenosaurus newmanorum*: A Case of Parental Care in Lizard? Herp. Rev. 28 (1): 22 23.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R. E. Ballinger. 1998. Thermal Ecology of the Crevice-dwelling Lizard Xenosaurus newmanorum. J. Herpet. 32 (1): 141 – 144.
- Lemos-Espinal, J.A. and I. Rojas-Gonzáles.2000. Observation on Neonate Size and Litter Sex Ratio on the Crevice-dwelling Lizard Xenosaurus Platyceps. Herp. Review. 31 (1): 48.
- Losos, J.B. 1990. The Evolution of Form and Function: Morphology and Locomotor Performance in West Indian Anolis Lizards. <u>Evolution</u> 44: 1189 – 1203.
- Macedonia, J.M., Y. Brandt, and D.L. Clarck. 2002. Sexual
 Dichromatism and Differential Conspicuousness in Two
 Populations of the Common Collared Lizard (*Crotaphytus collaris*) From Utah and New México, USA. <u>Biological Journal of the Linnean Society</u>. 77 (1): 67 85.

- Macey, J.R., J. A. Schulte, A. Larson, B.S. Tuniyev, N. Orlov, and T. J. Papentuss. 1999. Molecular Phylogenetics, tRNA Evolution, and Historical Biogeography in Anguid Lizards and Related Taxonomic Families. <u>Molecular Phylogenetics and Evolution</u>. 12 (3): 250 272.
- Mc Coy, K. J., Stanley F. F. and Troy A. B. 1994. Geographic Variation in Sexual Dimorphism in the Collared Lizard, *Crotaphytus collaris* (Sauria: Crotaphytidae). <u>The Southwestern Naturalist</u>. 39 (4): 328 335.
- Miles, D.B. and A. E. Dunham. 1993. Historical Perspectives in Ecological and Evolutionary Biology: The Use of Phylogenetic Comparative Analyses. <u>Annual Review of Ecology and</u> <u>Systematics</u>. 24: 587 – 619.
- Navarro, G. J. C. En revisión. Factores que Influyen Sobre la Ecología
 Térmica de una Población de la Lagartija Xenosaurus grandis
 en un Bosque Mesófilo de la Sierra de Huautla, Oaxaca,
 México. Tesis Licenciatura. FES Iztacala.
- Nieto-Montes de Oca, A., J.A. Campbell and O. Flores-Villela. 2001. A New Species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauride) from t he Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. <u>Herpetologica</u>. 57 (1): 32 – 47.
- Ord, T.J., D.T.Blumstein and C.S.Evans. 2001. Intrasexual Selection Predicts the Evolution of Signal Complexity in Lizards.
 Proceedings: Biological Sciences. 268(1468): 737 – 744.
- Pérez-Ramos, E., Saldaña de la Riva, L. and J. Campbell. 2000. A New Allopatric Species of *Xenosaurus* (Squamata: *Xenosauride*) from Guerrero, México. <u>Herpetologica</u>. 56 (4): 500 – 506.

- Peters, R.H. 1983. The Ecological Implications of Body Size.
 Cambridge Studies in Ecology. Dep, E.B., Birks, H.J. and Connor, E.F. (Eds). Cambridge University Press. New York.
- Pianka, E.R. 1973. The Structure of Lizard Communities. <u>Annual Review of Ecology and Systematics</u>. 4: 53 74.
- Pianka, E.R. 1977. Reptilian Species Diversity. In: Biology of Reptilia.
 Vol. 7. Ecology and Behaviour. Gans. C. (Ed.). Tinkle, D.W. (Coed.). Academia Press. London
- Pianka, E.R. 1982. Ecología Evolutiva. Ediciones Omega. España. 151
 -158 pp.
- Pough, F.H., Robin, M.A., John, E.C., Martha, L.C., Alan, H.S. and Kentwood, D. W. 2001. Herpetology.2a Ed. Prentice Hall. USA.
- Ryan, M.J. 1997. Sexual Selection and Mate Choice. En: Krebs J.R. and Davies N.B. (eds). <u>Behavioral Ecology an Evolutionary Approach</u>. Blackwell Science.4a Edición. 179 202 pp.
- Shine, R. 1989. Ecological Causes for the Evolution of Sexual
 Dimorphism: A Review of the Evidence. <u>The Quarterly Review</u> of Biology. 64 (4): 419 441.
- Shine, R. 1990. Proximate Determinants of Sexual Differences in Adult Body Size. American Naturalist. 135 (2): 278 – 283.
- Slatkin, M. 1984. Ecological Causes of Sexual Dimorphism. <u>Evolution</u>.
 38 (8): 622 630.
- Smith H.M. and Iverson J.B. 1993. A New Species of Knob-scale Lizard (Reptilia: Xenosauride) from Mexico. <u>Bulletin of the Maryland</u> <u>Herpetological Society</u>. 29 (2): 51- 66.

- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A. and Ballinger, R.E. 1997. Sexual
 Dimorphism in Two Species of Knob Scaled Lizards (Genus Xenosaurus) from Mexico. <u>Herpetologica.</u> 53 (2): 200 205.
- Smith, G. R., R.E. Ballinger and J.A. Lemos-Espinal. 2000. Male Reproductive Cycle of the Knob-scaled Lizard Xenosaurus grandis. <u>The Southwestern Naturalist</u>. 45 (3): 356 – 357.
- Smith, G.R. and R. E. Ballinger. 2001. The Ecological Consequences of Habitat and Microhabitat Use in Lizards: A Review. <u>Contemporary Herpetology</u>. http://www.calacademy.org/research/herpetology/ch/ch/2001/3/index.html).
- Stamps, J. A., V.V. Krishnan y R.M. Andrews. 1994. Analyses of Sexual Size Dimorphism Using Null Growth-Based Models. <u>Copeia</u>. (3): 598 – 615.
- Stamps, J. A. 1995. Using Growth-Based Models to study Behavioral Factors Affecting Sexual Size Dimorphism. <u>Herpetological</u> <u>Monographs.</u> 9: 75 – 87.
- Stearns, S.C. and R. F. Hoekstra. 2000. <u>Evolution an Introduction</u>.
 Oxford University Press. 178 179 pp.
- Taylor, E.H. 1949. A Preliminary Account of the Herpetology of the State of San Luis Potosí, México. <u>University of Kansas</u> <u>Science Bulletin</u>. 33: 169 – 215.
- Tinkle, D. W., Henry, M.W. and Stephen G. T. 1970. Evolutionary Strategies in Lizard Reproduction. <u>Evolution</u>. 24: 55 – 74.
- Vitt, J.L. and Justin, D.C. 1978. Body Shape, Reproductive Effort, and Relative Clutch Mass in Lizards: Resolution of a Paradox. <u>The</u> <u>American Naturalist.</u> 112 (985): 595 – 608.

- Vitt, J.L. 1981. Lizard Reproduction: Habitat Specificity and Constraints on Relative Clutch Mass. <u>The American Naturalist</u>. 117 (4): 506 – 514.
- Vitt, J.L. and Holly, J. P. 1982. Ecological and Evolutionary Determinants of Relative Clutch Mass in Lizards. <u>Herpetologica</u>. 38 (1): 237 – 255.
- Vitt, J.L., J.P. Caldwell, P.A.Zanii and T.A.Titus. 1997. The Role of Habitat Shift in the Evolution of Lizard Morphology: Evidence from Tropical *Tropidorus*. <u>Proc.Natl.Acad.Sci</u>. 94: 3828 – 3832.
- Werner. E. E. 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. <u>Annual Review of Ecology and Systematics</u>. 15: 393 – 425.
- Wiens, J. J. 2001. Widespread Loss of Sexually Selected Traits: How the Peacock Lost its Spots. <u>Trends in Ecology and Evolution</u>. 16 (9): 517 – 523.
- Wilson, S. D. 1975. The Adequacy of Body Size as a Niche Difference.
 The <u>American Naturalist</u>. 109 (970): 769 784.
- Woolrich. P. G. A. 2002. Ecología Térmica de una Población de Lagartija Xenosaurus rectocollaris Smith & Iverson en un Chaparral al N.E. del Estado de Puebla, México. <u>Tesis</u> Licenciatura. FES-I. UNAM.
- Wu, C. and Z. Huang. 1986. A Comparison of the External Characters and the Skeletal System Between Shinisaurus crocodilurus and Xenosaurus grandis. Sinozoología. 4: 41 – 50.

APENDICE

Tabla 1 Contenido estomacal total de Xenosaurus grandis					
Cont.	Total	Vol. Total	% Tot.	% Vol.	Frec.#
Estom.	Orgs.	ml.	Orgs.	Tot.	Estom.
Aranae	2	0.08	1.666	0.2609	2
Blatodea (Blattidae)	1	0.2	0.833	0.6523	1
Chilópoda	2	0.23	1.666	0.7501	2
Coleóptera (Cantharidae)	1	0.24	0.833	0.7827	1
Coleóptera (Carabidae)	1	0.4	0.833	1.3046	1
Coleóptera (Coccinelidae)	1	0.4	0.833	1.3046	1
Coleóptera (Criocerinae)	1	0.06	0.833	0.1956	1
Coleóptera (curculionoidea)	2	0.32	1.666	1.0437	1
Coleóptera (elateroidea)	7	2.54	5.833	8.2844	4
Coleóptera (scarabaeoidea)	1	0.21	0.833	0.6849	1
Coleóptera (Staphylinoidea , Pselaphidae)	1	1.2	0.833	3.9138	1
Coleóptera (larva)	3	0.46	2.5	1.5003	3
Coleóptera (otros)	10	2.9	8.333	9.4585	9
Collémbola	1	0.04	0.833	0.1304	1
Diplopoda	4	0.66	3.333	2.1526	4
Díptera (nematócera, Tipulidae)	10	1.39	8.333	4.5335	3
Díptera (otros)	5	0.93	4.166	3.0332	4
Homóptera (Cicadidae)	1	1	0.833	3.2615	1
Hymenóptera (Apidae)	2	2.33	1.666	7.5994	1
Hymenóptera (Formicidae)	3	0.12	2.5	0.3913	3
Hymenóptera (otros)	3	0.23	2.5	0.7501	3
Lepidóptera	2	0.26	1.666	0.848	2
Lepidóptera (larvas)	11	5.01	9.166	16.3405	10
Orthópera (gryllidae)	1	0.31	0.833	1.011	1
Orthopera (otros)	6	3.05	5	9.9478	6
Plecóptera	1	0.09	0.833	0.2935	1

Protura (Eosentomidae)	3	0.22	2.5	0.7175	3
Mat. Veg.	12	1.68	10	5.4794	12
Otros	22	4.1	18.333	13.3724	18
Total	120	30.66	99.99	99.9985	101

Tabla 1 Continuación

	Tabla 2 Die				
Cont.	Total	Vol. Total	% Tot.		Frec.#
Estom.	Orgs.	ml.	Orgs.	% Vol. Tot.	Estom.
Aranae	1	0.04	3.03	0.341	1
Coleóptera					
(elateroidea)	2	1.68	6.06	14.334	1
Coleóptera (Staphylinoidea					
, Pselaphidae)	1	1.2	3.03	10.238	1
Coleóptera					
(otros)	3	0.95	9.09	8.105	3
Collémbola	1	0.04	3.03	0.341	1
Diplopoda	2	0.1	6.06	0.853	2
Díptera (otros)					
	4	0.6	12.121	5.119	3
Hymenóptera		0.00	0.00	40.00	
(Apidae)	2	2.33	6.06	19.88	1
Hymenóptera (Formicidae)	1	0.04	3.03	0.341	1
Hymenóptera	I	0.04	3.03	0.341	I
(otros)	1	0.04	3.03	0.341	1
Lanidántara					
Lepidóptera					
	1	0.09	3.03	0.767	1
Lepidóptera	_				_
(larvas)	7	3.79	21.121	32.337	6
Orthopera (otros)	2	0.55	6.06	4.692	2
Plecóptera	1	0.09	3.03	0.767	1
Protura	l l	0.09	3.03	0.767	1
(Eosentomidae)	1	0.04	3.03	0.341	1
Mat. Veg.					
	3	0.14	9.09	1.194	3
Total	33	11.72	99.902	99.991	29

	Tabla	3 Dieta de la h	nembras		
		pregnantes			
Cont. Estom.	Total Orgs.	Vol. Total ml.	% Tot. Orgs.	% Vol. Tot.	Frec.# Estom.
Blatodea	Orgs.	1111.	Orgs.	/6 VOI. 10t.	ESIOIII.
(Blattidae)	1	0.2	5.26	4.12	1
Chilópoda	1	0.04	5.26	0.82	1
Coleóptera (Criocerinae)	1	0.06	5.26	1.23	1
Coleóptera (scarabaeoidea)	1	0.21	5.26	4.32	1
Coleóptera (otros)	4	0.61	21.05	12.57	3
Diplopoda	2	0.56	10.52	11.54	2
Homóptera (Cicadidae)	1	1	5.26	20.61	1
Hymenóptera (Apidae)					
Hymenóptera (Formicidae)					
	2	0.08	10.52	1.64	2
Orthópera (gryllidae)	1	0.31	5.26	6.39	1
Orthopera (otros)	2	0.56	10.52	11.54	2
Plecóptera					
Protura (Eosentomidae)	1	0.04	5.26	0.82	1
Mat. Veg.	2	1.18	10.52	24.32	2
Total	19	4.85	99.95	99.92	18

Tabla 4 Dieta de la hembras						
Cont.	Total	Vol. Total	% Tot.		Frec.#	
Estom.	Orgs.	ml.	Orgs.	% Vol. Tot.	Estom.	
Aranae	1	0.04	2.17	0.4	1	
Chilópoda	1	0.18	2.17	1.8	1	
Coleóptera (Cantharidae)	1	0.24	2.17	2.4	1	
Coleóptera (Carabidae)	1	0.4	2.17	4	1	
Coleóptera (Coccinelidae)	1	0.04	2.17	0.4	1	
Coleóptera (curculionoidea)	2	0.32	4.34	3.2	1	
Coleóptera (elateroidea)	5	0.86	10.86	8.6	3	
Coleóptera (larva)	3	0.82	6.52	8.2	3	
Coleóptera (otros)	3	1.3	6.52	13.01	3	
Díptera (nematócera, Tipulidae)	10	1.39	21.73	13.91	3	
Díptera (otros)	1	0.33	2.17	3.3	1	
Hymenóptera (otros)	2	0.19	4.34	1.9	2	
Lepidóptera	1	0.17	2.17	1.7	1	
Lepidóptera (larvas)	4	1.22	8.69	12.21	4	
Orthopera (otros)	2	1.94	4.34	19.41	2	
Protura (Eosentomidae)	1	0.14	2.17	1.4	1	
Mat. Veg.	7	0.41	15.21	4.1	7	
Total	46	9.99	99.91	99.94	36	

Tabla	Tabla 5 Mediciones realizadas en <i>Xenosaurus grandis</i> 0 = macho 1 = hembra					
Sexo	AC(mm)	LC(mm)	LHC(mm)	LF(mm)		
0	19.4	21	103	21.9		
0	20.5	20.4	110	26.1		
0	19.7	19.1	102	21.6		
0	18.9	19.7	102	22.7		
0	22.1	21.1	112	23.6		
0	22.5	21.9	125	26.45		
0	20.5	21.1	118	24.95		
0	23.35	22.5	125	26.35		
0	20.35	22.1	114	24.7		
0	18.55	19.45	105	22.5		
0	21.3	22.75	118	28.8		
0	20.5	21.5	113	24.15		
0	20.9	22.45	118	25		
0	23.85	23.8	121	26.4		
0	20.2	20.35	107	23.65		
0	22.4	23.05	123	26.15		
0	29	20.2	117	25.7		
0	21.45	21.3	118	24.9		
0	22.15	24.1	126	25.75		
0	20.25	22.1	119	29.6		
0	21.45	21.85	120	27.5		
0	20.5	25.05	118	22.95		
0	19.65	23.45	116	20.15		
1	21.1	21.2	123	26.1		
1	21.1	22	117	28.9		
1	19.4	21	110	23.7		
1	20.5	21.7	117	24.2		
1	20.5	19.8	117	19.8		
1	19.9	19.9	103	23.5		
1	21.9	21.9	123	26.6		
1	21	21.3	118	23.5		
1	20.6	20.2	113	23.2		
1	19.8	21.5	115	21.4		
1	19.6	20.2	113	24.2		
1	18.4	19.6	101	21.4		
1	20.4	22.4	125	26.4		
1	20.3	20.7	110	23.7		
1	21.1	22.5	113	23.9		
1	21	21.9	123	24.4		
1	19.8	21	112	21.5		
1	20.6	21.1	117	24.55		
1	19.5	21.1	116	23.65		
1	20.3	22.5	116	23.95		
1	21.1	22.15	127	26.7		
1	29	19.2	119	20.5		
1	19.55	21.2	113	26.65		
1	22.1	22.75	125	21.9		
1	20.85	21.55	119	23.5		

1	20.6	21.8	118	24.4
1	19.8	20.95	113	23.15
1	19.4	20.4	114	23.45
1	19.6	28	120	23.35
1	21.05	22.7	120	25.85
1	18.45	19.6	106	20.7
1	21.35	22.55	112	23.8
1	21.5	22.3	121	25.55
1	20.05	21.8	120	27.3
1	20.95	21.25	115	22.95
1	21.2	21.85	118	25.4
1	19.8	20.5	112	24.25
1	19.85	22.4	112	25.35
1	19.8	25.7	119	23.6
1	19.55	20.55	112	22.7

Tabla 5 Continuación