



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

EFFECTO DE LA MADURACIÓN ANTICIPADA DE LOS MACHOS DE *Sceloporus mucronatus*, SOBRE EL ÉXITO DE APAREAMIENTO, EL CRECIMIENTO Y EDAD A LA MADUREZ SEXUAL, EN UNA POBLACIÓN DE MONTAÑA.

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS**

P R E S E N T A:

M.C. ANGELA MARÍA ORTEGA LEÓN

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

MÉXICO, D. F.

ENERO DE 2009



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.



COORDINACIÓN

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 06 de Octubre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna ANGELA MARÍA ORTEGA LEÓN con número de cuenta 503450980 con la tesis titulada: "Efecto de la maduración anticipada en machos de *Sceloporus mucronatus* (Squamata: Phrynosomatidae) sobre el crecimiento, la edad a la madurez y la probabilidad de apareamiento, en una población de montaña", realizada bajo la dirección del DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ :

Presidente:	DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA
Vocal:	DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN
Vocal:	DRA. MARICELA VILLAGRÁN SANTA CRUZ
Vocal:	DR. JOSÉ JAIME ZÚRIGA VEGA
Secretario:	DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Suplente:	DR. RAUL CUEVA DEL CASTILLO
Suplente:	DR. HÉCTOR GADSDEN ESPARZA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 5 de Enero de 2009.



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

Edif. de Posgrado P. B. (Costado Sur de la Torre II de Humanidades) Ciudad Universitaria P. 04510 México, D.
Tel. 5623-0173 Fax: 5623-0172 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx>

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por la formación académica. A la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por proporcionarme la beca para llevar a cabo los estudios de doctorado.

A los miembros de mi Comité Tutoral porque siempre recibí de ellos un trato cordial y respetuoso hacia mi trabajo. A mi tutor principal, el Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz un agradecimiento muy especial, por confiar en mí a pesar de las circunstancias, y por ofrecerme su amistad, consejo y apoyo en los momentos más difíciles. Al Dr. Raúl Cueva del Castillo, gracias porque sin su contribución no habría sido posible continuar con mi proceso de formación en el posgrado. Al Dr. Eduardo Morales Guillaumín, gracias por acompañarme a lo largo de este largo proceso y por compartir conmigo sus conocimientos.

A Jonathan y Alejandra, mi luz.

A mis padres, mi ejemplo.

*Y por supuesto a ti, mi
flaco, compañero de mil batallas.*

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN		10
ABSTRACT		12
INTRODUCCIÓN GENERAL		14
CAPÍTULO 1	Artículo de Revisión. Protandria, Hipótesis y Evidencia	19
	INTRODUCCIÓN.....	19
	PROTANDRIA COMO RESULTADO INDIRECTO DE SELECCIÓN NATURAL	20
	LA PROTANDRIA COMO RESULTADO DIRECTO DE SELECCIÓN.....	21
	Selección Natural Actuando Sobre las Hembras.....	22
	Selección Sexual Sobre los Machos.....	23
	Evidencia a Favor de la Hipótesis de Selección Sexual.....	26
	Probabilidad de Apareamiento y Éxito Reproductor.....	27
	¿DIFERENTES HIPÓTESIS PARA CADA CASO?.....	28
	LITERATURA CITADA.....	29
CAPÍTULO 2	Inicio de la Actividad Reproductora Estacional de los Machos de la Lagartija <i>Sceloporus mucronatus</i> y su Efecto sobre la Probabilidad de Apareamiento	35
	RESUMEN.....	35
	INTRODUCCIÓN.....	36
	MÉTODOS.....	38
	Área de Estudio	38
	Trabajo de Campo	39
	RESULTADOS.....	41

DISCUSIÓN.....	42
Inicio de la Actividad y Oportunidad de Apareamiento.....	42
Tamaño del Territorio.....	43
Tamaño Corporal de los Machos.....	44
Futuras Líneas de Trabajo.....	45
LITERATURA CITADA	46
TABLAS.....	54
FIGURAS.....	56
CAPÍTULO 3 Sperm Viability in the Reproductive Tract of Females in an Asynchronous Population of <i>Sceloporus mucronatus</i>	59
ABSTRACT.....	60
INTRODUCTION	61
METHODS	62
Study System	62
Sperm Viability Experiment	63
Oviductal Histology	66
Statistical Analyses	66
RESULTS	67
Sperm Viability Experiment	67
Oviductal Histology	67
DISCUSSION	68
Sperm Viability	68
Fertilization Capacity	69
Future Research	69
ACKNOWLEDGMENTS	71
LITERATURE CITED	72
FIGURES	78

CAPÍTULO 4	Crecimiento Corporal y Edad de Madurez Sexual en Machos de dos Poblaciones de <i>Sceloporus mucronatus</i> Cope 1885 (Reptilia: Squamata: Phrynosomatidae), que Difieren en su Ciclo de Reproducción	
	Reproducción	81
	RESUMEN.....	82
	ABSTRACT.....	83
	INTRODUCCIÓN.....	86
	MATERIALES Y MÉTODOS.....	86
	RESULTADOS	88
	DISCUSIÓN.....	89
	Crecimiento Corporal.....	89
	Edad de Madurez Sexual.....	90
	Crecimiento, Madurez Sexual y Supervivencia.....	91
	Asincronía Reproductora y Edad de Madurez Sexual.....	92
	AGRADECIMIENTOS.....	93
	LITERATURA CITADA	94
	FIGURAS.....	99
CONCLUSIONES GENERALES.		102

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue explorar una nueva hipótesis aun no examinada, bajo el contexto de protandria, para explicar la maduración anticipada de los machos en *S. mucronatus*, y determinar el efecto de este fenómeno sobre características fundamentales de la estrategia de historia de vida, como son el crecimiento y la edad a la cual alcanzan la madurez sexual. En el **primer capítulo** se presenta el marco teórico del trabajo, se describen las hipótesis hasta hora planteadas para explicar el fenómeno de protandria, se reúne la evidencia empírica para cada hipótesis y grupos animales en los que se ha probado.

En el **segundo capítulo** se aborda el objetivo central del trabajo. Se sometió a prueba la hipótesis que la maduración anticipada de los machos en *S. mucronatus* es producto de selección sexual. El objetivo fue establecer si la fecha de maduración de los machos tiene un efecto sobre su éxito de apareamiento. Ya que se trata de una especie con un sistema polígino territorial, se analizó también la relación entre la fecha de maduración con el tamaño del territorio y la talla de los machos, y de estas dos variables con la probabilidad de apareamiento. Se encontró que los machos de *S. mucronatus* que iniciaron primero su actividad reproductora lograron la mayor oportunidad de apareamientos de manera indirecta a través de la obtención de territorios de gran tamaño. Los machos de mayor talla lograron tener la mayor oportunidad de apareamiento durante la estación reproductora de 2004, indicando que esta característica es quizás la más importante en términos de selección sexual.

En la población asincrónica de montaña de *S. mucronatus*, las cópulas ocurren en verano mucho antes de que las hembras ovulen, obligándolas a retener el esperma hasta que pueda ser utilizado para la fertilización. Por eso en el **tercer capítulo**, se quiso demostrar si los apareamientos de los machos que maduran primero en la estación son exitosos, es decir que el

esperma depositado al inicio de la estación de reproducción es viable y puede fertilizar exitosamente los huevos de hembras que ovulan cuatro meses después de las cópulas. Los resultados mostraron que la cantidad de tiempo que el esperma permanece almacenado en el tracto reproductor de las hembras de *S. mucronatus*, no afecta su capacidad de fertilización. El esperma depositado en el verano, permanece viable durante toda la estación de apareamientos y logra fertilizar las hembras que ovulan cuatro meses después. Además no existen diferencias en la capacidad de fertilización entre el esperma almacenado temprano y tarde, ya que las hembras que se aparearon primero (Junio) y aquellas que lo hicieron más tarde (Agosto) produjeron un número similar de crías.

Finalmente, en el **cuarto capítulo** se analizó el efecto de la maduración anticipada de los machos de la población de montaña sobre las tasas de crecimiento y la edad a la que alcanzan la talla mínima de madurez sexual. Se trabajó con la población asincrónica de montaña y una población de planicie con ciclo de reproducción sincrónico. Los machos de las dos poblaciones alcanzan su máxima actividad gonadal y se aparean en diferente momento y por ende disponen de diferente cantidad de tiempo para crecer, desde que nacen hasta la primera estación de reproducción, en la cual se supone inician su vida reproductiva. Contrario a lo esperado, los machos de la población de montaña no exhibieron un crecimiento más acelerado que los machos de la población de planicie. Esto indica que en la población de montaña no existen las condiciones ambientales que favorecen una mayor velocidad de crecimiento de los individuos jóvenes, que les permita alcanzar la talla mínima de madurez sexual e iniciar su vida reproductora al siguiente año de nacer. Esta estrategia de crecimiento-maduración en *S. mucronatus* contradice el patrón esperado para lagartijas de zonas templadas, pero está acorde con lo observado para otras especies vivíparas del género.

ABSTRACT

We evaluated an unexplored hypothesis under protandry context to explain anticipated male maturation in *Sceloporus mucronatus* and established its influence on relevant life history characteristics such as growth and age at sexual maturity. **First chapter** contains the theoretical background of this study, current hypothesis that explain protandry phenomena, empirical evidence that support each hypothesis and groups evaluated.

Relationship between time of maturation and reproductive success in males is presented in **chapter two**. *S. mucronatus* exhibits a polygynic territorial mating system. Then, we also evaluated the relationship among time of male maturation, territory size and male body size. Earliest reproductive maturing males of *S. mucronatus* had highest mating opportunity by obtaining largest territories. Besides, males with largest body size had the highest mating opportunity during the reproductive season in 2004, suggesting that this could be the most important characteristic under sexual selection context.

Mating in the asynchronic mountain population of *S. mucronatus* takes place in summer, before ovulation, forcing sperm retention in females. For this reason, we evaluated sperm viability from earliest maturing males, by studying its ability to fertilize female eggs ovulated four months after mating. This information is shown in **chapter three**. Results indicate that retained sperm remains viable since this retention period does not affect its fertilization ability. Sperm from summer fertilized females that ovulated four months after mating. Besides, fertilization ability of retained sperm from early and late mating period was similar, since females mated in June and those that mated later, in August, had similar litter size.

Finally, as shown in **chapter four**, we evaluated the effect of anticipated reproductive maturation of males from mountain population on growth rates and age at minimum size for sexual maturity. We studied asynchronous mountain and synchronous lowland populations. Males from these populations reach their highest gonadal activity and mate at different time, and then, have different amount of time to growth from their birth to first reproductive season. Mountain males had not faster growth rates than lowland males. This indicates that mountain population does not exhibit environmental conditions that promote faster growth rates of youths, which would allow them to reach minimum size of sexual maturity and to start their reproductive activity next year after births, as previously suggested. This growth-maturation strategy in *S. mucronatus* does not correspond to the expected pattern for template lizards, but is similar to that observed in other viviparous species of this genus.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los estudios sobre la biología reproductora de los saurios han demostrado la existencia de un gran número de variantes en sus ciclos de reproducción. En zonas templadas boreales, la reproducción generalmente ocurre durante la primavera y el verano (Marion, 1982; Stewart, 1979; Vitt, 1973; Zamudio y Parra-Olea, 2000). En latitudes tropicales y elevaciones moderadas, algunas lagartijas vivíparas tienen ciclos sincrónicos; sin embargo, en latitudes de zonas tropicales y grandes altitudes, los ciclos de reproducción entre machos y hembras pueden ser asincrónicos (Feria-Ortiz, 1989; Feria-Ortiz *et al.*, 2001; Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993). La asincronía en los ciclos reproductivos de lagartijas vivíparas se ha explicado fundamentalmente como una respuesta a las características ambientales (Guillette y Sullivan, 1985; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988; Méndez-de la Cruz y Villagrán Santa Cruz, 1998; Ramírez-Bautista *et al.*, 1996, 1998, 2002).

En los reptiles, se considera que los factores ambientales más importantes en la regulación del ciclo reproductivo son la temperatura y la precipitación (Crews, 1975; Duvall *et al.*, 1982; Fitch, 1970; Grant y Dunham, 1990; Ho *et al.*, 1982; Litch, 1984; Marion, 1982; Saint-Girons, 1982). Los machos y las hembras utilizan diferentes señales ambientales o la misma en diferentes vías (Méndez de la Cruz *et al.* 1988). Estos factores ambientales coordinan y sincronizan los procesos reproductivos con las condiciones ambientales, funcionan como desencadenadores de ciertos procesos y permiten anticiparse y prepararse fisiológicamente para el período de actividad reproductora por venir (Gunnarsson y Johnsson, 1990; Marion, 1982).

Estudios previos han encontrado diferencias entre poblaciones de montaña y de planicie en el ciclo reproductivo de los machos de la lagartija *Sceloporus mucronatus* (Méndez de la Cruz *et al.*, 1988; 1994). En las poblaciones de planicie, el cortejo, apareamiento y ovulación ocurren durante el otoño; la gestación en invierno y los nacimientos en primavera. La población de montaña estudiada, presenta un ciclo asincrónico. Los machos están activos durante la primavera y el verano, mientras que las hembras presentan ovulación durante el otoño, permanecen gestantes durante el invierno y paren en primavera (Estrada-Flores *et al.* 1990; Méndez de la Cruz *et al.*, 1988; Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993). En esta especie, el incremento en el volumen testicular y el crecimiento folicular se han relacionado con el incremento y el descenso en la temperatura, respectivamente (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988; 1994; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1994). La maduración anticipada de los machos de la población de montaña se ha atribuido a una mayor oferta de alimento, la cual permite tasas de crecimiento mayores previas a la estación reproductora (Méndez de la Cruz *et al.* 1994).

Esta asincronía reproductora es congruente con la definición de protandria, término utilizado para referirse al fenómeno en el que los machos maduran o emergen en la época reproductora más temprano que las hembras. La protandria ocurre comúnmente en diferentes grupos animales. Sin embargo, su estudio teórico y empírico desde su inicio ha estado enfocado principalmente a los insectos (Carvalho *et al.*, 1998; Cueva del Castillo and Nuñez-Farfán, 1999; 2002; Fagerström y Wiklund, 1982; Parker y Courtney 1983; Simmons *et al.*, 1994; Wedell 1992; Wiklund *et al.*, 1992; 1996; Wiklund y Fagerström 1977; Wiklund y Solbreck, 1982; Zonneveld, 1996), mientras que los estudios en vertebrados son escasos (Iason, 1989; Michener, 1983; Morbey, 2000; 2002).

La maduración anticipada de machos se ha documentado en varias especies de lagartijas del género *Sceloporus*, pero solo se le ha asociado a factores ambientales. También, la emergencia anticipada de machos de los sitios de hibernación para reproducirse se reconoce como un fenómeno común en lagartijas de ambientes estacionales (Gregory, 1982; Olsson y Madsen, 1996; Olsson *et al.*, 1999; Saint-Girons 1982), pero no se ha buscado explicar su posible papel adaptativo.

El objetivo central de este trabajo fue determinar si la maduración anticipada de los machos de *S. mucronatus* es una característica que se encuentra bajo efecto de la selección intrasexual. Se esperaba que las diferencias en la fecha de maduración de los machos, dentro de la estación de reproducción, tuvieran un efecto sobre su adecuación. Además se evaluó el efecto de la maduración anticipada de los machos de esta población sobre características fundamentales de las estrategias de historia de vida como son, el crecimiento y la edad a la cual alcanzan la madurez sexual. Como objetivos particulares se plantearon: 1) Establecer si la fecha de maduración de los machos afecta de manera directa su probabilidad de apareamiento, 2) Determinar el efecto del tamaño corporal y el tamaño del territorio que logran adquirir los machos, sobre su oportunidad de apareamiento, 3) Comprobar si el esperma depositado por los primeros machos en iniciar su actividad de reproducción es viable y puede fertilizar exitosamente los huevos de hembras que ovulan cuatro meses después de las cópulas, y 4) Determinar si la maduración anticipada de los machos de la población de montaña, tiene alguna repercusión sobre las tasas de crecimiento desde que nacen hasta llegar a la adultez, así como sobre la edad a la que alcanzan la talla mínima de madurez sexual.

CARVALHO, M. C., P. C. D. QUEIROZ Y A. RUSZYCK. 1998. Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia* 116:98-102.
CREWS, D. 1975. Psychobiology of reptilian reproduction. *Science* 189:1059-1065.

- CUEVA DEL CASTILLO, R. Y J. NUÑEZ-FARFÁN. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53(1):209-215.
- _____. 2002. Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos* 96:217-224.
- DUVALL, D., L. J. GUILLETTE JR. Y R. E. JONES. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. *In*: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 13D. Pp. 201-231. London Academic Press.
- FAGERSTRÖM, T. Y C. WIKLUND. 1982. Why do males before females?. Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia* 52:164-166.
- FERIA-ORTÍZ M. 1986. Contribución al conocimiento del ciclo de vida de *Sceloporus torquatus torquatus* (Lacertilia, Iguanidae) al sur del Valle de México. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- FERIA-ORTIZ M., A. NIETO-MONTES DE OCA E I. H. SALGADO-UGARTE (2001) Diet and reproductive biology of the viviparous lizards *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35: 104-112.
- FITCH, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 52:1-247.
- GRANT, B. W. Y A. E. DUNHAM. 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- GREGORY, P. T. 1982. Reptilian hibernation. *In*: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 13. 53-140. London Academic Press.
- GUILLETTE, L. J. JR. Y W. P. SULLIVAN. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus formosus*. *Journal of Herpetology* 19(4):474-480.
- GUILLETTE L. J. JR. Y F. R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ. 1993. The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *Journal of Herpetology* 27: 168-174.
- HO, S. M., S. KLEIS, R. MCPHERSON, G. J. HEISERMANN Y I. P. CALLARD. 1982. Regulation of vitellogenesis in reptiles. *Herpetologica* 39(1):40-50.
- IASON, G. R. 1989. Growth and mortality in mountain hares: the effect of sex and date of birth. *Oecologia* 81:540-546.
- LITCH, P. 1984. Reptiles. *In*: G. E. Lamming eds., *Marshall's physiology of reproduction. Reproductive cycles of Vertebrates*. Vol. 1, 206-231. Churchill Livingstone, New York.
- MARION, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38(1):26-39.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ F. R. Y M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ. 1998. Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Revista de Biología Tropical* 46: 1159-1161.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. R., L. J. GUILLETTE JR., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y G. CASAS-ANDREU. 1988. Reproductive and Fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22(1):1-12.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y O. CUELLAR. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographica* 70(2):59-67.
- MICHENER, G. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:29.38.
- MORBAY, Y. E. 2000. Protandry in Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 57:1252-1257.
- _____. 2002. Protandry models and their application a salmon. *Behavior Ecology* 15(3): 337-343.
- OLSSON, M. Y T. MADSSSEN. 1996. Cost of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizard (*Lacerta agilis* L.). *Copeia* 1996(2):462-464.

- OLSSON, M., T. BIRKHEAD Y R. SHINE. 1999. Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm?. *Biological Journal of the Linnean Society* 66:159-170.
- PARKER, G. A. Y S. P. COURTNEY. 1983. Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology* 105:147-155.
- RAMÍREZ-BAUTISTA A., L.J. GUILLETTE JR, G. GUTIÉRREZ-MAYÉN, Y Z. URIBE-PEÑA. 1996. Reproductive biology of the lizard *Eumeces copei* (Lacertilia; Scincidae) from the Eje Neovolcanico, Mexico. *Southwestern Naturalist*. 41:103–110.
- RAMÍREZ-BAUTISTA A., J. BARBA-TORRES, Y L.J. VITT. 1998. Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretaro, México. *Journal of Herpetology*. 32:18–24.
- RAMÍREZ-BAUTISTA A., O. RAMOS-FLORES Y J. W. SITES JR. 2002. Reproductive Cycle of the Spiny Lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central México. *Journal of Herpetology* 36(2): 225–233.
- SAINT-GIRONS, H. 1982. Reproductive cycles of male snake and their relationship with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38:5-16.
- VILLAGRÁN-SANTA CRUZ M., F. R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ, Y L. PARRA-GÁMEZ. 1994. Ciclo espermatogénico del lacertilio *Sceloporus mucronatus* (Reptilia: Phrynosomatidae). *Revista de Biología Tropical*. 42:289–296.

CAPITULO 1

Artículo de Revisión

Protandria, Hipótesis y Evidencia

El comportamiento estacional caracterizado por la **anticipación fisiológica** en la **maduración sexual** de los machos con respecto a las hembras fue reconocido originalmente por Darwin (1871), y posteriormente denominado por Wiklund y Fagerstrom (1977) como protandria, término utilizado también para referirse al hermafroditismo secuencial. Dentro del estudio de la protandria se incluyen la maduración de los machos antes que las hembras, el comportamiento de aparición diario de los machos antes que las hembras, conocido como **comportamiento pionero** (Harare *et al.*, 2000); el **arribo temprano de los machos** a sitios de reproducción en especies migratorias (Potter, 1989; Moore *et al.*, 1990; Roseland *et al.*, 1990; Landolt *et al.*, 1992; Otahal, 1995; Izhaki y Maitav, 1998); y su **emergencia** para la reproducción en especies estacionales que tienen un período de hibernación previo al apareamiento (Olsson y Madsen, 1996). Considerando este texto, nos referiremos a **arribo** para el caso de la migración y como **emergencia** para las demás “formas” de anticipación.

La protandria está restringida a poblaciones con una estación reproductora discreta o en las cuales no hay traslape de generaciones (Singer, 1982; Nylin *et al.*, 1993, pero ver Bradshaw, 1997), características propias de especies semélparas, como muchos insectos solitarios, avispas subsociales y arañas anuales. En estas especies, es común que los machos emerjan de estados de desarrollo pre-reproductivo antes que las hembras (Wiklund y Fagerström, 1977; Fagerström y Wiklund, 1982; Wiklund y Solbreck, 1982; Parker y Courtney, 1983; Iason, 1989; Gunnarsson y Jonson, 1990; Wedell, 1992; Wiklund *et al.*,

1992; 1996; Masumoto 1994; Simmons *et al.*, 1994; Zoneveld, 1996; Schneider, 1997; Carvalho *et al.*, 1998; Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán, 1999; 2002). En el caso de peces salmónidos, los machos arriban a los sitios de reproducción antes que las hembras y establecen jerarquías (Morbey, 2000; 2002). Sin embargo, esta conducta también es frecuente en especies iteróparas. Hasta ahora se ha documentado en vertebrados que hibernan, como mamíferos (Michener, 1983) y reptiles de zonas templadas (Olsson y Madsen, 1996; Olsson *et al.*, 1999). También se conoce en especies migratorias, principalmente aves (Moore *et al.*, 1990; Otahal, 1995; Izhaki y Maitav, 1998; Kokko, 1999), así como en anfibios que se reproducen en cuerpos de agua estacionales (Semlitsch *et al.*, 1993). En estos casos los machos emergen o arriban antes que las hembras durante la estación de reproducción.

PROTANDRIA COMO RESULTADO INDIRECTO DE SELECCIÓN NATURAL

Diversas hipótesis se han propuesto para explicar la ocurrencia de protandria. La protandria puede ser un resultado **indirecto** de la selección natural, La protandria puede ser un subproducto de la selección natural actuando sobre el tamaño corporal (Wiklund y Solbreck, 1982; Thornhill y Alcock, 1983). Si las hembras más grandes, o los machos más pequeños son favorecidas por selección natural, o si las tasas de desarrollo son similares para ambos sexos, las hembras emergerán más tarde (Wiklund y Solbreck, 1982; Thornhill y Alcock, 1983), resultando en poblaciones protándricas. La protandria también puede presentarse de manera incidental si existen condiciones ambientales adversas que favorezcan a las hembras que emergen tarde (Semlitsch *et al.*, 1993; Morbey e Ydenberg, 2001). El grado de protandria dependerá de la susceptibilidad de cada sexo al ambiente y podrá variar de acuerdo a las condiciones particulares en cada estación. También, si el momento óptimo para que los

machos maduren sexualmente se presenta anticipadamente con respecto al de las hembras, habrá protandria. Si existen restricciones fisiológicas que ocasionen que los procesos de espermiogénesis y ovogénesis ocurran bajo condiciones ambientales diferentes, (Duvall *et al.*, 1982; Ho *et al.*, 1982; Marion, 1982; Grant y Dunham, 1990; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988). En algunos reptiles los machos emergen anticipadamente de los sitios de hibernación para producir y madurar más esperma (Olsson y Madsen, 1996). Por otra parte, en especies migratorias, arribar temprano quizás confiere ventajas a los machos porque cuentan con más tiempo para reemplazar los recursos que invierten durante la migración, antes de que lleguen las hembras.

Se ha planteado que la segregación temporal en maduración y receptividad entre individuos de ambos sexos, al parecer representa un mecanismo para evitar la endogamia, ya que hermanos y hermanas maduran en sitios cercanos. Esta forma de protandria se observa en arañas subsociales, *Anelosimus cf. jucundus*, en las cuales se presenta una receptividad retardada por parte de las hembras (Bukowski y Avilés, 2002). Esta hipótesis debería estar asociada al efecto directo de la selección natural, ya que supone un efecto negativo de la endogamia, la depresión por endogamia.

LA PROTANDRIA COMO RESULTADO DIRECTO DE SELECCIÓN

La protandria puede ser **adaptativa**. Las diferencias en el momento de emergencia entre machos y hembras por sí mismas, pueden tener un efecto directo sobre la adecuación de los organismos de ambos sexos (Wiklund y Fagerström, 1977; Fagerström y Wiklund, 1982; Wiklund y Solbreck, 1982). Las presiones selectivas que favorecen las diferencias en el momento de emergencia, pueden estar asociadas a la selección natural o sexual.

Selección natural actuando sobre las hembras

La mayoría de estudios de protandria han analizado las ventajas que tiene esta conducta para los machos (Wiklund y Fagerström, 1977; Wiklund y Solbreck, 1982; Hastings, 1989; Wiklund y Forsberg, 1991; Wedell, 1992; Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán, 1999; Morbey, 2003), pero el punto de vista de las hembras ha sido escasamente considerado (Fagerstrom y Wiklund, 1982; Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán, 2002). La protandria puede favorecerse si las hembras reducen los costos de emerger temprano (Fagerstrom y Wiklund, 1982). La protandria será favorecida si se reduce el riesgo asociado de morir antes de aparearse, o de aparearse con machos infértiles (Scott, 1977; Fagerström y Wiklund, 1982; Zoneveld y Metz, 1991; Olsson y Madsen, 1996; Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán, 2002). La evidencia a favor de esta hipótesis es muy escasa. Un estudio en el chapulín *Sphenarium purpurascens*, demostró una clara relación entre los tiempos de maduración y la probabilidad de ser apareadas. Las hembras que emergieron a la mitad del período, mostraron mayor éxito de apareamiento y longevidad que las que emergieron temprano o tarde (Cueva del Castillo y Nuñez Farfán, 2002). En este caso las hembras son favorecidas por emerger durante el período de mayor densidad y con una proporción sexual sesgada hacia los machos.

Una segunda hipótesis plantea que se puede favorecer protandria si las hembras que emergen tarde tienen posibilidad de **elegir a machos con mayor adecuación** (protándricos que sobreviven más tiempo) (Wang *et al.*, 1990). Sin embargo, bajo este planteamiento debemos suponer que la capacidad de sobrevivencia de los machos es heredable, y que las hembras evitan a los machos “tramposos” que maduran tarde. Es difícil suponer que las hembras tienen la capacidad de distinguir entre los machos protándricos que han sobrevivido

y aquellos que han madurado tarde. Además, si ese fuera el caso, los machos “tramposos” nunca serían elegidos y por lo tanto no existirían.

Selección sexual sobre los machos

La hipótesis más estudiada y la única que ha recibido tratamiento teórico, plantea que la protandria surge por selección intrasexual actuando sobre los machos para maximizar las oportunidades de apareamiento (Wiklund y Fagerström, 1977; Botterweg, 1982; Fagerström y Wiklund, 1982; Wiklund y Solbreck, 1982; Bulmer, 1983; Iwasa *et al.*, 1983; Parker y Courtney, 1983; Wedell, 1992; Wiklund *et al.*, 1992; 1996; Simmons *et al.* 1994; Zonneveld, 1996; Carvalho *et al.*, 1998; Olsson *et al.*, 1999; Morbey, 2002). Bajo esta hipótesis, la protandria es adaptativa si los machos protándricos obtienen un mayor número de apareamientos con respecto a los que maduran tarde (Wiklund y Fagerström, 1977; Thornhill y Alcock, 1983). Por lo tanto, el grado de protandria depende de factores que afectan la posibilidad de apareamiento de los machos (Morbey e Ydenberg, 2001). La protandria puede presentarse, de manera indirecta aun sin haber ventaja por tener los primeros apareamientos. Esto ocurre si el ser protándrico les permite a los machos obtener recursos diferentes a parejas (territorios u otro), que facilitan el acceso a las hembras y por ende determinan un mayor éxito de apareamiento (Kokko, 1999; Morbey e Ydenberg, 2001).

Los primeros modelos de protandria se basan en supuestos estrictos, adecuados básicamente a la biología de los insectos. Sin embargo, actualmente se reconoce que algunos de los supuestos son bastante simplistas y que en ciertos casos puede haber protandria en una población, aunque éstos no se cumplan a cabalidad (Morbey, 2000). Es así que trabajos recientes han incluido nuevas condiciones que hacen los modelos más robustos (Zonnevel y

Metz, 1991; Parker y Courtney, 1983; Zonneveld, 1992, 1996; Kleckner *et al.*, 1995; Morbey y Abrahams, 2004).

De manera general, la protandria está restringida a poblaciones con una **estación reproductora discreta** o en las cuales no hay traslape de generaciones (Singer, 1982; Nylin *et al.*, 1993, pero ver Bradshaw, 1997). Si las generaciones se solapan se reduce la ventaja para machos protándricos, ya que los machos que emergen tarde en una estación tienen la posibilidad de emerger tempranamente en la siguiente.

Uno de los supuestos fundamentales de los modelos de protandria, es la existencia de múltiples apareamientos en los machos y **monogamia por parte de las hembras** (paternidad asegurada) (Wiklund y Fagerström, 1977; Fagerström y Wiklund, 1982; Wiklund y Solbreck, 1982). Bajo este supuesto, en un sistema poliándrico no podría haber protandria ya que el pico de disponibilidad de hembras estaría al final de la estación, reduciéndose la ventaja para los machos que emergen temprano (Parker y Courtney, 1983; Zonneveld, 1992). No obstante, se ha demostrado que la protandria también puede ocurrir en poblaciones poliándricas (Parker y Courtney, 1983; Morbey y Abrahams, 2004), si existen mecanismos que favorecen el éxito reproductivo de los machos que emergen primero, como: la precedencia del primer esperma, si los machos pueden competir numéricamente por la fertilización al mezclarse el esperma (Parker y Courtney, 1983; Wang *et al.*, 1990; Wedell, 1991; Simmons *et al.*, 1994), o si las hembras depositan todos o la mayor parte de los huevos luego del primer apareamiento (Thornhill y Alcock, 1983, Hastings, 1989).

Los modelos asumen, de manera implícita, que las hembras poseen igual fecundidad (Wiklund y Fagerström, 1977). Sin embargo, en muchas especies la **fecundidad de las hembras** es variable ya sea en función del tamaño corporal o de la edad. En tal caso, la

abundancia de hembras por sí sola, no refleja acertadamente su valor como recurso para los machos. Modelos recientes que incorporan la fecundidad diferencial de las hembras, predicen un mayor grado de protandria si las primeras hembras en emerger tienen una alta fecundidad (Kleckner *et al.*, 1995) o si la fecundidad decrece con el número de oviposiciones (Zonneveld, 1992, 1996).

Una **alta longevidad de los machos** también favorece la ocurrencia de protandria. Un macho puede ser más protándrico cuando la posibilidad de morir antes de reproducirse es menor (Botterweg, 1982; Bulmer, 1983; Iwasa *et al.*, 1983; Parker y Courtney, 1983, Thornhill y Alcock, 1983; Wiklund *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 1990). En este caso, todos los machos se favorecen de emerger el primer día, ya que esperan sobrevivir toda la estación. De lo contrario, con una alta probabilidad de morir, los machos cuentan con poco tiempo para aparearse y deben emerger lo más cerca posible de las hembras, haciéndolos menos protándricos.

Finalmente, el modelo formulado por Zonneveld y Metz (1991), supone que la tasa de apareamiento depende de la densidad y predice que la protandria debe ser más pronunciada en poblaciones con **alta densidad poblacional**, donde la competencia por adquirir parejas ha de ser más intensa (p.e. Kleckner *et al.*, 1995; Bradshaw *et al.*, 1997). Así, el grado de protandria será mayor conforme aumenta el número de machos, ya que la abundancia de hembras vírgenes depende de la proporción sexual.

Evidencia de la hipótesis de selección sexual

La protandria actualmente es reconocida como un fenómeno común entre los diferentes grupos animales. Aunque la hipótesis de selección sexual ha sido la más estudiada,

hasta el momento no hay evidencia suficiente de que la protandria represente ventajas para el éxito de apareamiento de los machos. La mayor parte de la evidencia a favor de la hipótesis de selección sexual procede de especies de insectos, en las que se ha encontrado que la fecha de emergencia de los machos tiene un efecto sobre su éxito de apareamiento o la probabilidad de encuentro con hembras (himenópteros: Hastings, 1989; Harare *et al.*, 2000; lepidópteros: Elgar y Pierre, 1988; ortópteros: Wedell, 1992; Cueva de Castillo y Núñez Farfán, 1999; plecópteros: Moreira y Peckaisky, 1994).

En otros casos, la protandria ha evolucionado debido a la competencia entre machos por sitios de encuentro con hembras, y los machos que eclosionan temprano tienen más encuentros con hembras gracias a la obtención de mejores territorios (grillos, Wang *et al.*, 1990). En vertebrados, esta forma de protandria es conocida en especies de aves migratorias y al parecer hay una relación clara entre la fecha de arribo de los machos a los sitios de reproducción y la obtención de territorios. Los machos que arriban más temprano a los sitios de reproducción, generalmente consiguen los mejores territorios y por ende tienen el mayor éxito de apareamiento. En este caso el grado de protandria está dado por el beneficio de ganar un territorio de alta calidad (gran tamaño, buena disponibilidad de recursos, etc.), a costa del riesgo que representa migrar o emerger temprano en la estación (p.e. enfrentar condiciones ambientales desfavorables) (Revisado en Forsmeier, 2002). En especies no territoriales (leks), los machos protándricos pueden maximizar las oportunidades de apareamiento al establecer jerarquías y ser más dominantes (Morbey e Ydenberg, 2002).

Probabilidad de apareamiento y éxito reproductor

Uno de los supuestos teóricos fundamentales de la hipótesis de selección sexual, señala que todos los apareamientos a diferentes tiempos son equivalentes en ganancia en adecuación, es decir que el éxito reproductivo iguala al éxito de apareamiento. Este supuesto al parecer no representa problemas en especies monándricas, o en las cuales hay paternidad asegurada. Sin embargo, en el caso de especies poliándricas pueden existir diferencias en paternidad determinadas por la calidad o cantidad de esperma depositado, o incluso por la existencia de elección críptica por parte de la hembra. La selección sexual no ocurre sólo antes de la copula, conduciendo a la evolución de características epigámicas en machos, sino que también puede darse después de la cópula, los machos protándricos deberán tener ventaja al competir no solo por el acceso a las hembras (Davies 1978; Wickman, 1985) o sitios de emergencia y/o encuentro de hembras (Elgar y Pierce, 1988; Wang *et al.*, 1990), sino que también a nivel de competencia espermática.

Algunos trabajos han demostrado que aunque existan mecanismos de selección pos-cópula, la ventaja para los machos protándricos existe. En grillos, *Decticus verrucivorus* se sabe que existe mezcla de esperma, sin embargo los machos protándricos se benefician porque la tasa de ovoposición de las hembras decrece en el tiempo. Así los machos que copulan con hembras vírgenes tienen ventaja en paternidad y los machos pueden determinar el estado de las hembras, y destinan espermitecas de diferente tamaño dependiendo de la calidad de la hembra (Wedell, 1992). De manera similar en *Requena verticalis*, existe ventaja en adecuación para los machos que maduran primero ya que el primer macho en copular con una hembra tiene alta confianza de paternidad (Simmons *et al.*, 1994).

¿DIFERENTES HIPÓTESIS PARA CADA CASO?

Es difícil establecer de manera clara y general, cuales son condiciones para la ocurrencia de protandria. Aunque existen generalizaciones que se cumplen para todas las especies en que se presenta, el estudio de este fenómeno se ha sesgado dependiendo del grupo taxonómico. Por ejemplo, la hipótesis de selección sexual se ha puesto a prueba principalmente en especies de artrópodos, mientras que la hipótesis de ganancia en rango. Los demás grupos de vertebrados en general han sido menos estudiados, a pesar que trabajos en peces, anfibios y reptiles han arrojado ideas novedosas al respecto (Morbey, 2000, 2002; Olsson y Madsen, 1996, Olsson *et al.*, 1999; Semlitsch *et al.*, 1993). Hay que tomar en cuenta que las hipótesis no son mutuamente excluyentes. Al analizar el fenómeno, se deben considerar hipótesis alternativas a la más plausible, aunque las características propias del sistema de apareamiento de la especie o los requerimientos selectivos para machos y hembras parezcan restar importancia a las demás hipótesis.

La hipótesis de oportunidad de apareamiento para los machos, es la más estudiada hasta el momento y sobre la cual se han fundamentado la mayoría de modelos de protandria. Es necesario desarrollar modelos teóricos para las demás hipótesis, que permitan generar predicciones en cada caso particular. Además, se deben tomar en consideración dentro de los modelos, todos los factores que pueden influir sobre la ocurrencia de protandria, como el grado de poliginia y poliandria, territorialidad, competencia espermática y la variación temporal en estas características.

Por otra parte, las hipótesis explican por qué protandria existe pero no como ocurre (causa próxima) y si el tiempo de maduración no puede ser ajustado a factores ecológicos y sociales que definan un grado de protandria óptimo, el resultado reproductivo se verá

comprometido. También, es posible que la fecha de emergencia esté controlada parcialmente por factores genéticos, dada la alta heterogeneidad ambiental y el azar (Tatar, 1984; Baughman *et al.*, 1988; Wang *et al.*, 1990). Así, la protandria puede presentarse en una población y tener una ventaja adaptativa, pero a la vez puede variar e incluso no presentarse, dependiendo de factores externos. Es necesario entonces que además de explicar la significancia adaptativa de la protandria, se logre entender el mecanismo que la genera.

Una clara comprensión de este fenómeno requiere que el estudio de la protandria se aborde desde un enfoque comparativo, incluyendo otras poblaciones con diferente estrategia reproductiva y con otras especies del género en las cuales se presenta el fenómeno, así como diferentes generaciones dentro de una misma población.

LITERATURA CITADA

- BAUGHMAN, J. F. 1991: Do protandrous males have increased mating success? The case of *Euphydryas editha*. *American Naturalist* 138:536-542.
- BOTTERWEG, P. F. 1982. Protandry in the pine looper, *Bupalus piniarius* (Lep., Geometridae); an explanatory model. *Netherland Journal of Zoology*. 32:169-193
- BRADSHAW, W. E., C. M. HOLZAPFEL, C. M. KLECKNER Y J. J. HARD. 1997. Heritability of development time and protandry in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomia smithii*. *Ecology* 78: 969-976.
- BUKOWSKI T. C. Y L. AVILÉS. 2002. Asynchronous maturation of the sexes may limit close inbreeding in a subsocial spider. *Canadian Journal of Zoology* 80(2002): 193-198.
- BULMER, M. G. 1983. Models for the evolution of protandry in insects. *Theoretical Population Biology*, 23: 314-322.

- CARVALHO, M. C., P. C. D. QUEIROZ Y A. RUSZYCK. 1998. Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia* 116:98-102.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. Y J. NUÑEZ-FARFÁN. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53(1):209-215.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. Y J. NUÑEZ-FARFÁN. 2002. Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos* 96:217-224.
- DARWIN, C. E. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London. Pp. 1-399.
- DUVALL, D., L. J. GUILLETTE JR. Y R. E. JONES. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. In: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 13D. 201-231. London Academic Press.
- FAGERSTRÖM, T. Y C. WIKLUND. 1982. Why do males before females?. Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia* 52:164-166.
- GRANT, B. W., Y A. E. DUNHAM. 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:1765-1776.
- GREGORY, P. T. 1982. Reptilian hibernation. In: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 13. 53-140. London Academic Press.
- GUNNARSSON, B. Y J. JOHNSON. 1990. Protandry and moulting to maturity in the spider *Pityohyphantes phrygianus*. *Oikos* 59:205-212.
- HASTINGS, J. 1989. Protandry in western cicada killer wasps, (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:255-260

- IASON, G. R. 1989. Growth and mortality in mountain hares: the effect of sex and date of birth. *Oecologia* 81:540-546.
- IMS, R. A. 1990. Determinants of natal dispersal and space use in the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus*. *Oikos* 57:106–113.
- IWASA, Y., F. J. ODENDAAL, D. D. MURPHY, P. R. EHRLICH Y A. E. LAUNER. 1983. Emergences patterns in male butterflies: A hypothesis and a test. *Theoretical Population Biology* 23: 363-379.
- IZHAKI, I. Y A. MAITAV. 1998. Blackcaps *Sylvia atricapilla* stopping over at the desert edge: inter- and intrasexual differences in spring and autumn migration. *Ibis*, 140: 234-249.
- KLECKNER, C. A., W. A HAWLEY, W. E. BRADSHAW, C. M HOLZAPFEL Y I. J. FISHER. 1995. Protandry in *Aedes sirensis*: the significance of temporal variation in female fecundity. *Ecology* 76: 1242-1250.
- KOKKO, H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68:940-950.
- LITCH, P. 1984. Reptiles. In: G. E. Lamming eds., *Marshall's physiology of reproduction. Reproductive cycles of Vertebrates. Vol. 1*, 206-231. Churchill Livingstone, New York.
- MARION, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38(1):26-39.
- MASUMOTO, T. 1994. Male emergence timing and mating success in the funnel-web spider, *Agelena limbata*. *Ecological Research* 9:159-165.

- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. R., L. J. GILLETTE JR., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y G. CASAS-ANDREU. 1988. Reproductive and Fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22(1):1-12.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y O. CUELLAR. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographica* 70(2):59-67.
- MICHENER, G. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:29-38.
- MOORE F. R., P. KERLINGER Y T. R. SIMONS. 1990. Stopover on a gulf coast barrier island by spring trans-gulf migrants. *Wilson Bulletin* 102:487-500.
- MORBAY, Y. E. 2000. Protandry in Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 57: 1252-1257.
- _____. 2002. Protandry models and their application a salmon. *Behavior Ecology* 15(3): 337-343.
- MORBAY, Y. E. Y R. C. YDENBERG. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecological Letters* 4: 663-673.
- OLSSON, M. Y T. MADSEN. 1996. Cost of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizard (*Lacerta agilis* L.). *Copeia* 1996(2):462-464.
- OLSSON, M., T. BIRKHEAD Y R. SHINE. 1999. Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm?. *Biological Journal of the Linnean Society* 66:159-170.

- OTAHAL, C. D. 1995. Sexual differences in Wilson's Warbler Migration. *Journal of Field Ornithology* 66:60-69.
- PARKER, G. A. Y S. P. COURTNEY. 1983. Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology* 105:147-155.
- PRICE, T., M. KIRKPATRICK Y S. J. ARNOLD. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240:798-799.
- SAINT-GIRONS, H. 1982. Reproductive cycles of male snake and their relationship with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38:5-16.
- SEMLITSCH R. D., D. E. SCOTT, J. H. K. PECHMANN Y J. W. GIBBONS. 1993. Phenotypic variation in the arrival time of breeding salamanders: individual repeatability and environmental influences. *Journal of Animal Ecology* 62:334-340.
- SIMMONS, L. W., T. LLORENS, M. SCHINZING, D. HOSKEN Y M. CRAIG. 1994. Sperm competition selects for male mate choice and protandry in the bushcricket, *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigonidae). *Animal Behavior* 47:117-122.
- SINGER, M. C. 1982. Sexual selection for small size in male butterflies. *American Naturalist* 119:440-443.
- TATAR, M. 1984. Protandry in physiological time. *Oikos* 43(3): 413-414.
- THORNHILL, R. Y J. ALCOCK. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press., Cambridge, M.A.
- WANG, G., M. D. GREENFIELD Y L. E. SHELLY. 1990. Intermale competition for high-quality host plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:191-198.

- WEDELL, N. 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:301-308.
- WICKMAN, P.O. 1985. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 233-238.
- WIKLUND, C. Y T. FAGERSTRÖM. 1977. Why do males before females?. A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31:153-158.
- WIKLUND, C. Y C. SOLBRECK. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. *Evolution* 36(1):56-62.
- WIKLUND, C., S. NYLIN Y J. FORSBERG. 1991. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi*. *Oikos* 60:241-250.
- WIKLUND, C., P. WICKMAN Y S. NYLIN. 1992. A sex difference in the propensity to enter direct diapause development: a result of selection for protandry. *Evolution* 46(2):519-528.
- WIKLUND, C., V. LINDFORS Y J. FORSBERG. 1996. Early male emergence and reproductive phenology of the adult overwintering butterfly *Gonepteryx rhamni* in Sweden. *Oikos* 75:227-240.
- ZONNEVELD, C. 1996. Being big emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies. *American Naturalist* 147(6) 946-965.
- ZONNEVELD, C. Y J. A. J. METZ. 1991. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. *Theoretical Population Biology* 40:308-321.

CAPITULO 2

Inicio de la actividad reproductora estacional de los machos de la lagartija

***Sceloporus mucronatus* y su efecto sobre la probabilidad de apareamiento.**

RESUMEN—. Realizamos observaciones de la conducta de machos y hembras adultos de la lagartija *Sceloporus mucronatus* durante una estación reproductora, en una población de montaña que presenta asincronía en los ciclos de reproducción entre sexos. Buscamos determinar si: 1) el momento en que maduran los machos en la estación de reproducción afecta su oportunidad de apareamiento; 2) existe relación entre el momento en que los machos maduran y su tamaño corporal, con el área del territorio adquirido; y 3) hay un efecto del tamaño corporal y del área del territorio de los machos, sobre su probabilidad de apareamiento. Determinamos el momento de maduración de los machos con base en parámetros conductuales. Estimamos el tamaño de los territorios por el método del mínimo polígono convexo y la probabilidad de apareamiento para cada macho de manera indirecta por medio del índice de permanencia. La oportunidad de apareamiento de los machos no estuvo relacionada con la fecha en que iniciaron su actividad conductual. El tamaño corporal de los machos no tuvo relación con el tamaño del territorio obtenido, pero si mostró un efecto importante sobre su oportunidad de apareamiento. Los machos que iniciaron primero su actividad lograron la mayor oportunidad de apareamiento de manera indirecta a través de la obtención de territorios de gran tamaño; sin embargo, no podemos concluir que la maduración anticipada de los machos de *S. mucronatus* es una característica adaptativa, producto de selección sexual.

Palabras clave: Asincronía reproductora, Selección sexual, Territorio, Tamaño, *Sceloporus*.

En lagartijas vivíparas de grandes altitudes y de zonas tropicales, es común la asincronía entre los ciclos de reproducción de machos y hembras (Jones *et al.*, 1997; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988, 1999; Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz 1998; Ramírez-Bautista 2002; Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992). El desfase en el patrón reproductivo de estas lagartijas corresponde con la definición de protandria, ya que la reproducción es estacional y los machos maduran (alcanzan su máxima actividad gonadal) tres meses antes que las hembras. Esta asincronía reproductora se ha explicado fundamentalmente como producto de una restricción ambiental, resultado de las características ambientales, principalmente la temperatura y la precipitación, sobre los procesos fisiológicos involucrados en la reproducción (Crews, 1975; Duvall *et al.*, 1982; Ho *et al.*, 1982; Marion, 1982; Saint-Girons, 1982; 1984; Litch, 1984; Guillette y Sullivan, 1985).

Sin embargo, se considera que la selección sexual es una de las fuerzas más importantes que promueve la maduración anticipada de los machos (Darwin, 1871; Wiklund y Fagerstrom, 1977; Fagerström y Wiklund, 1982.; Michener, 1983; Parker y Courtney, 1983; Wedell, 1992; Cueva del Castillo y Núñez Farfán, 1999). Cuando la selección sexual es intensa los machos que maduran (emergen o arriban para reproducirse) primero obtienen un mayor número de apareamientos que aquellos que lo hacen más tarde (Cueva del Castillo y Núñez Farfán, 1999; Kokko, 1999, Kokko *et al.*, 2006; Moller, 1994). Esta competencia por madurar temprano se espera que sea más intensa en especies polígamas, donde algunos machos se aparean con muchas hembras, mientras otros no logran aparearse. De manera indirecta, la competencia entre machos por recursos como el territorio, que facilitan el acceso a las hembras, puede también favorecer la evolución de la protandria (Kokko, 1999; Kokko *et al.*, 2006; Morbey e Ydenberg, 2001).

Sceloporus mucronatus es una lagartija vivípara con reproducción estacional. En una población de montaña se presenta asincronía entre los ciclos de reproducción de machos y hembras. Durante el verano, los machos alcanzan su máxima actividad testicular, establecen territorios de apareamiento que defienden de otros machos con despliegues y agresiones. Las hembras, alcanzan su máxima actividad ovárica sólo hasta el otoño y la gestación transcurre durante el invierno hasta la primavera, cuando ocurren los nacimientos (Méndez de la Cruz *et al.*, 1988). La asincronía reproductora en este caso también se ha atribuido a factores ambientales que ocasionan que los eventos de espermatogénesis y ovulación ocurran en diferente tiempo (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988, 1994). Con este trabajo buscamos determinar si la maduración anticipada de los machos en esta población de *S. mucronatus* es una característica adaptativa moldeada por selección sexual, es decir si el momento en que maduran los machos determina su probabilidad de apareamiento. Esperábamos que si la maduración anticipada de los machos con respecto a las hembras es adaptativa, los machos que maduran primero en la estación reproductora tuvieran una mayor probabilidad de apareamiento con respecto a los que lo hacen más tarde.

En lagartijas territoriales, los machos pueden incrementar sus probabilidades de apareamiento de manera directa o indirecta a través de la adquisición de un territorio (Abell, 1997; Haenel *et al.*, 2003). Por eso, también analizamos las diferencias en el tamaño del territorio que logran adquirir los machos de *S. mucronatus* y su relación con la oportunidad de apareamiento. Esperábamos que los machos que lograran obtener territorios de mayor tamaño, tuvieran una mayor probabilidad de apareamiento.

Por último, tomando en cuenta que el tamaño corporal es uno de los principales determinantes del éxito de apareamiento en lagartijas, especialmente en aquellas territoriales

(Stamps, 1983, 1991; Baird *et al.*, 1996; Olsson y Shine, 1996; Olsson y Madsen, 1998), analizamos el efecto que tiene el tamaño corporal de los machos sobre el tamaño del territorio y sobre la probabilidad de apareamiento. Esperábamos que los machos con mayores tallas obtuvieran los territorios más grandes y alcanzaran una mayor probabilidad de apareamiento.

MÉTODOS

Área de Estudio

Trabajamos en una parcela de una hectárea, en el Valle de la Cantimplora, Cerro el Ajusco, México D. F. (19°12'40"N y 99°16'55"O) ubicado a una altitud de 3375 msnm. El área se caracteriza por tener una topografía ondulada con numerosas rocas basálticas que se presentan en aglomeraciones distribuidas de manera discontinua, muchas de las cuales presentan grietas de forma y tamaño variable. Las rocas sirven a lagartijas de percha para asolearse y las grietas son utilizadas como refugio.

Trabajo de Campo

Hicimos seguimiento a 30 machos y 42 hembras adultos. Marcamos cada individuo de manera individual en el dorso con pintura blanca, para permitir su identificación a distancia. Realizamos observaciones diarias de conducta desde el 18 de Mayo hasta el 8 de Agosto de 2004, para tener registros de la actividad de los individuos desde antes de que iniciaran la actividad reproductora y establecieran territorios.

Realizamos las observaciones entre dos personas, con ayuda de binoculares y durante el período de mayor actividad de estas lagartijas (9:00 y 15:00 horas). En caso de lluvia o neblina, no realizamos observaciones ya que los individuos permanecen ocultos dentro de las

grietas. La parcela se dividió en dos secciones, una de ellas con un solo punto de observación que permitía visualizar 15 individuos. En la otra sección se ubicaron dos puntos de observación desde los cuales se siguieron los demás individuos. El tiempo de observación fue de seis horas en cada sección, distribuido en tres sesiones de dos horas. Los dos observadores rotamos los puntos entre cada sesión, para evitar observar siempre los mismos individuos. El muestreo fue de tipo focal (sobre los machos), invirtiendo en cada individuo cinco minutos de observación durante cada sesión. De esta manera tenemos un máximo de 15 minutos de registro diario para cada individuo.

Tomamos de manera individual datos de la ubicación, hora y número de marca de las lagartijas situadas a menos de 50 cm del individuo focal. También registramos el tipo de comportamiento exhibido por los individuos: 1) Soleamiento, que es una conducta en la cual los individuos permanecen inmóviles con todo el cuerpo en contacto con la roca, 2) Despliegues sexuales y de territorialidad caracterizados por movimientos estereotipados del cuerpo hacia los lados y de la cabeza hacia arriba y abajo, hasta exponer la coloración gular, lateral y/o abdominal característica de la especie (Carpenter y Ferguson, 1977; Carpenter, 1978; Cooper y Burns, 1987; Cooper y Greenberg, 1992; Martins, 1993). Las exhibiciones conductuales en defensa del territorio, además de los despliegues descritos pueden llegar a la agresión física (Observ. personal).

Determinamos el momento de maduración de los machos con base en parámetros conductuales, específicamente los movimientos característicos de la cabeza y el cuerpo en defensa del territorio. Asumimos que la activación de la conducta reproductora, coincide con la activación gonadal como sucede en muchos vertebrados (Knobil y Neill, 1988; Benner y Woodley, 2007) incluyendo los lacertilios, en los cuales se ha demostrado que la

recrudescencia gonadal y la activación estacional de las conductas sexual y territorial, están correlacionadas con el aumento en la concentración de esteroides sexuales en el plasma (Ando *et al.*, 1992; Diaz *et al.*, 1994; Tokarz *et al.*, 1998; Phillips and Millar, 1998; Edwards and Jones, 2001; Radder *et al.*, 2001; Watt *et al.*, 2003).

Debido a que las cópulas no son fácilmente observables en lagartijas (Davis y Ford, 1983; Ruby, 1981), el éxito de apareamiento de los machos es frecuentemente obtenido de manera indirecta con base en índices espaciales (Abell, 1997; Haenel *et al.*, 2003a, b), que han resultado ser estimados razonables del éxito reproductor (Abell, 1997; Haenel *et al.*, 2003; Hews, 1993; Sinervo y Lively, 1996). El más comúnmente utilizado es el índice de solapamiento de áreas, el cual supone que las hembras que comparten parte de su territorio con un macho, son parejas potenciales de éste. En este caso, implementamos un índice similar que denominamos Índice de Permanencia. Este índice se basa en el supuesto que entre mayor tiempo un macho permanece junto a una hembra tiene mayor probabilidad de aparearse con ella. La distancia entre dos individuos considerados pareja potencial fue de máximo 50 cm de distancia. El valor del índice de permanencia (IP) para cada macho (M), se calculó con base en la cantidad de tiempo (t) que una hembra (H₁) o varias hembras (H_n) invirtieron en “acompañarlo” (permaneciendo a menos de 50 cm del macho) durante toda la estación de apareamientos, dividido sobre el tiempo total que observamos en actividad a ese macho (tM).

$$IP(M_1) = \frac{tH_1 + tH_2 + \dots + tH_n}{tM_1}$$

Aplicamos un análisis de rutas para evaluar la relación entre las diferentes variables: fecha de inicio de actividad de los machos, tamaño corporal, tamaño del territorio e índice de permanencia. Este análisis es una extensión de la regresión múltiple, cuyo objetivo es dar estimados de la magnitud y significancia de conexiones causales hipotéticas entre variables, descomponiendo la correlación entre variables para efectos de interpretación (Ortiz-Pulido, 2000; Shipley, 1997). Previo a los análisis, los datos se estandarizaron para obtener variables con media de 0 y desviación estándar de 1, y evitar así problemas de magnitud entre dichas variables (Kingsolver y Schemske, 1991; Petraitis *et al.*, 1996). Utilizamos JMP 6.0 (SAS Institute Inc.) para obtener los valores de correlación y los coeficientes de regresión estandarizados, necesarios para calcular los coeficientes de ruta.

RESULTADOS

El período de actividad reproductora de los machos de *S. mucronatus* en el verano de 2004, tuvo una duración de alrededor de 65 días. El inicio de la actividad comprendió del 3 de Junio, fecha en que se observó al primer individuo exhibir una conducta territorial, y el 24 de Junio cuando se registró el último macho en iniciar su actividad conductual; por lo que la diferencia máxima en el tiempo de maduración entre los machos fue de 21 días. La mayor actividad conductual se registró entre el 23 de Junio y el 11 de Julio, período en el que estuvieron activos la mayor cantidad de individuos (Figura 1).

El análisis de rutas muestra que la fecha de inicio de actividad de los machos no afecta directamente su oportunidad de apareamiento. Sin embargo, los machos que iniciaron primero la actividad reproductora, lograron adquirir territorios más grandes y estos a su vez lograron los mayores valores en el índice de permanencia. Es decir que el inicio de la actividad de los

machos tuvo un efecto indirecto sobre su probabilidad de apareamiento, a través de la obtención de territorios de gran tamaño (Tabla 1, Figura 2).

Los machos de mayor tamaño de *S. mucronatus* tuvieron una mayor probabilidad de apareamiento. El tamaño tuvo un efecto directo sobre la probabilidad de apareamiento de los machos significativamente mayor al que obtienen a través de vías indirectas, ya sea iniciando primero la actividad sexual o por medio de la adquisición de un territorio de gran tamaño (Tabla 1, Figura 2).

DISCUSIÓN

Inicio de la actividad reproductora y oportunidad de apareamiento

Encontramos que la fecha en que los machos maduran (inician la actividad de territorialidad y cortejo) en la estación reproductora, no afecta el número de apareamientos que pueden lograr. Sin embargo, los machos que inician primero la actividad reproductora pueden establecer territorios de mayor tamaño, que a su vez les permite tener una mayor oportunidad de apareamiento. En este caso la competencia entre machos parece estar favoreciendo de manera indirecta la evolución de la protandria, a través de la obtención de buenos territorios. Esto es similar a los que sucede en aves migratorias, en las cuales la ventaja de arribar primero a los sitios de nidación permite a los machos obtener mejores territorios y por ende mayor número de hijos (Kokko, 1999; Morbey e Ydenberg, 2002).

De acuerdo con nuestros resultados la maduración anticipada de los machos de la población de *S. mucronatus* estudiada confiere, aunque de manera indirecta, una mayor oportunidad de apareamiento a los machos que maduran primero en la estación de reproducción. La varianza en adecuación (probabilidad de apareamiento) explicada por tener

un gran tamaño corporal y conseguir un territorio, es superior a la que resulta solo por tener un gran tamaño corporal, indicando que esta característica al parecer es adaptativa en términos del éxito de apareamiento.

Tamaño del Territorio

El tamaño del territorio tuvo un efecto muy importante sobre la probabilidad de apareamiento de los machos de *S. mucronatus*. En lagartijas es común el sistema de apareamiento polígino territorial y se ha visto que el tamaño del territorio representa una ventaja para el éxito de apareamiento de los machos, porque entre mayor es el área defendida pueden solapar el territorio de más hembras y por ende tienen acceso a un mayor número de parejas (Andersson, 1994). En *S. mucronatus* la defensa de territorios es exclusiva de la época reproductora, sugiriendo que su función también es ganar el acceso a parejas. Sin embargo, en *S. mucronatus* de nuestro estudio los territorios de los machos y las áreas ocupadas por las hembras (no observamos defensa de territorio por parte de las hembras), al parecer también están determinados por la presencia de grietas, un recurso muy importante para esta especie de hábitos saxícolas. En este caso, el área de actividad de las hembras durante la época de apareamientos al parecer depende de la “distribución” de los machos, y éstas probablemente buscan territorios de machos con buenos recursos (grietas, alimento).

Durante época no reproductora, las grietas tienen función de protección ante depredadores y las bajas temperaturas, ya que es común observar agregación en solamente algunas de las grietas disponibles (Limón *et al.*, datos no publicados). En época reproductora, la selección de territorios por parte de los machos quizás este dada recursos que interesan a las hembras y favorezcan su éxito de apareamiento, como grietas de buen tamaño que sirvan de

refugio a varios individuos, buena disponibilidad de alimento, rocas con posición estratégica para asolearse o para realizar despliegues.

Tamaño corporal de los machos

El tamaño corporal es una característica muy importante en términos de selección sexual en *S. mucronatus*. Por sí sola confiere a los machos una alta oportunidad de apareamiento. Esto es consistente con lo observado para lagartijas territoriales en las cuales la competencia entre machos, más que la elección por las hembras, es el principal determinante de su éxito de apareamiento (Stamps, 1983; Hews, 1990; Olsson y Madsen, 1998). En estas especies, mayores dimensiones corporales en los machos están relacionadas con competencia intrasexual por el acceso a las hembras (Anderson y Vitt, 1990; Dunham *et al.*, 1978; Fitch, 1976; Lee, 1987; Molina-Borja *et al.*, 1997; Stamps, 1999; Vitt, 1982). De igual forma ocurre en *S. mucronatus*, que también presenta dimorfismo sexual en dimensiones corporales a favor de los machos (Toledo, 2005).

Por otra parte, es interesante que el tamaño corporal no contribuyera para obtener territorios de buena calidad (gran tamaño). Tomando en cuenta que el tamaño del territorio es la característica más importante para los machos a la hora de obtener apareamientos, era de esperar que los machos de mayor talla aprovecharan su superioridad competitiva, defender áreas más grandes y así tener acceso a un mayor número de hembras. Sin embargo, este resultado se debe a que las diferencias en el momento de maduración son las que están determinando la ocupación de territorios, y esta última variable es independiente de la talla de los machos. Además, como lo planteamos anteriormente, al parecer en esta especie la calidad

del territorio de los machos en época reproductora puede depender de otras características no relacionadas con el tamaño del mismo.

Futuras líneas de trabajo

Esta es la primera evidencia del posible papel adaptativo de las diferencias en el tiempo de maduración en lagartijas de este género. Sin embargo, este es la base del un amplio campo de estudio que está por abordar. Nuestro estudio está basado en datos de una sola estación reproductora. Para lograr un entendimiento completo del efecto que tiene la maduración anticipada de los machos de *S. mucronatus* sobre su adecuación, es importante profundizar en ciertos aspectos.

Es necesario que además de explicar la significancia adaptativa de la protandria, se logre entender el mecanismo que la genera. La relación entre el tamaño del territorio y la probabilidad de apareamiento puede variar cada año por diversas causas. Por ejemplo, la condición física alcanzada por los machos al llegar la época de reproducción, fundamental para interacciones agonísticas y defensa de territorios, depende de la energía que se ha almacenado en los cuerpos grasos en los meses anteriores (Méndez de la Cruz *et al.*, 1988). Este es un factor que puede determinar las diferencias entre machos en el momento de alcanzar su máxima actividad gonadal (y hormonal) y estar listos para reproducirse. En el Ajusco, durante el invierno la oferta de alimento es baja y aunque los individuos de *S. mucronatus* no hibernan de manera estricta, la actividad de las lagartijas se reduce debido a las bajas temperaturas (hasta -2°C) y la capacidad para conseguir alimento y almacenar energía para lograr la condición física requerida al llegar el período de apareamientos debe ser variable entre individuos.

Según nuestros resultados, la maduración anticipada de los machos tiene un efecto en su oportunidad de apareamiento. Sin embargo, de acuerdo con nuestras observaciones el patrón de actividad de las hembras durante el periodo de apareamientos permite suponer que existe una alta probabilidad de paternidad múltiple. Es decir que, aunque los individuos que maduran temprano en la estación de reproducción alcanzan una mayor adecuación en términos del número de apareamiento, esto no implica que el éxito reproductivo sea equivalente (Baughman, 1991). Bajo este mismo panorama, debemos determinar si existen dentro de esta población machos no territoriales que también logran acceso a las hembras, pues en este caso la competencia por los apareamientos sería más intensa. Análisis de paternidad permitirán resolver estos cuestionamientos y además comprobar si los índices indirectos son buenos estimados de la oportunidad de apareamiento.

Estas y otras preguntas deben ser abordadas incluyendo otras poblaciones con diferente estrategia reproductiva y con otras especies del género en las cuales se presenta el fenómeno. El estudio comparativo puede aportar nueva información que nos lleve a entender de manera clara cuales son las ventajas selectivas de las diferencias en el tiempo de maduración entre machos y hembras en estas lagartijas.

LITERATURA CITADA

- ABELL, A. J. 1997. Estimating paternity with spatial behaviour and DNA fingerprinting in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 41(4):217-226.
- ANDO, S., G. CIARCIA, M. L. PANNO, E. IMBROGNO, G. TARANTINO, M. BUFFONE, E. BERARDI, F. ANGELINI Y V. BOTTE. 1992. Sex steroids levels in the plasma and testis during the

- reproductive cycle of lizard *Podarcis s. sicula* Raf. General Comparative Endocrinology 85: 1-7.
- ANDERSON, R. A. Y L. J. VITT. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizard. *Oecologia* (Berlin) 84:145-157.
- BAIRD, T. A., M. A. ACREE Y C. L. SLOAN. 1996. Age and gender-related differences in the social behavior and mating success of free-living collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Copeia* 1996:336-347.
- BENNER, S. L. Y S. K. WOODLEY. 2007. The reproductive pattern of male dusky salamanders (genus *Desmognathus*) is neither associated nor dissociated. *Hormones and Behavior*. 51(4):542-547.
- CALSBECK, R. Y B. SINERVO. 2002. Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild. *Proceedings of Natural Academic of Science* 99(22): 14897-14902.
- CARPENTER, C. C. 1978. Comparative display behavior in the genus *Sceloporus* (Iguanidae). *Milwaukee Public Mus. Contrib. Biol. Geol.* 18: 1-71.
- CARPENTER, C. C. Y G. W. FERGUSON. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. Part. I. A survey of stereotyped reptilian behavioral patterns. In: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 7 pp. 335-404. Academic Press, New York.
- COOPER, W. E. JR Y N. BURNS. 1987. Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behavior*. 35: 526-532.
- COOPER, W. E. JR Y N. GREENBERG. 1992. Reptilian coloration and behavior. In: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia* Vol. 18 pp. 298-422. University of Chicago Press, Chicago.
- CREWS, D. 1975. Psychobiology of reptilian reproduction. *Science* 189:1059-1065.

- CUEVA DEL CASTILLO, R. Y J. NUÑEZ-FARFÁN. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53(1):209-215.
- DAVIES, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behavior* 26:138-147.
- DAVIS, J. Y R. G. FORD. 1983. Home range in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis occidentalis*). *Copeia* 1983:933-940.
- DARWIN, C. E. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London. Pp. 1-399.
- DIAZ, J. A., A. L. ALONSO-GOMEZ Y M. J. DELGADO. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammmodromus algerius*. *Journal of Herpetology* 28:199-205.
- DUVALL, D., L. J. GUILLETTE JR. Y R. E. JONES. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. In: Gans C., Pough F. H., eds. *Biology of the Reptilia*. Vol 13D. 201-231. London Academic Press.
- EDWARDS, A. Y S. M. JONES. 2001. Changes in plasma testosterone, estrogen, and progesterone in the annual reproductive cycle in male viviparous blue-tongued skinks, *Tiliqua nigrolutea*, in Tasmania. *Journal of Herpetology* 35(2):293-2.
- ELGAR M. A. Y N. E. PIERCE. 1988. Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. In: Clutton-Brock T. H., eds. *Reproductive success: studies of selection and adaptation in contrasting breeding systems*. Chicago University Press, Chicago, pp 59-75.
- FAGERSTRÖM, T. Y C. WIKLUND. 1982. Why do males before females?. Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia* 52:164-166.

- GUILLETTE, L. J. JR. Y W. P. SULLIVAN. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus formosus*. *Journal of Herpetology* 19(4):474-480.
- HAENEL G., L. C. SMITH Y H. B. JOHN-ALDER. 2003a. Home range analysis in *Sceloporus undulatus* (Eastern Fence Lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia* 2003(1):99-119.
- _____. 2003b. Home range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. *Copeia* 2003(1):113-123.
- HEWS, D. K. 1993. Food resources affect female distribution and male mating opportunities in the iguanid lizard *Uta palmieri*. *Animal Behaviour*. 46:279-291.
- HO, S. M., S. KLEIS, R. MCPHERSON, G. J. HEISERMANN Y I. P. CALLARD. 1982. Regulation of vitellogenesis in reptiles. *Herpetologica* 39(1):40-50.
- JONES, S. M., E. WAPSTRA Y R. SWAIN. 1997. Asynchronous male and female gonadal cycles and plasma steroid concentrations in a viviparous lizard, *Niveoscincus ocellatus* (Scincidae), from Tasmania. *General and Comparative Endocrinology* 108(2):271-281.
- KINGSOLVER, J. G. Y D. W. SCHEMSKE . 1991. Path analysis of selection. *Trends in Ecology and Evolution* 6:276-280.
- KNOBIL, E. Y J. D. NEIL. 1988. *The Physiology of Reproduction*. Raven Press, New York.
- KOKKO, H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*. 68:940-950.
- KOKKO, H., T. G. GUNNARSSON, L. J. MORRELL Y J. A. GILL. 2006. Why do female migratory birds arrive later than males?. *Journal of Animal Ecology* 75:1293-1303
- LITCH, P. 1984. Reptiles. In: G. E. Lamming eds., *Marshall's physiology of reproduction. Reproductive cycles of vertebrates*. Vol. 1:206-231. Churchill Livingstone, New York.

- MADSEN, T., R. SHINE, J. LOMAN Y T. HÅKANSSON. 1992. Why do female adders copulates so frequently?. *Nature* 355: 440-441.
- MARION, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38(1):26-39.
- MARTINS, E. P. 1993. Contextual use of the pushup display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behavior* 45: 25-36.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R. Y M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ. 1998. Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Revista de Biología Tropical* 46(4):1159-1161.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., L. J. GILLETTE JR., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y G. CASAS-ANDREU. 1988. Reproductive and Fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22(1):1-12.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ Y O. CUELLAR. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* *Biogeographica* 70(2):59-67.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, O. HERNÁNDEZ-GALLEGOS, N. L. MANRÍQUEZ-MORÁN Y F. RODRÍGUEZ-ROMERO. 1999. Reproductive cycle of the tropical night lizard, *Lepidophyma pajapanensis* (Sauria: Xantusiidae). *Journal of Herpetology* 33:340-343.
- MICHENER, G. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:29-38.

- MØLLER, A. P. 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35:115-122.
- _____. 2001. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268:203-206.
- MORBHEY, Y. E. Y R. C. YDENBERG. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecological Letters* 4: 663–673.
- OLSSON M. Y T. MADSEN. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. *In: Sexual Selection and Sperm Competition*. Birkhead T. R., Møller eds. London Academic Press. Pp. 503-569.
- _____. 2001. Promiscuity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adder snakes (*Vipera berus*): Causes and consequences. *The American Genetic Association* 92(2):190-197.
- OLSSON, M. Y R. SHINE. 1996. Does reproductive success increase with age or with size in a species with indeterminate growth? a case study using sand lizards (*Lacerta agilis*). *Oecologia* 105:175-178.
- OLSSON, M., R. SHINE, T. MADSEN, A. GULLBERG Y H. TEGELSTRÖM. 1996. Sperm selection by females. *Nature* 383: 585.
- ORTIZ-PULIDO, R. 2000. Análisis de rutas en biología: Estadística para sistemas multicausales *Interciencia* 25(7):329-336.
- PARKER, G. A. Y S. P. COURTNEY. 1983. Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology* 105:147-155.
- PETRAITIS, P.S., A. E. DUNHAM Y P. H. NIEWIAROWSKI. 1996. Inferring multiple causality: the limitations of path analysis. *Functional Ecology* 10:421-431.

- PHILLIPS, J. A. Y R. P. MILLAR. 1998. Reproductive biology of the white-throated Savanna monitor, *Varanus albigularis*. *Journal of Herpetology* 32: 366–377.
- RADDER, R. S., B. A. SHANBHAG Y S. K. SAIDAPUR. 2001. Pattern of plasma sex steroid hormone levels during reproductive cycles of male and female tropical lizard, *Calotes versicolor*. *General Comparative Endocrinology* 124:285-292.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., O. RAMOS-FLORES Y J. W. SITES JR. 2002. Reproductive cycle of spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central México. *Journal of Herpetology* 36(2):225-233.
- RUBY, D. E. 1981. Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard *Sceloporus jarrovi*. In: Alexander R.D., Tinkle D.W. eds. *Natural Selection and Social Behavior*. Chiron, New York. Pp 96-107.
- _____. 1982. Reproductive cycles of male snake and their relationship with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38:5-16.
- _____. 1984. Les cycles sexuels des lézards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie Paris* 13(6): 221-243.
- SEMLITSCH R. D., D. E. SCOTT, J. H. K. PECHMANN Y J. W. GIBBONS. 1993. Phenotypic variation in the arrival time of breeding salamanders: individual repeatability and environmental influences. *Journal of Animal Ecology* 62: 334-340.
- SHIPLEY, B. 1997. Exploratory path analysis with applications in ecology and evolution. *American Naturalist* 149:1113-1138.
- SINERVO, B. Y C. M. LIVELY. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240-243.

- TOKARZ, R. R., S. MCMANN, L. SEITZ Y H. JOHN-ALDER. 1998. Plasma corticosterone and testosterone levels during the annual reproductive cycle of male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Physiological Zoology* 71:139-46.
- VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M., F. R. MÉNDEZ DE LA CRUZ Y O. CUELLAR. 1992. Obligatory sperm storage in the lizards *Sceloporus grammicus*. *Acta Zoológica Mexicana* 49:23-31.
- WATT, M. J., G. L. FORSTER Y J. M. P. JOSS. 2003. Steroid correlates of territorial behavior in male Jacky Dragons, *Amphibolurus muricatus*. *Brain Behavior Evolution* 61:184-194.
- WEDELL, N. 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:301-308.
- WIKLUND, C. Y T. FAGERSTRÖM. 1977. Why do males before females?. A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31:153-158.

TABLA 1. Valores de los coeficientes de ruta directos, indirectos y totales, derivados de un análisis de rutas, basado en características relacionadas con la oportunidad de apareamiento de los machos de *Sceloporus mucronatus*. Los valores resaltados indican la(s) ruta(s) más importante(s) para cada variable dependiente. El valor total resulta de la suma de los efectos directos e indirectos. Los asteriscos (***) denotan la ausencia de efecto.

Variable Dependiente	Variable Independiente	Efecto Directo	Efecto Indirecto	Efecto Total
Oportunidad de Apareamiento	Tamaño Corporal	<u>0.365</u>	0.135	<u>0.499</u>
	Inicio de Actividad	-0.035	-0.290	-0.325
	Tamaño del Territorio	<u>0.533</u>	***	<u>0.533</u>
Tamaño del Territorio	Tamaño Corporal	0.188	0.116	0.304
	Inicio de Actividad	<u>-0.377</u>	-0.058	<u>-0.435</u>

Leyenda de las Figuras

Figura 1. Esquema de la parcela de trabajo, señalando la ubicación de las rocas utilizadas por los individuos de *S. mucronatus* como percha. Las estrellas indican los puntos de observación y las líneas enmarcan las rocas monitoreados desde cada punto.

Figura 2. Curva de actividad de los machos de *S. mucronatus* durante el periodo de apareamientos del 2004. Los puntos indican el número de individuos activos en cada día.

Figura 3. Diagrama de rutas que muestra los efectos directos e indirectos de la fecha de inicio de actividad, el tamaño corporal de los machos y el tamaño del territorio, sobre la oportunidad de apareamiento de los machos de *S. mucronatus*. Las flechas representan los efectos directos de una variable sobre otra. La flecha doble indica una correlación entre las dos variables. Las líneas sólidas indican que el efecto es positivo y las punteadas que el efecto es negativo; el grosor de las flechas indica la magnitud del efecto. El coeficiente de determinación (R^2) del modelo fue de 0.41.

Fig. 1

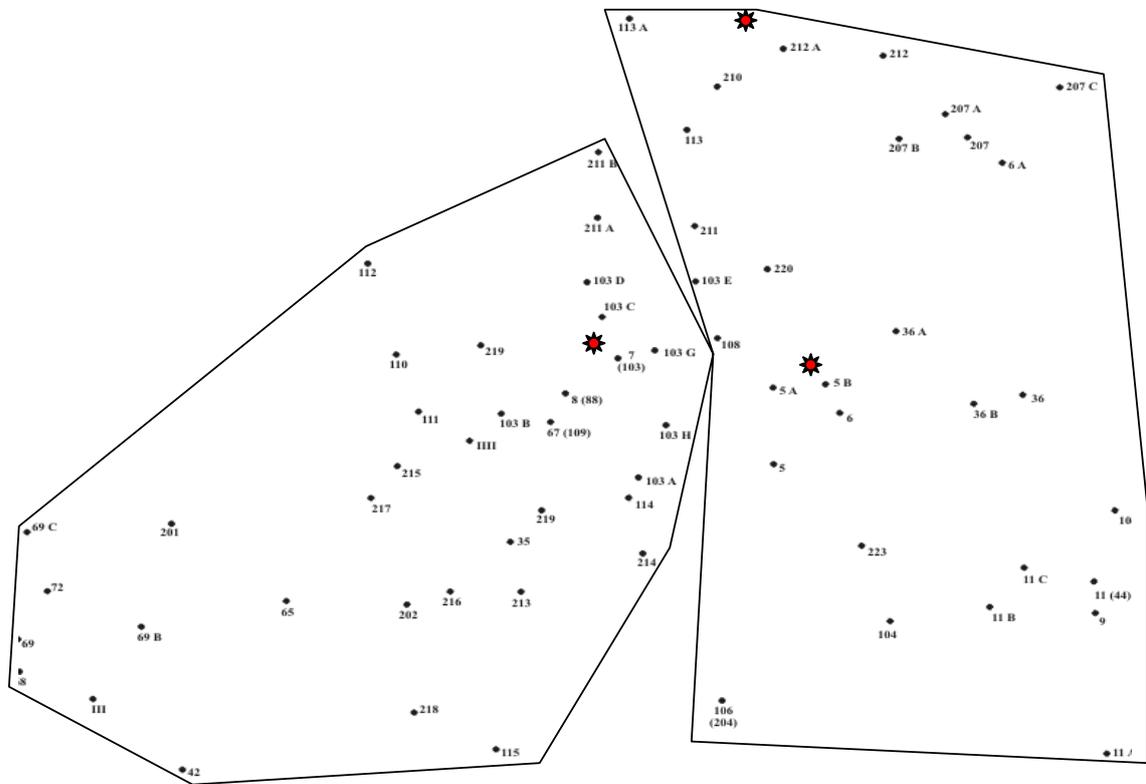


Fig 2.

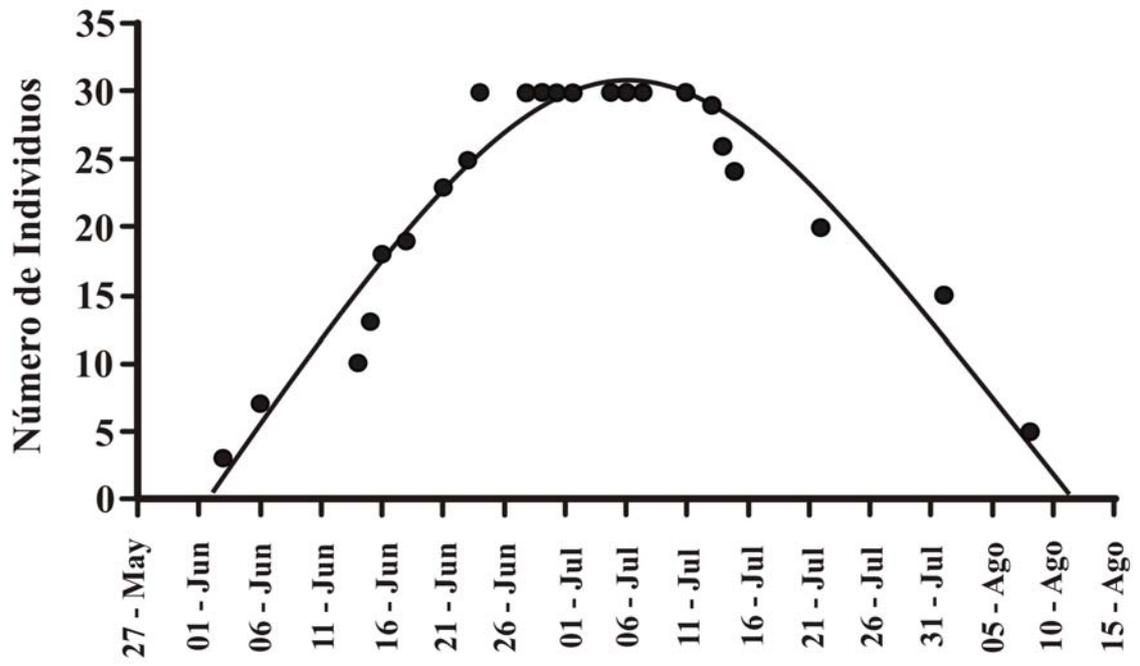
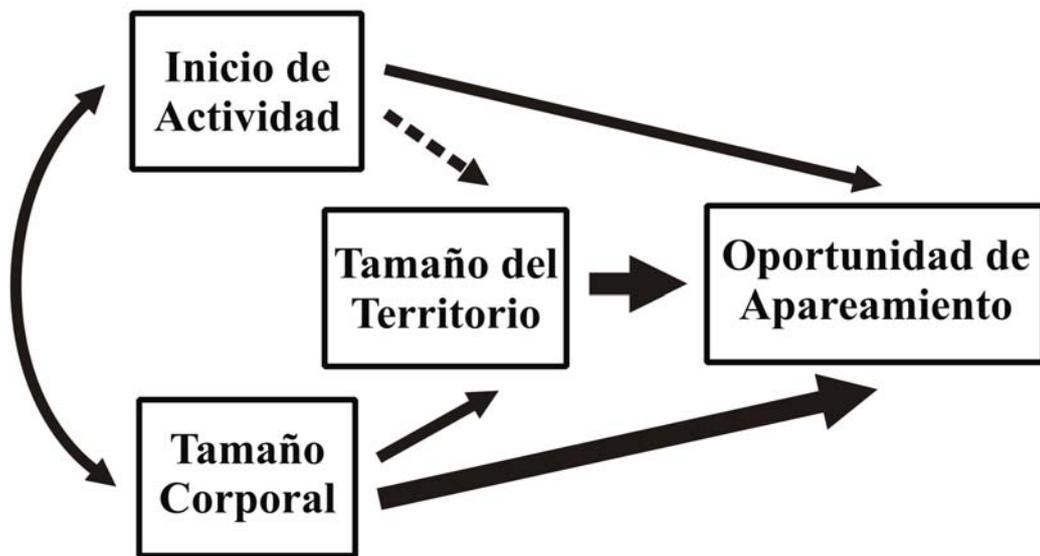


Fig 3.



CAPITULO 3

Sperm Viability in the Reproductive Tract of Females in an Asynchronous Population of *Sceloporus mucronatus*

Angela M. Ortega-León^{1,5}, Maricela Villagrán-Santa Cruz², J. Jaime Zúñiga-
Vega³, Raúl Cueva-del Castillo⁴, y Fausto R. Méndez-de la Cruz¹

¹ Laboratorio de Ecología Evolutiva de Reptiles, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

² Laboratorio de Biología de la Reproducción Animal, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

³ Laboratorio Especializado de Ecología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ⁴Laboratorio de Ecología, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

⁵Corresponding author: Angela M. Ortega-León. Laboratorio de Ecología Evolutiva de Reptiles, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 04510, México. amortega25@yahoo.com.mx. Phone: (5255)-56229151 FAX: (5255)-55500164

Running head: *Sceloporus mucronatus* sperm storage

Artículo aceptado para publicar en *Western Northamerican Naturalist*. 2009 (69):?

ABSTRACT.—Asynchronous reproduction is a common phenomenon in high elevation populations of lizards from Central México. Sperm storage in the reproductive tract of females is the mechanism for oocyte fertilization. The present study addresses questions related to functional oviductal sperm storage of females mating in different dates throughout the reproductive season. A population of *Sceloporus mucronatus* with copulation in the summer and ovulation in the fall was chosen for this experiment. Eleven females that copulated in the field during June and thirteen females that did so in captivity during August were maintained in the laboratory until parturition. The number of pregnant females and litter sizes produced in each experiment was indicative of the viability of the stored sperm. Sperm stored in the reproductive tract of females were able to fertilize after four months. No significant differences were found in the number of pregnant females between the two experiments nor in the litter sizes that they produced. We found that the amount time that sperm were held in the female reproductive tract (ca. three months) had no effect on the capacity of sperm to fertilize eggs. Histological examination of 8 female oviducts collected before the mating season, discarded the possibility of sperm storage from one year to the next. In this system, sperm retention could have evolved as a response mechanism to deal with the asynchrony between sexes in the reproductive cycles. However, we cannot discard alternative hypotheses.

Key words: *Sceloporus mucronatus*, asynchronous reproduction, sperm retention, sperm viability

Lizard species exhibit wide variation in their reproductive cycles. In tropical latitudes at moderate elevations, viviparous lizards usually exhibit synchronous reproductive cycles (i.e., similar reproductive timing in both sexes). However, at higher altitudes and latitudes, also from tropical regions, some species show asynchronous reproductive cycles, with males reaching peak activity before females (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, 1994, 1999, Estrada-Flores *et al.* 1990, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992, Jones *et al.* 1997, Méndez-de la Cruz and Villagrán-Santa Cruz 1998, Ramírez-Bautista *et al.* 2002).

In the case of lizard species with asynchronous reproductive cycles, sperm retention by females is required because mating occurs when males exhibit their peak testicular activity, about three months before ovulation (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, 1999, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992). In this way, male reproductive success depends, to some extent, upon the viability of its sperm retained inside the female up to the time when fertilization occurs. It has been reported that in some reptile species, females store sperm in the oviducts, which allows them to produce fertile eggs well after copulation (Girling 2002, Kast 2007, Olsson *et al.* 2007). In squamates, female sperm retention is highly developed and spermatozoa are stored in the vaginal region, either in the lumen, crypts in the folds, or in short ciliated tubules formed from epithelial evaginations (for a review see Blackburn 1998, Girling 2002, Sever and Hamlett 2002).

For lizards, wide variation in the duration of sperm retention in the reproductive tracts of females has been documented (for a review see Birkhead and Møller 1993). These data are based on histological examination of sperm occurring in the oviduct during non-ovulating periods, and therefore, cannot be used for egg fertilization (Murphy-Walker and Haley 1996, Sever and Hopkins 2004). In some species, including several from the genus *Sceloporus*, the

asynchrony between the sexes in their reproductive cycles strongly suggests the occurrence of sperm retention (Smyth and Smith 1968, Guillette and Casas-Andreu 1980, Guillette and Sullivan 1985, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992). Some experimental studies (none of which have focused on *Sceloporus*) have shown that even after long periods of isolation from males, captive females can still produce viable clutches (Murphy-Walker and Haley 1996, Chun-Fu *et al.* 2004, Yamamoto and Ota 2006, Kast 2007). Nonetheless, evidence for the time that sperm remains viable inside the females and still useful for fertilizing eggs is scarce.

In this study, we attempt to test for the presence of retained viable sperm in females of *S. mucronatus* that inhabit a montane. In this locality, both the peak of reproductive activity of males and matings occur 3 to 4 months before female ovulation (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Estrada-Flores *et al.* 1990). We tried to determine 1) the viability of the sperm stored by females; 2) whether differences exist in the capability of the stored sperm for fertilizing eggs between females inseminated early in the season versus those inseminated later; 3) whether the number of offspring produced differed between females that mate at the beginning of the reproductive season versus those that mate at its end; and 4) whether sperm stored after mating in the summer is used only for egg fertilization in the fall or whether storage extends until the following reproductive season.

METHODS

Study System

Sceloporus mucronatus is a lizard species endemic to central México. It inhabits diverse environments usually above 2000 m, from pine forests to xeric regions. It exhibits diurnal and saxicolous habits as well as viviparity and a marked sexual dimorphism, in which

males are bigger than females (Toledo 2005). Both sexes reach maturity at 63 mm snout-vent length (SVL) and show seasonal reproductive activity. In our study site males and females differ in their peaks of gonadal activity (i.e., asynchrony in their reproductive cycles, Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Estrada-Flores *et al.* 1990). Males reach their maximal testicular activity during the summer (June - August), when their behavior is characterized by frequent displays and male-male aggressions. Territories are established during these months when matings also occur (Ortega-León, unpubl. data). Females reach their peak of ovarian activity in the fall, when fertilization should take place. Gestation occurs all throughout the winter with parturitions in the spring and litter size varying between 2 and 12 young (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Estrada-Flores *et al.* 1990).

The studied population inhabits Valle de la Cantimplora, Parque Nacional “El Ajusco” (19°12' N and 99°16' W), south of México City at 3375 m of elevation. Dominant vegetation is composed of pines and grasses with abundant volcanic rocks, which provide numerous cervices that serve as refuges for these lizards. Mean annual temperature is 7.3° C, with a minimum of 0° C during the winter. Precipitation varies widely within the year, with August being the wettest month (293.4 mm) and May the driest (9.7 mm, García 1973).

Sperm Viability Experiment

To test for differences in the viability of the stored sperm between females mating early versus those mating late in the reproductive season, we used 24 females divided in two experimental groups that differed in the mating date. We chose females larger than the reported size at maturity (mean: 73.08 mm SVL, range: 67.0 - 79.0 mm SVL, Méndez-de la Cruz *et al.* 1988) to guarantee that we were considering only sexually mature females. The

first group (early mating females), composed of 11 females, was collected at the onset of the mating season (June 12th, 2005). We assumed that these females had mated already on the basis of either recent marks made by males during the mating event or residuals of seminal fluid in the female's vent. While mating event does not necessarily imply successful fertilization (Hunter *et al.* 1993, Olsson and Shine 1997, Uller and Olsson 2005), we used these criteria to select a group of females which potentially could already have sperm in their oviducts. Thus, these females were useful for our attempt to document viability of the sperm inseminated early in the reproductive season (and therefore stored until ovulation occurs), as well as for evaluating whether it has a diminished capacity for fertilizing eggs in comparison with the sperm inseminated right before ovulation. These females were kept together in a 5 m² enclosure built with metal mesh at the Jardín Botánico of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, in an open area with rocks, vegetation and environmental conditions similar to those experienced under natural conditions. This enclosure was provisioned with refuge cervices and basking areas. We fed the lizards once a week with abundant crickets. Water was sometimes provided, depending on the frequency of rainfall during the experiment.

The second group (late mating females), composed of 13 females, was collected in March 2005, before the onset of the mating season. These females were kept in the laboratory in 59 × 43 × 31 cm plastic boxes with rocks for cover. Light cycle (10 hours light, 14 hours dark) was simulated with artificial light. Boxes were sprayed with water every day to keep constant humidity. Temperature varied between 10 and 18°C. Food (crickets and beetle larvae) and water were provided *ad libitum*. These females were maintained under these conditions until the late phases of the mating season. On August 8th, 2005 we moved them to

outdoor enclosures similar to that described above (metal mesh cages) which also included adult males. These males were between 86 and 98 mm SVL and were collected from the same population during late July. We included two females and one male per enclosure. Allocation of females to males was conducted at random, as was the location of individuals in the cages. Males stayed together with females until early September, when they were removed from the enclosures and released back to the field.

We removed females from the enclosures in early December and moved them to the laboratory where they were maintained in the exact same conditions as described above until parturition (April-May). At time of birth we recorded the number of young produced per female (either dead or alive) and measured the size (SVL) of the females giving birth. Afterwards, all individuals were released at the study site. All our experimental protocols followed the guide for the care and use of laboratory animals (Institute of Laboratory Animal Resources, National Research Council 1996).

We estimated retention time of viable sperm assuming a gestation period of 6 months (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 2005). As feasible mating dates we considered the day when females of the early mating group were collected and the day when females of the late mating group were joined with the males. We approximated the date of fertilization by subtracting six months (i.e., the gestation period) from the birth date. From the difference between fertilization date and feasible mating date the approximate number of days that the sperm were retained by the female was then estimated.

Oviductal Histology

In order to evaluate the possibility of sperm storage from one year to the next, we examined both oviducts of 8 adult females (72 mm to 89 mm SVL), 4 pregnant and 4 non-pregnant. These females were collected at the Ajusco population between March and May of the previous year (2004) from our sperm viability experiment. We used traditional histological protocols for tissue preparation, e.g., dehydrated in alcohol graduals, cleared in xylene, embedded in paraplast, sections at 7 μm and stained with Hematoxylin-Eosin (Humason 1979). We examined them by light microscopy. Previous examinations of the oviducts of *S. mucronatus* throughout its active reproductive season showed that in this species sperm storage occurs only in the uterovaginal transition area as well as in the vagina (Serrano *et al.* unpubl. data). Therefore, histological examination was restricted to these sections of the reproductive tract.

Statistical Analyses

We used a G-test of independence to analyze differences in the frequency of pregnant females per treatment. Wilcoxon tests were conducted to compare litter sizes between treatments (Zar 1999). As fecundity in reptiles is usually related to female size (Dunham *et al.* 1988, Clobert *et al.* 1998, Shine 2005), we corrected for its effect by means of linear regression between female SVL and litter size. Therefore, comparison of litter sizes was conducted using the residuals of such a regression. All statistical analyses were conducted using JMP 6.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTS

Sperm Viability Experiment

Births occurred between April 12 and May 20 and the average time of retention of viable sperm was 104 days, with a maximum of 140 days. In both experimental groups we had both pregnant and non-pregnant females. Of the 11 early mating females, 5 (45.5%) became pregnant (Fig. 1). In the late mating group, 7 of 13 females (53.9%) produced offspring (Fig. 1). No significant differences in the proportion of pregnant females were detected between groups ($G = 0.17$, $df = 1$ $P = 0.68$). These relative frequencies of pregnant and non-pregnant females are relatively common in *S. mucronatus*. In fact, in unfavorable years females do not become pregnant as a result of a diminished body condition (Méndez-de la Cruz *et al.* 1992, Rodríguez-Romero and Méndez-de la Cruz 2004). Females that mated at the beginning of the reproductive season produced 3.6 young on average (± 0.89), whereas those that mated at the end produced a mean of 4.1 young (± 1.07). We found a positive and significant relationship between female size and litter size (Litter size = $-7.46 + 0.16$ female SVL, $R^2 = 0.49$, $P = 0.01$; Fig. 2A). When the effect of female size was removed, we did not find differences in the litter sizes between treatment groups (Wilcoxon test: $\chi^2 = 3.21$, $df = 1$, $P = 0.07$; Fig. 2B).

Oviductal Histology

Histological examination revealed that sperm were not present in the reproductive tracts of either pregnant or non-pregnant females collected between March and. That is, before the mating season and during late pregnancy, as indicated by the presence of embryos in the uterus, sperm are not stored in the vagina (anterior and posterior) or in the uterovaginal transition area (Fig. 3).

DISCUSSION

Sperm Viability

Viable sperm can be maintained in female reproductive tracts for approximately 4 months. Moreover, we found that the sperm inseminated on any particular point along the mating season (from June to August) are able to fertilize eggs, as females became pregnant in both experimental groups: those mating early and those mating late in the season. This is the first study to provide experimental evidence of this phenomenon in the genus *Sceloporus*, the most diverse group of North American lizards (Sites *et al.* 1992). Previous studies on sceloporine lizards with asynchronous reproductive cycles have suggested that sperm storage might be the physiological mechanism that allows reproductive asynchrony; however, none provided experimental evidence (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992).

The histological examination of female oviducts collected previous to the mating season, in which sperm were not present, also revealed that retention of viable sperm only occurs for relatively short periods of time. Thus, we conclude that females of *S. mucronatus* exhibit oviductal sperm retention only before fertilization and not from one year to the next. Similarly, there is no evidence in other sceloporine lizards with asynchronous reproductive cycles of prolonged sperm storage (i.e., longer than one year) (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Villagrán-Santa Cruz *et al.* 1992, Méndez-de la Cruz and Villagrán-Santa Cruz 1998). In this system, sperm retention could have evolved as a response mechanism to deal with the asynchrony between sexes in the reproductive cycles. Alternatively, the physiological possibility of sperm storage could have been one of the factors that facilitated the evolution of reproductive asynchrony in *S. mucronatus*.

Fertilization Capacity

We were interested in possible differences in the success of the sperm, in terms of the number of fertilized eggs, between females inseminated early in the season versus those inseminated later. It seemed reasonable that sperm stored for a shorter period, might have a higher capacity for fertilization thus producing younger; however, we did not find differences in fertilization capacities of sperm stored early and late in the mating season. Females that mated early (June) and late in the reproductive season (August) produced similar litter sizes. In other words, sperm remain viable during the whole reproductive season and are able to fertilize eggs when females ovulate in the fall.

Nevertheless, we recognize that the observed number of offspring produced by our experimental females could have been confounded by factors other than sperm inseminated early or late. For example, housing conditions differed between experimental groups (i.e., plastic boxes in the laboratory versus outdoor enclosures) which could have resulted in differences in the body condition of females at the time of pregnancy. This in turn could have affected the litter sizes produced. In addition, the quantity and quality of the sperm inseminated along with post-copulatory cryptic female choice might have interacted to produce the litter sizes that we observed (Olsson *et al.* 1996, Olsson and Shine 1997). Therefore, our findings with respect to the number of young produced by those females mating early versus those mating late should be interpreted cautiously.

Future Research

Different hypotheses have been proposed to explain the evolution of the capacity of sperm storage by females of reptile species. For species with asynchronous reproductive

cycles, such as *Sceloporus mucronatus*, it has been proposed that sperm storage is an obligate process because of a physiological restriction that forces the peak of testicular activity to occur before ovulation (Marion 1982, Litch 1984, Guillette and Sullivan 1985, Méndez-de la Cruz *et al.* 1988). However, we cannot discard alternative explanatory hypotheses. For instance, selection could have acted upon the time when births take place, forcing them to occur in the most favorable condition for offspring survival (Méndez-de la Cruz *et al.* 1995). If gestation period is constrained to a specific period, then mating and subsequent ovulation, have also been indirectly governed by the same selective pressure. If this scenario is true, and male reproductive activity was not affected, then sperm storage could have evolved as a “solution”.

Alternatively, under the context of sexual selection, the separation between copulation and fertilization might be beneficial for females as the time interval between these two events allows for post-copulatory selection mechanisms (Birkhead and Møller 1993). Females might gain substantial benefits by producing more offspring from the most competitive sperm or by modifying their choice using only the sperm from the most competitive male (Olsson and Madssen 1998, Birkhead and Pizzari 2002, Olsson *et al.* 2007).

Little is known about the mating system of *S. mucronatus* and even less about possible post-copulatory sexual selection mechanisms in this species. We know that the mating season is relatively long (from June to August) and, according to behavioral observations at the study site, females interact with several males during the reproductive season (Ortega-León, unpubl. data). Together these two facts suggest the possibility of females mating multiple times with different males during a single reproductive season (polyandry), which appears to be common in lizard species (Olsson and Madsen 1998, Uller and Olsson 2008). Therefore, studies like

ours can provide the empirical basis to assess the possibility of multiple paternity and post-copulatory competition mechanisms, which in turn should affect the reproductive success of males (Birkhead and Møller 1998, Birkhead and Pizzari 2002, Uller and Olsson 2008).

Sceloporus mucronatus has also populations with synchronic reproductive cycles, allowing for comparative studies on the capacity of sperm storage between localities with and without physiological restrictions. If females from synchronic populations also show sperm retention, evidence would be provided for an alternative explanation for the origin of sperm retention in this system: it could have arisen as a sexually selected trait that allows females to mate with multiple males. This phenomenon might benefit females by improving the genetic quality of their offspring (Zeh and Zeh 1996, Jennions and Petrie 2000, Neff and Pitcher 2005, Fisher *et al.* 2006, Calsbeek *et al.* 2007). *S. mucronatus* from our study site, as well as other species that exhibit both asynchronous and synchronous populations, are ideal models for the study of the origin of sperm retention and post-copulatory selection mechanisms.

ACKNOWLEDGMENTS

A. M. Ortega-León would like to thank the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM provided financial support through a Ph. D. fellowship granted to A. M. Ortega-León. The permit for field and laboratory work was provided by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales – México (permit no. FAUT0074). Javier Caballero provided space in the Jardín Botánico, Instituto de Biología (UNAM) for our experimental work. G. Zamora-Abrego, S. Martínez-Chapital, and C. Granados kindly provided field and

laboratory assistance. L. Scott and two anonymous reviewers made comments that considerably improved an earlier draft.

LITERATURE CITED

- BIRKHEAD, T.R., AND A.P. MØLLER. 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.
- BIRKHEAD, T.R., AND A.P. MØLLER. 1998. Sperm competition and sexual selection. Academic Press. San Diego, California.
- BIRKHEAD, T.R., AND T. PIZZARI. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics* 3:262-273.
- BLACKBURN, D.G. 1998. Structure, function and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. *Journal of Experimental Zoology* 282:560-617.
- CALSBECK, R., C. BONNEAUD, S. PRABHU, N. MANOUKIS, AND T.B. SMITH. 2007. Multiple paternity and sperm storage lead to increased genetic diversity in the Cuban anole, *Anolis sagrei*. *Evolutionary Ecology Research* 9:495-503.
- CHUN-FU L., C. YEN-LONG, AND T. YA-FEN. 2004. A production of four successive clutches of eggs by a female Grass lizard (*Takydromus stejnegeri* van Denburgh) in captivity. *Endemic Species Research* 6:35-40.
- CLOBERT, J., T. GARLAND, AND R. BARBAULT. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11:329-364.

- DUNHAM, A.E., D.B. MILES, AND D.N. REZNICK. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Pages 443-551 in C. Gans and R.B. Huey, editors, *Biology of the reptilia*, vol. 15. Academic Press, New York.
- ESTRADA-FLORES, E.M., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, F.R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ, AND G. CASAS-ANDREU. 1990. Gonadal changes throughout the reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 46:43-50.
- FISHER, D.O., M.C. DOUBLE, S.P. BLOMBERG, M.D. JENNIONS, AND A. COCKBURN. 2006. Post-mating sexual selection increases lifetime fitness of polyandrous females in the wild. *Nature* 444:89-92.
- GARCÍA, E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Ofset Larios. México, D.F.
- GIRLING, J.E. 2002. The reptilian oviduct: a review of structure and function and directions for future research. *Journal of Experimental Zoology* 293:141-170.
- GUILLETTE, L.J., JR., AND G. CASAS-ANDREU. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14:143-147.
- GUILLETTE, L.J., JR., AND W.P. SULLIVAN. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus formosus*. *Journal of Herpetology* 19:474-480.
- HUMASON, G.L. 1979. *Animal tissue techniques*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- HUNTER, F.M., M. PETRIE, M. OTRONEN, T.R. BIRKHEAD, AND A.P. MØLLER. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends in Ecology and Evolution* 8:21-26.

- INSTITUTE OF LABORATORY ANIMAL RESOURCES, NATIONAL RESEARCH COUNCIL. 1996. Guide for the care and use of laboratory animals. National Academy Press, Washington, D.C.
- JENNIONS, M.D., AND M. PETRIE. 2000. Why do females mate multiply?: a review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75:21-64.
- JONES, S.M., E. WAPSTRA, AND R. SWAIN. 1997. Asynchronous male and female gonadal cycles and plasma steroid concentrations in a viviparous lizard, *Niveoscincus ocellatus* (Scincidae), from Tasmania. *General and Comparative Endocrinology* 108:271-281.
- KAST, J. 2007. Prolonged sperm storage in the Asian Water Dragon *Physignathus cocincinus*. *Herpetological Review* 38:172.
- LITCH, P. 1984. Reptiles. Pages 206-231 in G. E. Lamming, editors, *Marshall's physiology of reproduction: reproductive cycles of vertebrates*, vol. 1, Churchill Livingstone, New York.
- MARION, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38:26-39.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., G. CASAS-ANDREU, AND M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *Southwestern Naturalist* 37:349-355.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., L.J. GILLETTE JR., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, AND G. CASAS-ANDREU. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22:1-12.

- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., R. SÁNCHEZ-TREJO, AND O. CUELLAR. 1995. Reproductive differences between sympatric oviparous and viviparous Mexican spiny lizards. *Biogeographica* 71:61-67.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R. AND M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ. 1998. Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Revista de Biología Tropical* 46:1159-1161.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F. R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, AND O. CUELLAR. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* *Biogeographica* 70:59-67.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F.R., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, O. HERNÁNDEZ-GALLEGOS, N.L. MANRÍQUEZ-MORÁN AND F. RODRÍGUEZ-ROMERO. 1999. Reproductive cycle of the tropical night lizard, *Lepidophyma pajapanensis* (Sauria: Xantusiidae). *Journal of Herpetology* 33:340-343.
- MURPHY-WALKER, S., AND S.R. HALEY. 1996. Functional sperm storage duration in female *Hemidactylus frenatus* (family Gekkonidae). *Herpetologica* 52:365-373.
- NEFF, B.D., AND T.E. PITCHER. 2005. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* 14:19-38.
- OLSSON, M., AND T. MADSEN. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. Pages 503-564 in T.R. Birkhead and A.P. Møller, editors, *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.
- OLSSON, M., T. SCHWARTZ, T. ULLER, AND M. HEALEY. 2007. Sons are made from old stores: sperm storage effects on sex ratio in a lizards. *Biological Letters* 3:491-493.

- OLSSON, M., AND R. SHINE. 1997. Advantages of multiple matings to females: a test of the infertility hypothesis using lizards. *Evolution* 51:1684-1688.
- OLSSON, M., R. SHINE, T. MADSEN, A. GULLBERG, AND H. TEGELSTRÖM. 1996. Sperm selection by females. *Nature* 383:585.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., O. RAMOS-FLORES, AND J.W. SITES, JR. 2002. Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from north-central México. *Journal of Herpetology* 36:225-233.
- RODRÍGUEZ-ROMERO, F., AND F.R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ. 2004. Reproductive arrest in *Sceloporus mucronatus* (Lacertilia: phrynosomatidae) correlated with "El niño southern oscillation". *Herpetological Review* 35:121-123.
- SEVER, D.M., AND W.C. HAMLETT. 2002. Female sperm storage in reptiles. *Journal of Experimental Zoology* 292:187-199.
- SEVER, D.M., AND W.A. HOPKINS. 2004. Oviductal sperm storage in the Ground Skink *Scincella laterale* Holbrook (Reptilia: Scincidae). *Journal of Experimental Zoology* 301A:99-61.
- SHINE, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.
- SITES, J.W. JR., J.W. ARCHIE, C.J. COLE, AND O. FLORES-VILLELA. 1992. A review of phylogentic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213:1-110.
- SMYTH M., AND M. J. SMITH. 1968. Obligatory sperm storage in the skink *Hemiergis peronii*. *Science* 161:575-576.

- TOLEDO, A. 2005. Variación morfométrica de dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus mucronatus* Coope 1885 (Squamata: Phrynosomatidae) de ambientes contrastantes. Unpubl. Thesis, Univ. Veracruzana, México.
- ULLER, T., AND M. OLSSON. 2005. Multiple copulations in natural populations of lizards: evidence for the fertility assurance hypothesis. *Behaviour* 142:45-56.
- ULLER T, AND M. OLSSON. 2008. Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology* 17:2566-2580.
- VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M., F.R. MÉNDEZ DE LA CRUZ, AND O. CUELLAR. 1992. Obligatory sperm storage in the lizards *Sceloporus grammicus*. *Acta Zoológica Mexicana* 49:23-31.
- VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M., F.R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ, AND J.R. STEWART. 2005. Placentation in the Mexican lizard *Sceloporus mucronatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Morphology* 264:286-297.
- YAMAMOTO, Y., AND H. OTA. 2006. Long-term functional sperm storage by a female common House Gecko, *Hemidactylus frenatus*, from the Ryukyu Archipelago, Japan. *Current Herpetology* 25:39-40.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ZEH, J.A., AND D.W. ZEH. 1996. The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 263:1711-1717.

Figure legends

Fig. 1. Relative frequencies of pregnant (light grey) and non-pregnant (dark grey) females in our two experimental groups. Early indicates those females that mate early in the reproductive season (June). Late indicates those females that mate late in the season (August). No significant differences were found between groups.

Fig. 2. A) Plot from a linear regression of female size (SVL) against litter size. There is a significant relationship between the two variables. **B)** Box-plot comparing the residuals of the regression between SVL and litter size of two experimental groups. Early indicates those females that mate early in the reproductive season (June). Late indicates those females that mate late in the season (August). Lines within boxes represent medians, box ends represent the 25th and the 75th percentiles, and lines above and below the boxes represent the 10th and 90th percentiles.

Fig. 3. Sections through the vagina and uterovaginal transition area of *Sceloporus mucronatus*. Vaginal folds with sperm retention (A 10X and B 40X) in comparison to microphotography of the same areas without sperm storage (C – F); C) Uterovaginal transition area showing lack of sperm 4X; D) Detail of uterovaginal transition area, 40X. E) Vaginal area without sperm retention 4X. F) Detail of vagina, 10X.

Fig. 1

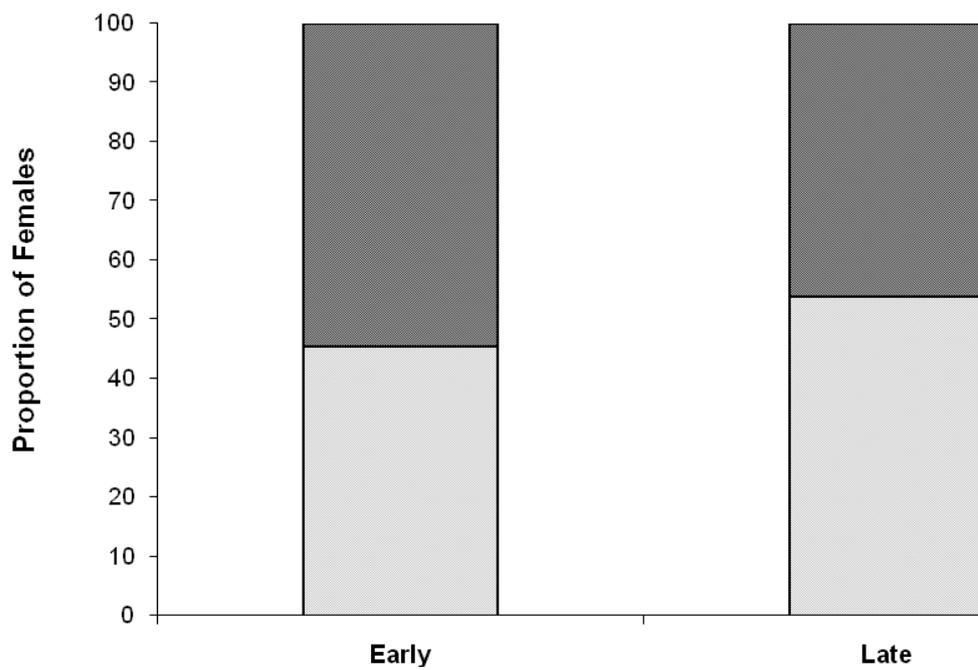
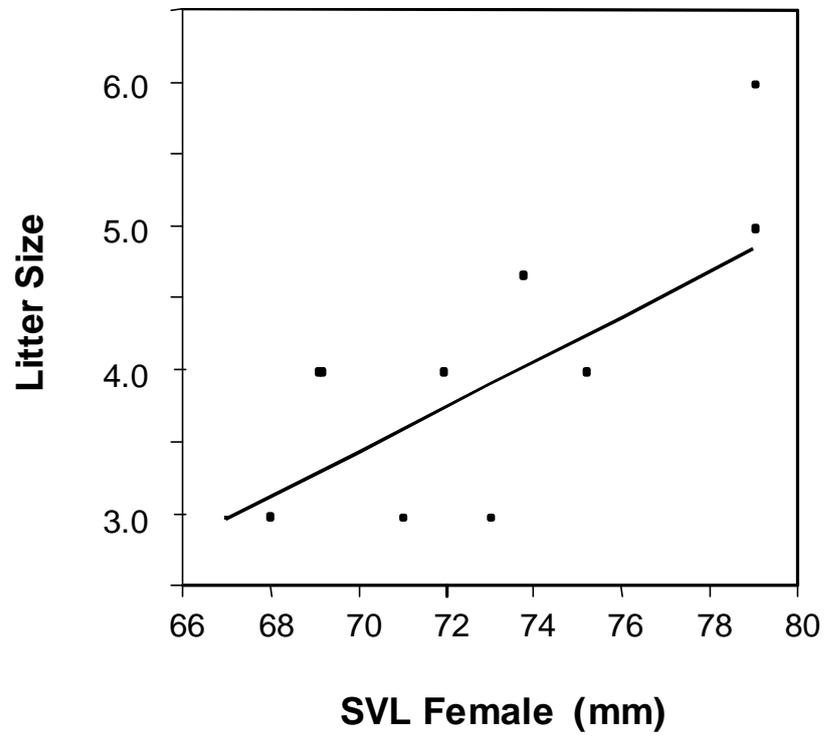
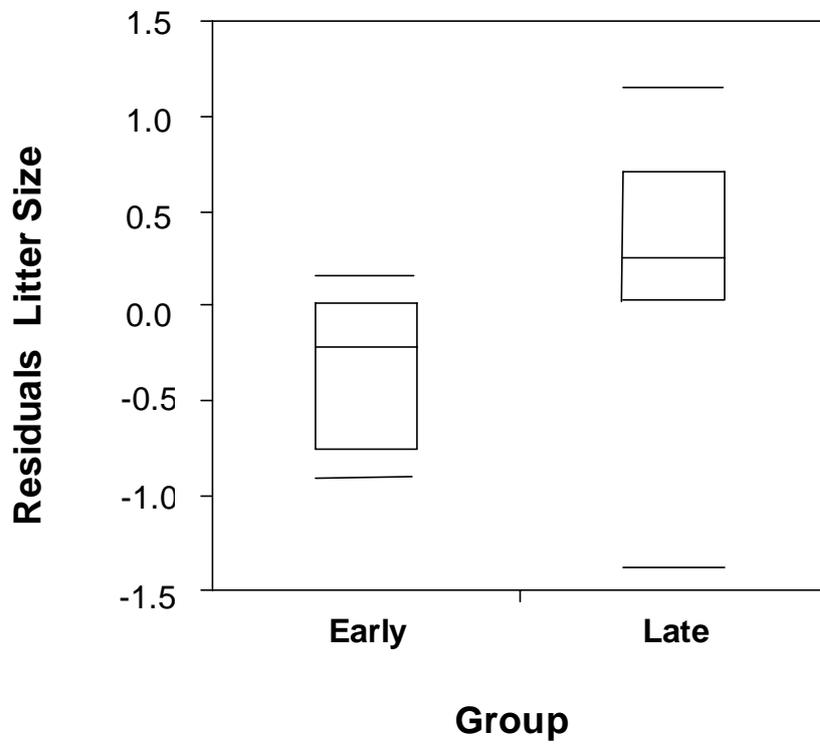


Fig. 2 A



B



CAPITULO 4

Crecimiento Corporal y Edad de Madurez Sexual en Machos de dos Poblaciones de *Sceloporus mucronatus* Cope 1885 (Reptilia: Squamata: Phrynosomatidae), que Difieren en su Ciclo de Reproducción.

Angela M. Ortega-León^{1*}, Joan G. Zamora-Abrego², Fausto R. Méndez-de la Cruz¹
& José J. Zúñiga-Vega³

¹ Laboratorio de Ecología Evolutiva de Reptiles, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

² Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

³ Laboratorio Especializado de Ecología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

* e-mail para correspondencia: amortega25@yahoo.com.mx

Artículo enviado a la Revista Chilena de Historia Natural

RESUMEN-. Estudiamos el crecimiento corporal y la edad de madurez sexual de los machos de la lagartija *Sceloporus mucronatus*. Nuestro objetivo fue determinar posibles diferencias en el crecimiento corporal y en la edad a la cual alcanzan la madurez sexual, entre machos de poblaciones con distinto ciclo de reproducción, y contribuir al conocimiento de la diversidad de historias de vida en el género *Sceloporus*. Calculamos las tasas de crecimiento corporal y con base en el modelo de Von Bertalanffy analizamos el patrón de crecimiento. Las tasas de crecimiento fueron similares para los machos de las dos poblaciones y no encontramos diferencias significativas en los parámetros de crecimiento estimados (A y r). Según las curvas de crecimiento, los machos de las dos poblaciones alcanzan la talla mínima de madurez sexual a una edad similar. Estos resultados sugieren que los machos de la población de planicie pueden comenzar a reproducirse al año siguiente de nacer, mientras que los de la población de montaña deber esperar hasta el segundo año. El rápido crecimiento juvenil y la madurez sexual temprana en *S. mucronatus*, está acorde con la estrategia observada en otras especies vivíparas del género, pero no se ajusta a lo predicho por la teoría de historias de vida. (204 palabras)

Palabras Clave: *Sceloporus mucronatus*, crecimiento corporal, madurez sexual, asincronía reproductora, Von Bertalanffy.

ABSTRACT–. We studied growth rates and age at sexual maturity of lizard males of *Sceloporus mucronatus* from two populations. Males of those populations exhibit different reproductive cycles. We estimated body growth rates and analyzed growth pattern according to the Von Bertalanffy model. Growth rates and growth parameters (A and r) were similar for males of both populations. According to the growth curves, males of both populations reach the minimum size of sexual maturity at a similar age. These results suggest that males of lowland population can initiate their reproductive activity the next year after birth, while males of mountain population must wait until the second year after birth. The juvenile fast growing and early sexual maturity observed in *S. mucronatus*, are life history strategies also exhibited by other viviparous lizards of the genus. However, this strategy differs from that predicted by life history theory. (143 words)

Key Words: *Sceloporus mucronatus*, body growth, sexual maturity, reproductive asynchrony, Von Bertalanffy.

Las especies de lagartijas varían enormemente en sus estrategias de historia de vida, con un rango que va desde especies con maduración temprana, alta fecundidad, rápido crecimiento corporal y baja longevidad, hasta especies con madurez tardía, baja fecundidad, crecimiento corporal lento y relativamente alta longevidad; con un continuo de estrategias intermedias (Dunham *et al.* 1988, Clobert *et al.* 1998, Shine 2005). Dentro del estudio de las historias de vida, el crecimiento corporal en lagartijas es de sumo interés porque está muy relacionado con otras características fundamentales como la talla y edad a la cual los individuos alcanzan la madurez sexual (Andrews 1982, Smith & Ballinger 1994).

Por otra parte, la edad a la madurez sexual es una de las variables clave para definir las estrategias de historia de vida en escamados (Tinkle *et al.* 1970, Dunham *et al.* 1988), ya que la adecuación suele ser más sensible a los cambios en esta característica que a cualquiera otra (Stearns 1992). La edad y tamaño a la madurez son características fundamentales porque tienen un efecto directo sobre otras características clave como la fecundidad anual y a lo largo de la vida, especialmente en animales con crecimiento indeterminado en los cuales la fecundidad incrementa con la talla (Stearns 1992, Bernardo 1993, Ferguson & Talent 1993, Wapstra *et al.* 2001). Cualquier variación en el tamaño y edad a la madurez tiene implicaciones importantes sobre el patrón de historia de vida de una población, debido a que después de madurar la energía disponible para crecer debe ser utilizada para la reproducción, la mantención y para almacenamiento (Van Noordwijk & De Jong 1986, Adolph & Porter 1996, Rohr 1997).

Tinkle *et al.* (1970) sugieren que existen diferencias fundamentales entre las lagartijas de zonas tropicales y templadas, estas últimas caracterizadas por la viviparidad, el crecimiento lento y la madurez sexual tardía. Sin embargo, dentro del género *Sceloporus* se ha encontrado

una estrategia particular, que combina la viviparidad con la madurez sexual temprana, y los individuos alcanzan su primera reproducción antes de cumplir un año de edad (Ballinger 1973, Guillette & Casas-Andreu 1980, Guillette & Méndez de la Cruz 1993, Méndez de la Cruz *et al.* 1995). Se argumenta que esta estrategia es posible gracias al aprovechamiento de la época de mayor cantidad de alimento (promovido por las lluvias) y de una segunda fase de estimulación, que les permite a los individuos recién nacidos crecer rápidamente e iniciar la reproducción a temprana edad (Méndez-de la Cruz & Villagrán-Santa Cruz 1998).

Este patrón parece ser común en especies sceloporinas del grupo *torquatus* (*S. jarrovii*, Ballinger 1973, Gadsden & Estrada-Rodríguez 2008, *S. torquatus*, Guillette & Méndez de la Cruz 1993, Feria-Ortiz *et al.* 2001, *S. serrifer*, Méndez-Juárez 2003). Para *S. mucronatus*, también del grupo *Torquatus*, sabemos que la talla mínima de madurez sexual de los machos está alrededor de los 65,0 mm de longitud hocico-cloaca (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988), pero desconocemos la edad a la cual los individuos llegan a esta talla. Si asumimos que al igual que en otras especies del género, los individuos de *S. mucronatus* inician su reproducción al siguiente año de su nacimiento, surge un cuestionamiento interesante en torno a una población que presenta diferencias en la fenología reproductora de los machos, con respecto a las demás poblaciones de la especie. En dicha población, los machos alcanzan la máxima actividad testicular y se aparean en verano, cerca de 4 meses más temprano que los individuos de otras poblaciones que lo hacen durante el otoño (Méndez de la Cruz *et al.* 1988, 1994, Salazar 2003). Esto implica que los machos de esta población disponen de menos tiempo para alcanzar la talla mínima de madurez sexual y que deben de crecer más rápidamente que los de otras poblaciones para lograr reproducirse al siguiente año después de nacer.

Nuestro objetivo fue determinar cuál es la tasa de crecimiento promedio y la edad a la que alcanzan la madurez sexual, los machos de dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus* que difieren en su ciclo reproductivo. Esperábamos que los machos jóvenes de una población que tiene su pico de actividad gonadal en verano, exhibieran un crecimiento más acelerado y alcanzaran la talla mínima de madurez sexual a la misma edad que los machos de la población que presentan su actividad reproductora en otoño.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajamos con dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus* que difieren en el ciclo de reproducción de los machos, una población de ambiente de montaña y otra de planicie. La población de montaña presenta un ciclo de reproducción asincrónico, y los machos presentan su máxima actividad gonadal en verano, aproximadamente 4 meses antes que las hembras. Esta población habita en el Valle de la Cantimplora, Cerro el Ajusco, México D. F. (19°12'40"N y 99°16'55"O) a una altitud de 3375 msnm. El área se caracteriza por una topografía ondulada con numerosas rocas basálticas. La temperatura media anual es de 7,3 °C, registrándose las temperaturas mínimas cercanas a los 0,0 °C en Diciembre y las máximas (16 °C) entre Julio y Agosto; la precipitación promedio anual es de 340 mm, siendo Agosto el mes más lluvioso (293,4 mm) y Mayo el más seco (9,7 mm) (García 1973, Uribe-Peña *et al.* 1999).

La población de planicie, tiene un ciclo de reproducción sincrónico, y el pico de actividad testicular se presenta en otoño y es coincidente con la ovulación en las hembras. Esta población se localiza en el Municipio de Tecocomulco, Estado de Hidalgo (19°53'12"N y 98°23'50"O) a una altitud de 2529 msnm, en un área desértica con una vegetación dominada

por cactus (*Opuntia* sp. Miller 1754) y Mesquites (*Prosopis* sp. Burkart 1940), con escasa cantidad de rocas. La temperatura promedio anual es de 15 °C, con una máxima de 22 °C en el mes de Junio y una mínima de 3,0 °C en el mes de Febrero. La precipitación es de 650 mm promedio anual, con una máxima finales de Junio (110 mm), mientras que la temporada más seca se da entre Diciembre y Marzo (< 5,0 mm) (García 1973).

Delimitamos una parcela de una hectárea en cada sitio y realizamos el seguimiento durante un año en la población de montaña (ciclo de reproducción asincrónico) y nueve meses en la de planicie (ciclo de reproducción sincrónico), por medio de captura-marcaje-recaptura, con intervalos de 30 a 52 días entre cada muestreo. En cada visita capturamos todas las lagartijas observadas en las parcelas de trabajo y las marcamos permanentemente por ectomización de falanges. Determinamos el sexo de cada lagartija, con base en un par de escamas agrandadas en la base de la cloaca que presentan solo los machos. Registramos la longitud hocico cloaca (mm) con un calibrador y la masa corporal (g) con una pesola, ambos de 0,1 de precisión. Posteriormente, liberamos las lagartijas exactamente en el sitio que estaban ocupando en el momento de la captura.

Calculamos las tasas de crecimiento para 25 individuos de la población de montaña y 29 individuos de la población de planicie. Esta tasa resulta de la diferencia entre dos capturas en la longitud el cuerpo, dividida por el número de días transcurridos entre los dos eventos de captura. Así obtuvimos las tasas de cambio en longitud (mm por día) por individuo. Calculamos solo una tasa de crecimiento por individuo aunque fuera recapturado varias veces. Usando métodos de regresión no lineal, probamos el ajuste a los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy (1951, 1957), logístico-por-longitud y logístico-por-peso (Schoener & Schoener 1978, Andrews 1982) para obtener la relación entre las tasas de crecimiento

estimadas y su tamaño promedio correspondiente al cual fue calculado. Escogimos el mejor modelo, tomando como base los valores más bajos de los mínimos cuadrados residuales (RMS) y el mayor R^2 (Dunham 1978, Zúñiga-Vega *et al* 2005).

Una vez identificado el mejor modelo de crecimiento, utilizamos su correspondiente ecuación diferencial para estimar el tamaño corporal asintótico (A_1) y el parámetro de crecimiento característico (r) para cada población (ver Dunham 1978 y Schoener & Schoener 1978 para las fórmulas detalladas de los modelos de crecimiento). Construimos intervalos de confianza del 95% alrededor de los parámetros estimados, de acuerdo con Schoener & Schoener (1978). Consideramos como diferencias significativas en los parámetros de crecimiento (A_1 y r) entre poblaciones, si sus intervalos de confianza correspondientes no se superponen.

Construimos una curva de crecimiento para cada población relacionando el tamaño y la edad, con base en los parámetros estimados, la talla de las lagartijas al nacer y conforme a la solución de la ecuación diferencial del modelo de crecimiento utilizado (Dunham 1978, Schoener & Schoener 1978). Para estimar la longitud de los individuos de cada población al nacer, recolectamos hembras vivas preñadas de Marzo a Abril de 2004 y de 2005, y las mantuvimos en cautiverio hasta el nacimiento de las crías. Con base en la talla mínima de madurez sexual para *Sceloporus mucronatus* y utilizando las curvas de crecimiento, estimamos la edad de madurez sexual para los machos de cada población.

RESULTADOS

El modelo de crecimiento de Von Bertalanffy fue el que mejor se ajustó a nuestros datos de crecimiento ($R^2 = 0,2267$, RMS = 0,000265 vs. logístico-por-longitud: $R^2 = 0,1041$,

RMS = 0,000325; logístico-por-peso: $R^2 = 0,027$, RMS = 0,000353). Utilizamos este modelo para describir y analizar el patrón de crecimiento de las lagartijas. Los intervalos de confianza contruidos para el parámetro característico de crecimiento (r) y los tamaños asintóticos estimados (A_1) se solapan, indicando que no existen diferencias significativas entre los machos de las dos poblaciones en ninguno de los dos parámetros (A_1 ; montaña = $100,7 \pm 10,4$, $n = 25$; planicie = $95,8 \pm 11,4$, $n = 29$; Fig. 1a) (r ; montaña = $0,0011 \pm 0,0004$, $n = 25$; planicie = $0,0016 \pm 0,0008$, $n = 29$; Fig. 1b).

Con base en los parámetros de crecimiento estimados, construimos una curva de crecimiento para los machos de cada población (Fig. 2). La edad a la madurez sexual estimada a partir de las curvas de crecimiento, fue de 19 meses para los machos de la población de montaña y de 17 meses para los machos de la población de planicie, correspondiente a una talla de 62,5 mm y 66,0 mm de longitud hocico-cloaca respectivamente (Méndez-de la Cruz *et al.* 1988, Méndez-de la Cruz & Villagrán-Santa Cruz (resultados no publicados).

DISCUSIÓN

Crecimiento corporal

Encontramos que no existen diferencias significativas en las trayectorias de crecimiento de los machos de las dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus*, y el crecimiento de los machos de la población de montaña (ciclo de reproducción asincrónico) no es más acelerado que en los machos de la población de planicie (ciclo de reproducción sincrónico). Al parecer, en la población de montaña de *S. mucronatus* no existen las condiciones ambientales que favorecen una mayor velocidad de crecimiento de los individuos jóvenes, que les permita alcanzar la talla mínima de madurez sexual e iniciar su vida reproductora al

siguiente año de nacer, como se había sugerido anteriormente (Méndez-de la Cruz & Villagrán-Santa Cruz 1998). Por el contrario, los individuos de la población de montaña están expuestos a factores ambientales que pueden ser menos propicios para el crecimiento (Adolph & Porter 1993, Angilleta *et al.* 2004, Zúñiga-Vega *et al.* 2005), como las bajas temperaturas (promedio anual de 7,3 °C) y escasa humedad (340 mm de precipitación anual). Por otra parte, el alimento también parece ser un factor que limita el crecimiento de los individuos en la población de montaña, ya que en ciertas épocas del año la disponibilidad y variedad de insectos llega a ser tan baja que el consumo de material vegetal es muy común por parte de estas lagartijas (Rodríguez-Tejeda 2006).

Edad de madurez sexual

Las curvas de crecimiento estimadas predicen que los machos de ambas poblaciones alcanzan la talla de madurez sexual a una edad similar, antes de los dos años de edad (planicie 17 meses y montaña 19 meses). Aunque los machos de *Sceloporus mucronatus* al parecer no llegan a la madurez sexual tan rápidamente como sucede en otras especies cercanas de talla similar que maduran entre los 5 y 12 meses de edad (*S. jarrovi*, Ballinger 1973, Gadsden & Estrada-Rodríguez 2008, *S. torquatus*, Guillette & Méndez de la Cruz 1993, Feria-Ortiz *et al.* 2001, *S. serrifer*, Méndez-Juárez 2003), su estrategia parece estar acorde con el patrón observado para las especies vivíparas del género, y los machos maduran a una edad relativamente temprana.

Comenzar a reproducirse a temprana edad puede ser una estrategia favorable, porque los individuos que inician la reproducción a más temprana edad tienen una vida reproductora más extensa y por ende un mayor éxito reproductivo a lo largo de la vida. Sin embargo, llegar

temprano a la madurez puede implicar costos indirectos para la reproducción futura al reducir las tasas de crecimiento (Niewiarosky 2001). Así que existe un compromiso entre iniciar la reproducción a temprana edad y el tamaño corporal futuro, y los individuos que maduran más temprano quizás alcancen una menor talla que aquellos que maduran más tarde. En los machos de *Sceloporus mucronatus*, madurar temprano a una talla pequeña puede afectar el éxito reproductivo de los machos, si el tamaño corporal es una característica determinante a la hora de competir por el acceso a las hembras.

En los escamados con estrategia reproductora polígina donde hay competencia intrasexual por pareja, los machos tienden a retardar la maduración para alcanzar gran tamaño (Stearns 1992). Sin embargo, en *Sceloporus mucronatus* parece haber una ventaja para los machos de madurar tempranamente, aunque la talla a la cual lo hacen es muy baja con respecto a la talla máxima que observamos pueden alcanzar (hasta 114,3 mm de longitud hocico-cloaca). Es posible que el tamaño corporal no sea la única característica importante para el éxito reproductivo en los machos de esta especie, y los individuos de talla menor (o de edad menor) empleen estrategias alternativas para tener acceso a las hembras y reproducirse (Zamudio & Sinervo 2003).

Crecimiento, madurez sexual y sobrevivencia

La teoría de historias de vida predice un rápido crecimiento y una madurez sexual temprana en ambientes en que existe una baja sobrevivencia juvenil, porque así se incrementa la posibilidad de alcanzar la talla reproductora antes de morir (Stearns 1992, 2000). Sin embargo, según un estudio demográfico en la población de montaña en *Sceloporus mucronatus*, las tasas de sobrevivencia son altas en los individuos jóvenes (Ortega-León *et al.*

2007), así que ésta no parece ser la fuerza selectiva que obliga a un rápido crecimiento y una maduración temprana. No obstante, al parecer la selección natural ha favorecido en esta especie un rápido crecimiento de los jóvenes para alcanzar la madurez sexual a temprana edad, porque este proceso es el que más contribuye al crecimiento poblacional (Ortega-León *et al.* 2007). Es decir que las tasas vitales que implican iniciar temprano la vida reproductora (jóvenes creciendo rápido y alcanzando la madurez sexual a temprana edad), son las más importantes para la adecuación promedio de la población (Benton & Grant 1999).

Asincronía reproductora y edad de madurez sexual

La asincronía en los ciclos de reproducción de los machos de *Sceloporus mucronatus* de la población de montaña implica que estos solo pueden iniciar su vida reproductora en su segundo año de vida, mientras que en la población de planicie los machos estarían maduros sexualmente para la primera estación reproductora luego de su nacimiento. El retraso en la maduración de los machos de la población de montaña puede ser costoso para su fecundidad actual, sin embargo desconocemos si existe una relación entre el tamaño corporal y el producto reproductivo. De ser así, la fecundidad a lo largo de la vida para estos machos podría ser mayor, porque disponen de más tiempo para crecer y obtener una ganancia en la fecundidad futura promedio (Stearns 1992, Bernardo 1993, Ferguson & Talent 1993, Wapstra *et al.* 2001).

Además de los factores demográficos, efectos filogenéticos y ambientales (Niewiarowski *et al.* 2004), las diferencias en la fenología reproductora parecen estar influyendo sobre la estrategia de crecimiento y maduración en estas lagartijas. Este es un ejemplo de la complejidad que representa el estudio de las historias de vida y de la dificultad

que implica tratar de generar patrones generales, en particular si se trata de un grupo tan diversificado como las lagartijas del género *Sceloporus*.

Los resultados de este trabajo aportan nueva evidencia al estudio de las estrategias de historia de vida en escamados. La estrategia de crecimiento-maduración observada en *Sceloporus mucronatus*, contradice el patrón esperado para lagartijas de zonas templadas: viviparidad, crecimiento lento y madurez sexual tardía (Tinkle *et al.* 1970). Es claro que las especies vivíparas del género *Sceloporus* que habitan latitudes templadas exhiben estrategias particulares y variables entre poblaciones, que aun no han sido descritas. Por lo tanto este grupo constituye en un excelente modelo para lograr entender la evolución de las características de historias de vida dentro de los escamados.

Reconocemos que nuestros resultados no son concluyentes, pero sirven de base para generar interesantes hipótesis a probar en trabajos posteriores. La investigación futura se debe enfocar a determinar la variación temporal en las tasas de crecimiento, de *Sceloporus mucronatus*, conocer las fuentes potenciales de variación (i.e., disponibilidad de alimento, humedad y temperatura), determinar si el crecimiento y edad a la madurez observados son debidos a adaptación local, y conocer el papel que juega la plasticidad fenotípica en la expresión de estas características y sus implicaciones ecológicas y evolutivas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección General de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por la beca para estudios de doctorado de A. M. Ortega-León. La Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales otorgó el permiso para el

trabajo de campo. M. Calderón-Espinosa, J. C. Barajas, I. Rojas-González, e I. Rubio-Pérez participaron como asistentes durante el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- ADOLPH SC & WP PORTER (1993) Temperature, activity and lizard's life histories. *The American Naturalist* 142: 273-295.
- ADOLPH SC & WP PORTER (1996) Growth, seasonality and lizards life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- ANDREWS RM (1982) Patterns of growth in reptiles. En: GANS C & HF POUGH (eds) *Biology of the Reptilia*: 272-320. Academic Press, New York, USA.
- ANGILLETTA MJ JR, TD STEURY, & MW SEARS (2004) Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.
- BALLINGER RE (1973) Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 63: 679-687.
- BENTON TG & A GRANT (1999) Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 467-471.
- BERNARDO J (1993) Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 166-173.
- CLOBERT J, T GARLAND & R BARBAULT (1998) The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 329-364.

- DUNHAM AE (1978) Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 771-780.
- DUNHAM AE, DB MILES & DN REZNICK (1988) Life history patterns in squamate reptiles. En: GANS C & RB HUEY (eds) *Biology of the Reptilia*: 441-522. Academic Press, New York: Liss, USA.
- FERGUSON GW & LG TALENT (1993) Life-history traits of the lizard *Sceloporus undulatus* from two populations raised in a common laboratory environment. *Oecologia* 93: 88-94.
- FERIA-ORTIZ M, A NIETO-MONTES DE OCA & IH SALGADO-UGARTE (2001) Diet and reproductive biology of the viviparous lizards *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35: 104-112.
- GADSDEN H & JL ESTRADA-RODRÍGUEZ (2008) Demography of the Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*, from the Central Chihuahuan Desert. *Western North American Naturalist* 68: 46-57.
- GARCÍA E (ed) (1973) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (adaptada para la República Mexicana). Primera Edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 246 pp.
- GUILLETTE LJ JR & G CASAS-ANDREU (1980) Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14: 143-147.
- GUILLETTE LJ JR & FR MÉNDEZ-DE LA CRUZ (1993) The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *Journal of Herpetology* 27: 168-174.

- MÉNDEZ DE LA CRUZ FR & M VILLAGRÁN-SANTA CRUZ (1998) Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Revista de Biología Tropical* 46: 1159-1161.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ FR LJ GILLETTE JR, M VILLAGRÁN-SANTA CRUZ & G CASAS-ANDREU (1988) Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22: 1-12.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ FR, M VILLAGRÁN-SANTA CRUZ & O CUELLAR (1994) Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographica* 70: 59-67.
- MÉNDEZ DE LA CRUZ FR, R SÁNCHEZ-TREJO & O CUELLAR (1995) Reproductive differences between sympatric oviparous and viviparous Mexican spiny lizards. *Biogeographica* 71: 61-67.
- MÉNDEZ-JUÁREZ BH (2003) Aspectos de la estrategia reproductiva en la lagartija vivípara *Sceloporus serrifer*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 91 pp.
- NIEWIAROWSKY PH (2001) Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *The American Naturalist* 157: 421-433.
- NIEWIAROWSKI PH, MJ ANGILLETTA JR & AD LEACHÉ (2004) Phylogenetic comparative analysis of life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: an example and prognosis. *Evolution* 58: 619-633.

- ORTEGA-LEÓN AM, ER SMITH, JJ ZÚÑIGA-VEGA & FR MÉNDEZ-DE LA CRUZ (2007) Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67: 492-502.
- RODRÍGUEZ-TEJEDA R (2006) Hábitos alimentarios de la lagartija *Sceloporus mucronatus* en un bosque mixto (*Pinus montezumae*-*Pinus hartwegii*) de la sierra del Ajusco, Estado de México. Tesis de Maestría, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 82 pp.
- ROHR DH (1997) Demographic and life history variation in two proximate populations of a viviparous skink separated by steep altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 66: 567-578.
- SALAZAR D (2003) Estudio de la reproducción y alimentación de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Phrynosomatidae) en el sistema modificado de San José Deguedo, Estado de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 89 pp.
- SCHOENER TW & A SCHOENER (1978) Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978: 390-405.
- SHINE R (2005) Life-history evolution in reptiles. *Annual Review in Ecology, Evolution, and Systematic* 36: 23-46.
- SMITH GR & RE BALLINGER (1994) Temporal and spatial variation in individual growth in the spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1994: 1007-1013.
- STEARNS SC (ed) (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, USA. 249 pp.

- STEARNS SC (2000) Life histories evolution: success, limitations and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476-486.
- TINKLE DW, HM WILBUR & SG TILLEY (1970) Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- URIBE-PEÑA Z, A RAMÍREZ-BAUTISTA & G CASAS-ANDREU (eds) (1999) Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 119 pp.
- VAN NOORDWIJK AJ & G DE JONG (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* 128: 137-142.
- VON BERTALANFFY L (1951) Metabolic types and growth types. *The American Naturalist* 85: 111-117.
- VON BERTALANFFY L (1957) Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology* 32: 217-231.
- WAPSTRA ER, R SWAIN & JM O'REILLY (2001) Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 2001: 646-655.
- ZAMUDIO KR & B SINERVO (2003) Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies. En: Fox SF, JK Mc Coy & TA Baird (eds) *Lizard Social Behavior*: 83-106. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- ZÚÑIGA-VEGA JJ, RI ROJAS-GONZÁLEZ, JA LEMOS-ESPINAL & ME PÉREZ-TREJO (2005) Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology* 39: 433-443.

Leyenda de las Figuras

Fig. 1. Comparación entre machos de las dos poblaciones, **(a)** de la longitud asintótica (A_1), y **(b)** del parámetro característico de crecimiento (r), estimados por el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy. El punto indica el valor estimado del parámetro y las líneas corresponden al intervalo de confianza del 95%.

Fig. 2. Curvas de crecimiento construidas para los machos de las dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus*. Sobre las curvas se indica la edad estimada de madurez sexual para cada población, con base en una talla mínima de madurez conocida. LHC = longitud hocico-cloaca.

Figura 1.

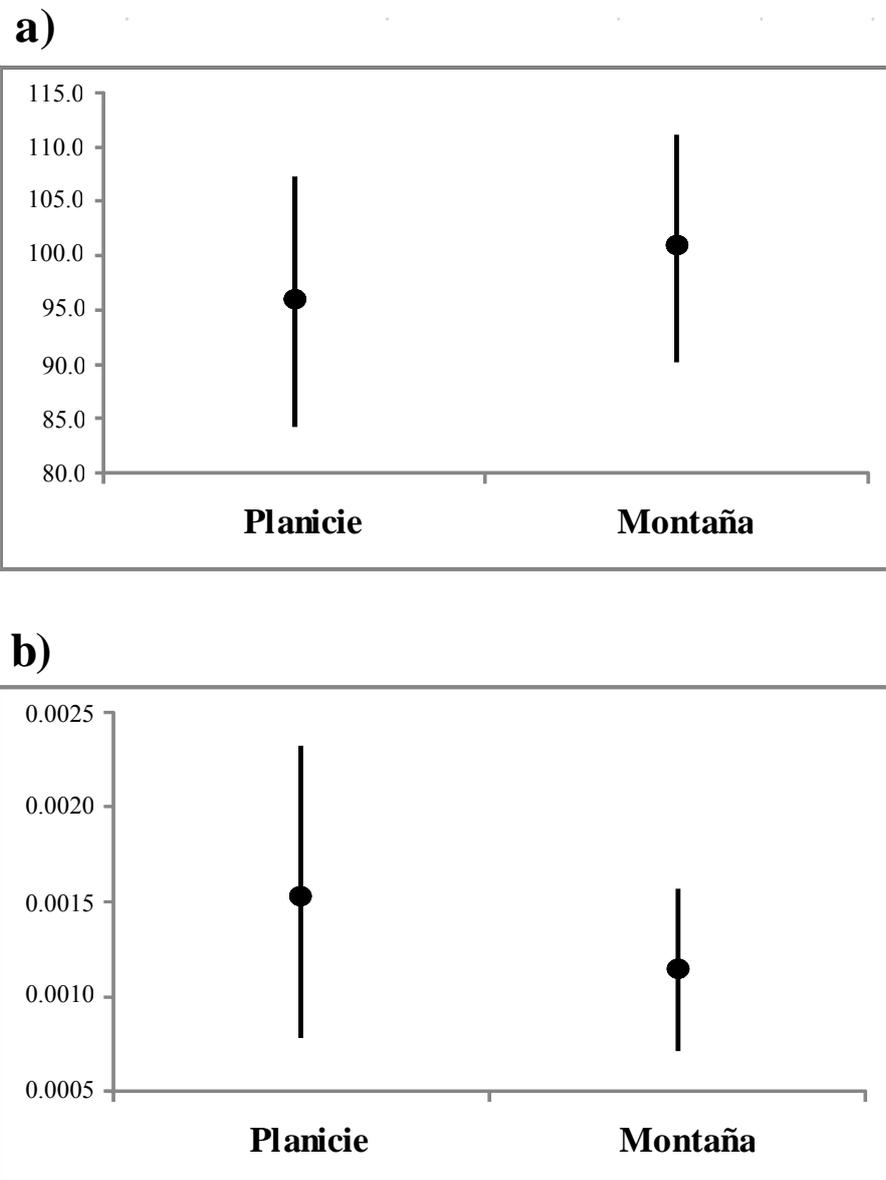
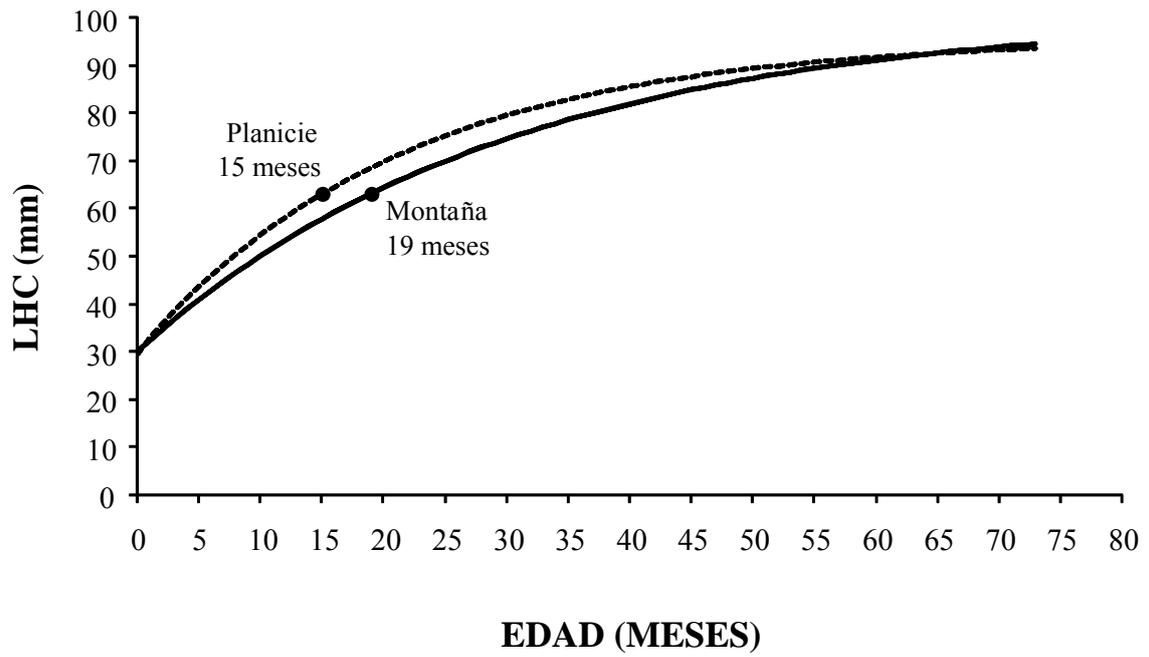


Figura 2



CONCLUSIONES GENERALES

1. La maduración anticipada de los machos con respecto a las hembras de *Sceloporus mucronatus*, al parecer es una característica producto de selección intrasexual que confiere a los machos una mayor adecuación en términos de la oportunidad de apareamiento. Esta es la primera evidencia del posible papel adaptativo de las diferencias en el tiempo de maduración en lagartijas de este género.
2. Aunque no determinamos la ventaja en términos del éxito reproductor para los machos que maduran primero en la estación, el hecho que el esperma depositado por estos machos permanece viable hasta el momento que es requerido para fertilizar los huevos, indica si existe una ganancia en adecuación.
3. La maduración anticipada de los machos durante cada estación reproductiva, tiene un efecto sobre la edad a la cual los machos de la población de montaña inician su vida reproductiva. Mientras los machos de la población de planicie, en la cual la maduración estacional es sincrónica entre los sexos, logran iniciar la vida reproductiva al siguiente año de su nacimiento, los machos de la población de montaña solo pueden hacerlo a la edad de dos años.
4. La estrategia reproductora en *S. mucronatus* parece estar acorde con lo observado para otras especies vivíparas del género, caracterizado por una madurez temprana junto con un rápido crecimiento. Esta estrategia de crecimiento-maduración contradice el patrón esperado para lagartijas de zonas templadas.