



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**FILOGENIA MOLECULAR DE LAS LAGARTIJAS DEL
GÉNERO *Xenosaurus* (XENOSAURIDAE) Y EVOLUCIÓN DE
SUS CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE VIDA**

T E S I S

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

P R E S E N T A:

JOAN GASTÓN ZAMORA ABREGO

DIRECTOR DE TESIS: Dr. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA

MÉXICO, D. F.

ABRIL, 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.

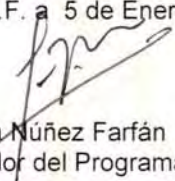
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de Septiembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **JOAN GASTON ZAMORA ABREGO** con número de cuenta **501094962** con la tesis titulada: "**Filogenia Molecular de las Lagartijas del Género *Xenosaurus* (XENOSAURIDAE) y Evolución de sus Características de Historia de Vida**", realizada bajo la dirección del **DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA:**

Presidente:	DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Vocal:	DRA. VIRGINIA LEÓN REGAGNON
Vocal:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Vocal:	DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Secretario:	DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA
Suplente:	DR. HÉCTOR GADSDEN ESPARZA
Suplente	DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

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

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


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación académica y a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México, por aportarme un suplemento de beca para llevar a cabo los estudios de doctorado.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por proporcionarme la beca para llevar a cabo los estudios de doctorado.

Agradezco a los proyectos CONACYT (47590–Q) y DGAPA–UNAM (PAPIIT IN–210707) por su apoyo para realizar esta investigación.

Agradezco especialmente a mi Tutor, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, por haber confiado en mí a pesar de las circunstancias, por su gran apoyo y enseñanzas durante mi formación, por ofrecerme su entrañable amistad, consejo y apoyo en los momentos difíciles, y por haberme introducido en el mundo de la sistemática.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutoral por recibir de ellos un trato cordial y respetuoso hacia mi trabajo. Al Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y al Dr. Eduardo Morales Guillaumin, por sus enseñanzas y observaciones realizadas durante el desarrollo de este trabajo.

Agradezco a los miembros del Jurado, Dra. Virginia León Regagnon, Dr. Andrés García Aguayo, Dr. Héctor Gadsden Esparza y Dr. José Jaime Zúñiga Vega, por su interés en mi formación académica y tiempo que amablemente me han brindado.

Agradezco especialmente al Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dr. Ramón Isaac Rojas González, M. en C. Iván Vladimír Rubio Pérez, Dra. Martha Lucia Calderón Espinosa y Dra. Norma Leticia Manríquez Moran, que en muchas etapas de esta investigación me brindaron su tiempo y conocimientos, y cuyas sugerencias permitieron mejorar notablemente esta tesis.

Agradezco a la Dra. Emilia P. Martins quien me recibió amablemente en la Universidad de Indiana, para realizar la fase final de esta tesis. De igual modo agradezco a los demás miembros del Laboratorio de esta Universidad que colaboraron conmigo: Cuauhcihuatl Vital, Deanna Soper, Saúl Nava, Anuradha Bhat, Mayté Ruiz y Winnie Ho.

Agradezco todo el apoyo que me brindaron mis amigos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, en particular a Uri-berto, Itzel, Luis Canceso, Rubí, Betito, Israel, Christopher, Estrella, Manuel Fiera, Carlitos, y al Dr. Oscar Flores.

Agradezco a mi madre, Esthela Abrego Pascacio, que siempre ha estado, y estará en los mejores y peores momentos de mi vida; enseñándome, apoyándome e impulsándome para continuar siempre adelante; y a mis hermanos, Luís Julián y Miguel Ángel, por su compañía, su apoyo moral, intelectual, emocional y financiero, y por tener que soportarme durante tanto tiempo con mis enredos y locuras.

Agradezco a mi Mujertsss, por que sin ti, este trabajo simplemente no existiría.

Finalmente, agradezco a todas las personas que en este momento no recuerdo, pero que de alguna manera estuvieron presentes o contribuyeron para que este trabajo fuera concluido.

*A Jonathan, mi mono guardián del Universo y
Alejandra, mi loca sinvergüenza.*

*A mi madre y mis hermanos, por estar
siempre presentes en cada momento de mi vida.*

*A mi Bruja por ser la más testaruda de las
mulas, y por todo su amor, apoyo, cariño y paciencia.*

Existe una armonía interior de movimiento y equilibrio en todos los planetas adaptados al hombre; uno puede ver en esta armonía un efecto dinámico estabilizador esencial a todas las formas de vida. Su función es simple: crear y mantener esquemas coordinados más y más diversificados. Es la propia vida la que aumenta la capacidad de un sistema cerrado para sustentar la vida. La vida se halla al servicio de la vida. Los alimentos necesarios para la vida son creados *por* la vida cada vez en mayor abundancia a medida que se incrementa la diversificación de esta vida...

...más allá de un punto crítico, los grados de libertad, en un espacio finito, disminuyen a medida que se incrementa el número. Esto resulta válido tanto para los hombres en el espacio finito de un ecosistema planetario como para las moléculas de gas en una redoma sellada. La cuestión para los seres humanos no es saber cuántos de ellos podrán sobrevivir dentro del sistema, sino qué tipo de existencia será posible para aquellos que sobrevivan.

Pardot Kynes, Primer Planetólogo de Arrakis.

Dune, Frank Herbert.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
OBJETIVO GENERAL.....	10
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	10
HIPÓTESIS.....	11
LITERATURA CITADA.....	12
CAPÍTULO I	
Filogenia Molecular de las lagartijas del género <i>Xenosaurus</i> (<i>Xenosauridae</i>)	14
INTRODUCCIÓN.....	14
OBJETIVO GENERAL.....	18
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	18
MATERIAL & MÉTODOS.....	19
RESULTADOS.....	28
DISCUSIÓN.....	38
LITERATURA CITADA.....	50
CAPÍTULO II	
Evolución de Características de Historia de Vida en el género <i>Xenosaurus</i> (<i>Xenosauridae</i>)	56
PRIMERA PARTE:	
Variation in reproductive traits within the lizard genus <i>Xenosaurus</i>	57
SEGUNDA PARTE:	
Evolution of reproductive life–history traits of the crevice–dwelling lizard genus <i>Xenosaurus</i> : a phylogenetic approach to analyze the life history.....	65
ABSTRACT	66

BACKGROUND.....	67
METHODS	71
Taxon Sampling.....	71
Environmental Data.....	71
Phylogenetic Analysis.....	71
Selective Environmental Factors.....	73
Life–History <i>trade–offs</i>	74
Ancestral State Reconstruction.....	75
RESULTS.....	77
Phylogenetic Analysis.....	77
Selective Environmental Factors.....	78
Life–History <i>trade–offs</i>	78
Ancestral State Reconstruction.....	79
DISCUSSION.....	81
Relationship among reproductive life-history traits and environmental factors.....	81
Expected patterns of co-variation in reproductive life- history traits.....	84
Phylogenetic effects and ancestral states on reproductive life-history traits.....	86
Why is evolution of reproductive life-history traits negligible or absent in the crevice-dwelling lizard genus <i>Xenosaurus</i> ?.....	87
<i>Xenosaurid</i> reproductive traits and the life history theory...	89
ACKNOWLEDGMENTS	91
LITERATURE CITED	91
TABLES & FIGURES.....	100
CAPÍTULO III Discusión General.....	111
LITERATURA CITADA	116

RESUMEN

El presente estudio se enmarca en el contexto del estudio de la evolución de historia de vida en reptiles escamados. En este trabajo se evaluó la evolución de características reproductivas como, tamaño corporal de las hembras (tamaño a la madurez sexual, tamaño promedio y el tamaño máximo registrado), el tamaño y el número de crías, y la masa relativa de la camada, en 13 especies distintas de lagartijas pertenecientes al género *Xenosaurus*. La variación en estas características, así como su relación con algunos factores selectivos, fueron analizadas bajo un contexto filogenético.

Este trabajo está compuesto básicamente de dos capítulos. En el capítulo I se presenta una hipótesis filogenética derivada de fragmentos de dos genes mitocondriales (ND4 y ND1), obtenidos de 81 individuos de 48 localidades que representan a las especies, subespecies y poblaciones de *status* taxonómico incierto. En ambos análisis filogenéticos (Máxima Parsimonia y Análisis Bayesiano), el género *Xenosaurus* se recuperó como grupo monofilético; no obstante, la exclusividad de algunas especies, subespecies y poblaciones con *status* taxonómico incierto, no se recupera en estas hipótesis. A partir de la relación entre los haplotipos y su distribución geográfica, se sugieren límites de especie al interior de este género y se confirma el *status* taxonómico de las mismas, el cual está constituido por al menos 17 especies diferentes.

El capítulo II fue dividido en dos partes. En la primera parte se presenta una descripción detallada de las características reproductivas de 13 diferentes especies. Se encontró que a pesar de su morfología (aplanada dorso–ventralmente), existe variación en estas características; sin embargo, solo el tamaño de la camada y la masa relativa de la camada, fueron las características que mostraron mayor variación inter–poblacional. También fue posible detectar al menos dos diferentes estrategias de historia de vida: poblaciones con tamaños relativamente grandes de camada y crías pequeñas, y poblaciones con crías relativamente grandes y tamaños de camada pequeñas. Estas estrategias han sido denominadas como *Selección r* y *Selección K*, las cuales han servido para distinguir los patrones de variación geográfica que se observan entre las estrategias que presentan las especies que habitan en zonas tropicales de las zonas templadas.

En la segunda parte del capítulo II, se utilizó el conjunto de datos para investigar la evolución de dichas características bajo un contexto filogenético. Al evaluar los posibles factores (próximos, últimos y compromisos entre caracteres) que pudieran estar actuando como presiones selectivas sobre la evolución de las características de historia de vida analizadas, se encontró que los

factores próximos que tienen un mayor efecto sobre la variación en las características reproductivas, son la altitud y la temperatura. Al evaluar las interacciones ecológicas y evolutivas se encontró que el tamaño a la madurez sexual estaba positivamente relacionado con el tamaño de las hembras adultas. También se detectó un compromiso de historia de vida entre el tamaño de la camada y el tamaño de las crías; asimismo, estas fueron las únicas características que presentaron una fuerte influencia de la filogenia. Tres principales restricciones evolutivas, que no son mutuamente excluyentes, parecen haber ejercido un fuerte impacto en la historia de vida de este género: compromiso adaptativo, estasis evolutiva y restricciones morfológicas o de diseño. Partiendo del hecho de que las estrategias de historia de vida están determinados tanto por la interacción de factores extrínsecos, como por factores intrínsecos, en el género *Xenosaurus* también se encontró que los caracteres de historia de vida pueden estar influenciados por la morfología, el modo de forrajeo y el uso del microhábitat. Los trabajos presentados en este capítulo han sido escritos como artículos científicos independientes; uno de ellos ya ha sido publicado por el *Journal of Herpetology* y el otro está siendo preparado para ser enviado al *Journal of Evolutionary Biology*. Este último es el resultado de la colaboración con la Dr. Emilia P. Martins (Indiana University).

ABSTRACT

This study is framed within the context of the life–history evolution in squamata reptiles. In this paper we evaluated the evolution of reproductive traits such as female body size (size at sexual maturity, average body size and maximum size recorded), size and number of offspring, and relative litter size in 13 different species of lizards of the genus *Xenosaurus*. The variation in these characteristics and their relationship with some selective factors were analyzed in a phylogenetic context.

This work consists basically of two chapters. In Chapter I provides a phylogenetic hypothesis derived from fragments of two mitochondrial genes (ND4 and ND1), collected from 81 individuals representing 48 localities of the species, subspecies and populations of uncertain taxonomic *status*. In both phylogenetic analysis (Maximum Parsimony and Bayesian Analysis), genus *Xenosaurus* was recovered as monophyletic group, but the exclusivity of some species, subspecies and populations with uncertain taxonomic *status*, is not recovered in these scenarios. From the relationship between haplotypes and their geographical distribution, suggests the limits of species within the genus and confirm the taxonomic status of these, which consists of at least 17 different species.

Chapter II was divided into two parts. The first part presents a detailed description of the reproductive traits of 13 different species. We found that despite their morphology (flattened dorso-ventrally), there is variation in this feature, but only the litter size and relative litter mass, were the characteristics that showed a greater inter-population variation. It was also possible to detect at least two different life history strategies: populations with relatively large litter sizes and smaller offspring, and offspring populations with relatively large and small litter sizes. These strategies have been referred to as **r – K Selection**, which have served to distinguish the patterns of geographic variation was observed among the strategies that have the species that live in tropical areas of the temperate zones.

In the second part of Chapter II, we used the dataset to investigate the evolution of these features in a phylogenetic context. In assessing the possible factors (proximate, ultimate and trade – offs) that may be acting as selective pressures on the reproductive life–history traits evolution, we found that the factors that have come a considerably effect on the variation in reproductive traits are the altitude and temperature. In assessing the ecological and evolutionary interactions was found that the size of sexual maturity was positively related to the size of adult females. We also detected a life-history *trade offs* between litter size and offspring size as well as,

these were the only traits that had a strong influence of phylogeny. Three main evolutionary constraints, which are not mutually exclusive, seem to have exerted a strong impact on the life history of this genus: adaptive *trade-offs*, stasis and morphological constraints. Based on the fact that the life history strategies are determined by the interaction of extrinsic factors, such as by intrinsic factors, the genus *Xenosaurus* also found that life history characters may be influenced by the morphology, foraging mode and microhabitat use. The work presented in this chapter have been written as separate articles, one of them has already been published by the *Journal of Herpetology*, and the other is being prepared to will be sent to *Journal of Biology Evolutionay*. The latter is the result of collaboration with Dr. Emilia P. Martins (Indiana University).

INTRODUCCIÓN GENERAL

El estudio de la evolución de las características de historia de vida en reptiles escamados (lagartijas y serpientes) se ha abordado desde tres perspectivas separadas que incluyen el contexto ecológico (Huey *et al.* 1983, Dunham *et al.* 1988, Vitt y Pianka 1994, Adolph y Porter 1993), el experimental (James y Whitford 1994, Qualls y Shine 1998, Sinervo 1990, Sinervo y Huey 1990, Jordan y Snell 2002) y el filogenético (Stearns 1984, Dunham y Miles 1985, Miles y Dunham 1993). La información generada por estos trabajos sugiere que los patrones de variación observados en las historias de vida dentro de las poblaciones (temporalmente), entre poblaciones (geográficamente) y a nivel supra–específico se puede atribuir a tres tipos de factores: **i)** adaptaciones genéticas a presiones selectivas específicas (Tinkle *et al.* 1970, Tinkle y Dunham 1986); **ii)** plasticidad fenotípica o respuestas fisiológicas a las condiciones ambientales próximas (Dunham *et al.* 1988, Niewiarowski 1994, Schwarzkopf 1994, Sinervo y Svensson 1998), y **iii)** restricciones de tipo filogenético o relacionadas con el diseño corporal (Vitt 1993, Vitt y Goldber 1983, Miles y Dunham 1993, Vitt y Pianka 2003).

De acuerdo con la teoría de historias de vida, los componentes de historia de vida de un organismo, se pueden considerar como una colección de características co–adaptadas que han sido moldeadas por la selección natural (Stearns 1992, 2000, Roff 2002). En este sentido, las características de historia de vida podrían ser consideradas como adaptaciones a diferentes condiciones ambientales. Sin embargo, dos hechos sugieren que esta interpretación adaptacionista es incompleta. En primer lugar, algunas características de historia de vida se encuentran determinadas (o fijas) desde niveles taxonómicos superiores (Garland y Adolph 1991, 1994); por ejemplo, a nivel de población es posible que no existan variaciones sobre las cuales pueda actuar la selección natural (Niewiarowski *et al.* 2004). En segundo lugar, las relaciones observadas entre algunas características de historia de vida como la mortalidad y la madurez sexual, o la fecundidad y la mortalidad, difieren entre grupos taxonómicos (*p. ej.*, entre mamíferos, reptiles y aves) (Charnov y Berrigan 1990, Charnov 1993), lo que sugiere que los patrones de historia de vida encontrados a niveles taxonómicos superiores (*p. ej.*, clase, orden o familia), han sido substancialmente determinados por la historia evolutiva compartida, como ocurre con otros caracteres morfológicos, conductuales y fisiológicos (Losos 1990, Huey 1991, Losos y Miles 1994, Elstrott y Irschick 2004, Martins *et al.* 2004).

Con base en estudios comparativos, se considera que las diferencias en los patrones de variación y covariación en las características de historia de vida entre especies y entre taxones superiores pueden ser mejor explicadas por efectos filogenéticos, más que por causas adaptativas relacionadas con variaciones en presiones de selección (Bauwens y Díaz–Uriarte 1997, Clobert *et al.* 1998), mientras que la variación dentro de una misma especie puede ser el resultado de adaptaciones a los diferentes regímenes selectivos (Niewiarowski *et al.* 2004, Angilletta *et al.* 2004). Aunque las características particulares pueden tener valor adaptativo, sólo una perspectiva histórica puede revelar si realmente son el resultado de la selección natural. De manera más rigurosa, se han propuesto diferentes metodologías para separar la variación producto de historia compartida, las cuales se basan en diversas técnicas estadísticas que se apoyan en análisis filogenéticos (Wanntorp *et al.* 1990, Harvey y Pagel 1991, Harvey y Keymer 1991, Martins 2000). En el caso de lagartijas, son pocos los estudios que han aplicado estas metodologías para separar los efectos filogenéticos y probar adaptación en las características de historia de vida.

Stearns (1984) fue uno de los primeros en analizar los patrones de covariación de algunos caracteres de historia de vida en este grupo de reptiles. Él utilizó un análisis de correlación, un análisis de varianza anidado de dos niveles (Orden y Familia), y un análisis de componentes principales, para determinar el efecto del tamaño y la filogenia sobre los patrones de covariación de la talla de las hembras, tamaño de la nidada, edad a la madurez sexual, modo de reproducción y frecuencia de nidada. Él encontró que los caracteres de historia de vida analizados, estaban fuertemente influenciados por el tamaño y la historia evolutiva de los organismos a niveles taxonómicos superiores, minimizando la importancia de procesos microevolutivos.

Posteriormente, Dunham y Miles (1985) reanalizaron los datos de Stearns (1984) incluyendo los mismos caracteres además del modo de forrajeo para 21 serpientes y 91 lagartijas. Ellos encontraron que los patrones de covariación en el tamaño de la puesta, la frecuencia de la puesta y la edad a la madurez sexual presentaban un efecto filogenético significativo a tres niveles taxonómicos: orden, familia y género; asimismo, encontraron influencia filogenética en un compromiso de historia de vida entre el tamaño de la puesta y la frecuencia de puestas. Del mismo modo, en análisis subsecuentes encontraron que entre el 14% y 64% de la variación en los caracteres de historia de vida en 130 especies de lagartijas (Iguanidae) esta explicada por un efecto filogenético significativo a nivel de familia (Miles y Dunham 1993); pero también

indicaron que la adaptación local y la plasticidad son importantes componentes de la variación observada en estos caracteres.

Por su parte Shine y Charnov (1992), empleando el método de contrastes filogenéticamente independientes propuesto por Felsenstein (1985), encontraron influencia filogenética significativa en la tasa de mortalidad adulta, la talla adulta y la edad a la madurez sexual para 36 especies de reptiles escamados. Sin embargo, en otro estudio Clobert *et al.* (1998), analizaron la edad a la madurez, la fecundidad y la supervivencia adulta en 90 especies de lagartijas, y encontraron que, después de incluir en sus análisis las relaciones filogenéticas entre estas especies, la variación en los caracteres de historia de vida analizados permanece.

Debido a que estos primeros trabajos se basaron en comparaciones entre especies de diferentes taxones superiores, los patrones encontrados fueron en gran medida producto de la variación en niveles taxonómicos superiores, más que el resultado de compromisos entre características reproductivas o demográficas dentro de una especie (Clobert *et al.* 1998), por lo que a partir de estos trabajos algunos autores (Bauwens y Díaz–Uriarte 1997, Rubio–Pérez 2002, 2005, Niewiarowski *et al.* 2004) emplearon el método comparativo filogenético para evaluar el grado de covariación en varios caracteres de historia de vida a niveles menos inclusivos; es decir, comparaciones entre especies de una misma familia o un mismo género (Bauwens y Díaz–Uriarte 1997, Rubio–Pérez 2002), y entre poblaciones de una misma especie (Rubio–Pérez 2005, Niewiarowski *et al.* 2004).

Bauwens y Díaz–Uriarte (1997) examinaron los patrones de covariación de 10 caracteres de historia de vida en un grupo de especies de 18 lagartijas de la familia Lacertidae, y encontraron que había una correlación negativa entre el tamaño de camada o nidada y el tamaño de las crías, correlación que está influenciada por la historia evolutiva del grupo, en la que se da un compromiso de historia de vida entre la asignación de recursos por cría y el tamaño total de la camada o nidada. También encontraron relaciones negativas significativas entre la masa y el tamaño de la puesta y entre la masa y la frecuencia de la puesta, como predice la teoría de historias de vida (Stearns 1992, 2000), aunque estas correlaciones no presentaron influencia filogenética.

Posteriormente, Rubio–Pérez (2002) analizó algunos caracteres de historia de vida en el género *Sceloporus* (grupo *torquatus*), y encontró una correlación evolutiva entre la masa relativa de la nidada y la masa de las crías, la cual se encuentra influenciada por la historia evolutiva del grupo; mientras que entre el tamaño de camada y la talla de las hembras y entre el tamaño de

camada y el tamaño de las crías no encontró dicha correlación ni influencia de la filogenia y, por lo tanto, sugirió que la expresión de estos caracteres es una respuesta adaptativa al ambiente donde habitan.

A nivel poblacional, Niewiarowski *et al.* (2004) analizaron varias características de historia de vida (tamaño de la nidada, masa de la nidada por año, edad a la madurez sexual y supervivencia adulta) en 14 poblaciones de *Sceloporus undulatus*. Ellos encontraron que sólo la edad a la madurez y la supervivencia adulta estaban relacionadas positivamente; pero al emplear el método comparativo filogenético, no encontraron evidencia de un efecto filogenético sobre la variación en estos caracteres de historia de vida.

Por su parte Rubio–Pérez (2005), comparando ocho razas cromosómicas de *Sceloporus grammicus*, reportó la presencia de influencia filogenética en los tres caracteres analizados (tamaño de camada, masa total de la camada y esfuerzo por cría). Él encontró que para cada raza el esfuerzo por cría y el tamaño de camada estaban relacionados negativamente a lo largo de su evolución, y sugirió la presencia de efectos históricos acumulados hasta la actualidad. En el caso del esfuerzo por cría, encontró que la inversión energética por cada cría está más definida por causas ecológicas que evolutivas.

Tomando en consideración los resultados reportados en estos trabajos, se puede decir que las características de historia de vida difieren significativamente entre los diferentes grupos taxonómicos que conforman a los reptiles escamados. A nivel intraespecífico todavía es difícil detectar los patrones de covariación entre los distintos caracteres de historia de vida (Niewiarowski *et al.* 2004), mientras que a nivel interespecífico, es posible detectar no solo los patrones de covariación, sino también el grado de covariación entre las características de historia de vida (Bauwens y Díaz–Uriarte 1997, Angilletta *et al.* 2004). Esto se debe a que las especies evolucionan hacia diferentes estrategias de historia de vida dependiendo de las condiciones bajo las cuales se desarrollan, lo que sugiere que el ambiente podría determinar la estrategia óptima.

En general, se ha observado que los factores selectivos más importantes en la evolución de las estrategias de historia de vida en lagartijas, ya sea de forma directa o indirecta, son de tipo ambiental (temperatura, precipitación y fotoperiodo) (Adpolh y Porter 1993, 1996, Shine 2005), ecológico (disponibilidad de alimento, intensidad de depredación y uso de microhábitats específicos) (Vitt y Congdon 1978, Pianka y Vitt 2003, Vitt *et al.* 2003), y conductuales (modo de forrajeo y de escape a depredadores, y patrones de actividad) (Huey *et al.* 1974, Huey y Pianka 1981, Pianka 1986, Asthon 2005). Sin embargo, los factores últimos y los compromisos entre

características de historia de vida, también desempeñan un papel importante en la evolución de las historias de vida (Miles y Dunham 1985, Stearns 1992, Miles y Dunham 1993, Clobert *et al.* 1998).

Esta es la razón por la cual, los estudios comparativos para encontrar evidencia acerca de la naturaleza adaptativa de las características de historia de vida entre especies de un mismo género es de suma importancia (Bauwens y Díaz–Uriarte 1997, Rubio–Pérez 2002). Con estos trabajos, se ha intentado confirmar o refutar distintas hipótesis que tratan de explicar cómo diferentes factores pueden dirigir la evolución en las diferentes características de historia de vida. En esta tesis se investigó algunos factores que podrían actuar como presiones selectivas sobre la evolución de algunas características de historia de vida (tamaño a la madurez sexual, tamaño promedio y máximo tamaño reproductivo de las hembras, tamaño y número de las crías y esfuerzo reproductivo) en las lagartijas del género *Xenosaurus* (Xenosauridae).

Además de los análisis preliminares presentados por Ballinger *et al.* (2000), Zúñiga–Vega (2005), Zamora–Abrego *et al.* (2007) y Rojas–González *et al.* (2008), las principales cuestiones sobre la variación en los caracteres de historia de vida en este grupo no han sido previamente investigados. El principal objetivo de este trabajo es analizar desde una perspectiva comparativa y filogenética, la variación de algunas características de historia de vida en estas lagartijas, explorar si los factores próximos (*p. ej.*, altitud, precipitación, temperatura) son responsables de esta variación, así como los posibles compromisos entre caracteres, y estimar la importancia relativa del efecto filogenético sobre la evolución de sus características de historias de vida. Para ello, es necesario obtener una hipótesis filogenética que nos permita estudiar la evolución de estas características, debido a que no existe una filogenia para este grupo de lagartijas. La hipótesis filogenética de la tesis, se basa únicamente en datos moleculares.

OBJETIVO GENERAL

Analizar en un contexto filogenético la evolución del tamaño a la madurez sexual, tamaño promedio y máximo tamaño reproductivo de las hembras, así como el tamaño y número de las crías y el esfuerzo reproductivo en el género *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Capítulo I. Filogenia molecular de las lagartijas del género *Xenosaurus* (Xenosauridae).

- 1.1. Obtener una hipótesis filogenética robusta del género *Xenosaurus*, a partir de fragmentos de los genes mitocondriales ND4 y ND1.
 - 1.1.1. Definir las relaciones entre las especies que conforman a este género.
 - 1.1.2. Confirmar el *status* taxonómico de las especies, subespecies y poblaciones de este género.
 - 1.1.3. Sugerir límites de especie al interior de este género.

Capítulo II. Evolución de características de historia de vida en el género *Xenosaurus* (Xenosauridae).

- 2.1. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. Zamora–Abrego, J. G., J. J. Zúñiga–Vega, and A. Nieto–Montes de Oca. 2007. *Journal of Herpetology*, 41(4): 630 – 637.
 - 2.1.1. Describir las características de historia de vida que se van a analizar dentro del género *Xenosaurus*.
 - 2.1.2. Seleccionar las especies y localidades que se van a estudiar para describir la variación en cada carácter de historia de vida seleccionado.
 - 2.1.3. Describir el tamaño de la camada, el tamaño de las crías al nacer, y la masa relativa de la camada para las diferentes especies que se van a analizar, así como su relación con la talla promedio de las hembras.

2.2. Evolution of reproductive life–history traits of the crevice–dwelling lizard genus *Xenosaurus*: a phylogenetic approach to analyze the life history. Zamora–Abrego, J. G., J. J. Zúñiga–Vega, A. Nieto–Montes de Oca and E. P. Martins. En preparación para el *Journal of Evolutionary Biology*.

2.2.1. Explorar que factores próximos que pueden explicar la variación en las características reproductivas de historia de vida.

2.2.2. Identificar los patrones de correlación ecológica y evolutiva entre los distintos caracteres reproductivos de historia de vida.

2.2.3. Estimar la importancia relativa del efecto filogenético sobre la evolución de características reproductivas de historia de vida.

HIPÓTESIS

Debido a que las especies que conforman al género *Xenosaurus* presentan una amplia distribución geográfica y altitudinal (410 – 2600 m.s.n.m.), ocupando diversos ambientes, supongo que deberían existir diferentes estrategias reproductivas entre las distintas especies, y que estas diferencias están determinadas por los factores ambientales (*p. ej.*, disponibilidad de alimento, temperatura, fotoperiodo, etc.) y por la tanto, en cada especie debería existir una alta tasa de evolución independiente en los caracteres reproductivos.

LITERATURA CITADA

- Adolph, S. C. and W. P. Porter. 1993. Temperature, Activity and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142(2): 273 – 295.
- Adolph, S. C. and W. P. Porter. 1996. Growth, seasonality and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos*, 77: 267 – 278. Copenhagen.
- Angilletta, M. J., T. D. Steury, and M. W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integr. Comp. Biol.* 44:498-509
- Ashton, K.G. 2005. Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. *J. Herpetology*, 39: 389 – 395.
- Bauwens, D. and R. Díaz-Uriarte. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a comparative study. *Amer. Natur.*, 149: 91 - 111.
- Charnov, E. L. 1993. Life history invariants. Some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press, New York, U. S. A.
- Charnov, E. L. and Berrigan, D. 1990. Dimensionless numbers and life history evolution: age of maturity versus the adult lifespan. *Evolutionary ecology*. 4:273-275.
- Clobert, J., T. Garland, Jr., 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. and D.B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*, 126: 231 – 257.
- Elstrott, J. and D. Irschick. 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* Lizards. *Bio. J. of the Linnean Society*, 83: 389-398.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 125: 1 – 15.
- Garland, T., Jr., and S. C. Adolph. 1991. Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 193-228.
- Garland, T., Jr., and S. C. Adolph. 1994. Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology*, 67: 797-828.
- Harvey, P. H., and A. E. Keymer. 1991. Comparing life histories using phylogenies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 332: 31-39.
- Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Huey, R. B. and E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- Huey, R. B. E. R. Pianka & T. W. Schoener. (eds.). 1983. *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Huey, R. B., E. R. Pianka, M. E. Egan and L. W. Coons. 1974. Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*). *Ecology*, 55: 304 – 316.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137: S91 – S115.
- James C. and W. G. Whitford. 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos* 70:49-56.
- Jordan, M. A. and H. L. Snell. 2002. Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction of Galápagos java lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia* 130: 44-52.
- Losos, J. B. 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 558-569.
- Losos, J. B. 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance ability in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 1189-1203.
- Losos, J. B., and D. B. Miles. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. Pp. 60-98 in P.C. Wainwright and S. Reilly, Eds., *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press: Chicago.
- Martins, E. P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Trends Ecol. Evol.* 15 (7) 296-299.
- Martins, E. P., A. Labra, M. P. Halloy and J. T. Thompson. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: An interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*, 68: 453-463.
- Miles, D. B. and A. E. Dunham. 1993. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *The American Naturalist*, 139: 848–869.

- Niewiarowski, P. H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. Chapter 2 (pp. 31-49) in L. J. Vitt and E. R. Pianka (eds.) *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton Univ. Press.
- Niewiarowski, P. H., M. J. Angilletta Jr and A. D. Leache. 2004. Phylogenetic comparative analysis of life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: an example and prognosis. *Evolution*, 58(3): 619 – 633.
- Pianka, E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards: Analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press., Princeton New Jersey.
- Pianka, E. R. and Vitt, L. J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, 348 pp.
- Qualls, F. J. and R. Shine. 1998. Geographic variation in costs of reproduction in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Funct. Ecol.*, 11: 757 – 763.
- Rubio-Pérez, I.V. 2002. Análisis comparativo de caracteres de historia de vida en lagartijas del género *Sceloporus*, grupo *torquatus*: una propuesta filogenética. Tesis de Licenciatura. F.E.S., Iztacala, U.N.A.M., México.
- Rubio-Pérez, I.V. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, U.N.A.M., México.
- Schwarzkopf, L. 1994. Measuring trade-offs: a review of studies of costs of reproduction in lizards. Chapter 1 (pp. 7-29) in L.J. Vitt and E.R. Pianka (eds.) *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton Univ. Press.
- Shine R. and L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *Am. Nat.* 139:1257-1269.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36: 23-46.
- Sinervo B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, 44: 279 – 294.
- Sinervo B. and R. B. Huey. 1990. Allometric Engineering: An experimental test of the causes of interpopulational differences in performance. *Science* 248: 1106-1109.
- Sinervo, B. & Svensson, E. 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos* 83: 432–442.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123:56-72.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476 – 486.
- Tinkle D. W. and A. E. Dunham. 1986. Comparative life history of two syntopic sceloporine lizard. *Copeia* 1988:1-20.
- Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Vitt L. J. and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112:595-608.
- Vitt L. J., E. R. Pianka, W. E. Cooper Jr. & K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *Am. Nat.* 162:44-60.
- Vitt, L. J. and E. R. Pianka. (eds.). 1994. *Lizard ecology, historical and experimental perspectives*. Princeton University Press New Jersey.
- Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press.
- Vitt, L.J. 1993. Ecology of isolated-open formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in amazonian lowland rain forest. *Can. J. Zool.* 71:2370-2390.
- Vitt, L.J. and S. R. Goldberg. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurud torquatus* and *Platynotus semitaenianus*. *Copeia* 1983:131-141.
- Wanntorp, H. E., Brooks, D. R., Nilsson, T., Nylin S., Ronquist, F., Stearns, S. C. and Weddell, N. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132.

CAPÍTULO I

FILOGENIA MOLECULAR DE LAS LAGARTIJAS DEL GÉNERO *Xenosaurus* (XENOSAURIDAE)

INTRODUCCIÓN

El género *Xenosaurus* es un grupo de lagartijas endémico de México y Guatemala. Sus poblaciones se distribuyen desde el sur del estado de Tamaulipas en México hacia el sur y el este hasta la Alta Verapaz en Guatemala por la vertiente del Golfo de México, y desde Guerrero hasta Oaxaca en México por la vertiente del Pacífico (King y Thompson 1968, Ballinger *et al.* 2000). Estas lagartijas se pueden encontrar desde los 410 msnm hasta los 2600 msnm en diversos ambientes como selvas altas y medianas, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical perennifolio, huizachales, matorral xerófilo, bosque mesófilo de montaña, chaparral, bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque de pino (Pérez–Ramos *et al.* 2000, Nieto–Montes de Oca *et al.* 2001, Canseco–Márquez 2005, Canseco–Márquez y Nolasco–Vélez 2008).

En su revisión taxonómica del género, King y Thompson (1968) reconocieron sólo tres especies, una de ellas con cinco subespecies. Estas especies y subespecies son alopátricas entre sí y están en su mayoría restringidas a las regiones montañosas de México y Guatemala. De norte a sur, aproximadamente, estas especies se distribuyen como sigue. *Xenosaurus platyceps* es endémica de la Sierra Madre Oriental y sus poblaciones se distribuyen en varias localidades en el suroeste de Tamaulipas (King y Thompson 1968, Lemos–Espinal *et al.* 1997, Rojas–González *et al.* 2008); *X. newmanorum* también es endémica de la Sierra Madre Oriental y su distribución se restringe a la región de la Huasteca en el extremo sureste de San Luis Potosí y áreas cercanas en Hidalgo (King y Thompson 1968, Lemos–Espinal *et al.* 1997); y *X. grandis*, que contiene cinco subespecies, se distribuye desde el centro de Veracruz hacia el sur y el este hasta la Alta Verapaz en Guatemala por la vertiente del Golfo de México (King y Thompson 1968, Ballinger *et al.* 2000), y en la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre en el extremo oriental en Oaxaca por la vertiente del Pacífico: *X. g. agrenon* se distribuye en los valles centrales y varias localidades de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca (King y Thompson 1968, Lemos–Espinal *et al.* 2003), *X. g. arboreus* se conoce únicamente de la cumbre de la Sierra Madre en el extremo oriental de Oaxaca al este del Istmo de Tehuantepec (Lynch y Smith 1965, King y Thompson 1968), *X. g. grandis* se encuentra restringida al centro de Veracruz en la región de Córdoba–Cuautlapan (King y Thompson 1968, Ballinger *et al.* 1995, Zúñiga–Vega *et al.* 2005), *X. g. rackhami* se distribuye

desde la región de Los Chimalapas en el este de Oaxaca hasta la Sierra de los Cuchumatanes y las montañas de Alta Verapaz en Guatemala (King y Thompson 1968, Álvarez del Toro 1982, Ballinger *et al.* 2000, Canseco–Márquez 2005), y *X. g. sanmartinensis* es endémica de la Sierra de Los Tuxtlas en el sureste de Veracruz (King y Thompson 1968) (**Figura 1**).

Además de estos taxones, King y Thompson (1968) reportaron poblaciones de *Xenosaurus* en las Sierras de Juárez y Mixe en el norte de Oaxaca, y las consideraron como intergradados entre *X. g. grandis* y *X. g. rackhami* (**Figura 1**).

Desde la revisión de King y Thompson (1968), se han descrito tres especies más de *Xenosaurus*. Estas especies también son alopátricas entre sí y con respecto a las especies y subespecies descritas anteriormente. *Xenosaurus rectocollaris* se distribuye en varias localidades en el Valle de Tehuacán–Zapotitlán en Puebla (Smith y Iverson 1993, Canseco–Márquez *et al.* 2002); *X. penai* es endémica del estado de Guerrero, y se conoce sólo de la Sierra de Malinaltepec en la porción central de la Sierra Madre de Sur (Pérez–Ramos *et al.* 2000); y *X. phalaroanthereon* es endémica del estado de Oaxaca, y se distribuye en la región de San Juan Acaltepec de la Sierra Madre del Sur, en la región centro–sur del estado (Nieto–Montes de Oca *et al.* 2001) (**Figura 1**).

Además de estas descripciones, cabe señalar que Smith y Iverson (1993) sugirieron que la población de la Sierra de Juárez representa una especie distinta, más que intergradados entre *X. g. grandis* y *X. g. rackhami*, pero no tomaron ninguna acción al respecto. Más recientemente, Canseco–Márquez (2005) apoyó esta opinión, pero la especie permanece sin describir.

En los últimos años, la investigación realizada en el Museo de Zoología de la U.N.A.M. ha hecho evidente la existencia de varias especies nuevas más de *Xenosaurus* en México. Todas estas especies están claramente diferenciadas morfológicamente de las especies ya descritas, y son alopátricas con respecto a estas especies y entre sí. Sin embargo, hasta la fecha esta investigación sólo ha consistido en el examen de caracteres morfológicos. Dichas especies se encuentran aun sin describir, y su existencia no ha sido corroborada por datos moleculares.

Estas especies no descritas incluyen:

1) La población de El Tejocote, asignada previamente a *X. g. agrenon* por King y Thompson (1968). Esta población se localiza en los Valles Centrales de Oaxaca, cerca del poblado de San Andrés Nuxiño al noroeste de la ciudad de Oaxaca, y se encuentra separada de las poblaciones de *X. g. agrenon* que se distribuyen sobre la Sierra Madre del Sur en Oaxaca.

2) La población de Tilaco asignada a *X. platyceps* por Lemos–Espinal *et al.* (2003b) y varias poblaciones más en localidades de la Sierra Gorda en el noreste de Querétaro y noroeste de Hidalgo. Aunque esta especie es geográficamente más cercana a *X. newmanorum*, morfológicamente es más similar a *X. platyceps*; no obstante, se encuentra separada geográficamente de esta especie por una distancia de alrededor de 200 kms (Nieto–Montes de Oca *et al.* en prep.)

3) Las poblaciones de La Mojonera y La Selva en la Sierra Madre Oriental (municipios de Zacualtipán, Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz, respectivamente). Estas poblaciones fueron asignadas a *X. g. grandis* (Camarillo–Rangel 1990) y *X. newmanorum* (Camarillo–Rangel 1998), respectivamente; sin embargo, Durán–Fuentes (2005) encontró que son claramente diferentes morfológicamente de estos taxones y de todas las demás especies de *Xenosaurus*, y las consideró como una especie no descrita.

4) Las poblaciones de Huehuetla y Xochitlán en la Sierra Norte de Puebla. Estas poblaciones fueron reportadas recientemente por Durán–Fuentes (2005), quien encontró que se diferencian morfológicamente de todas las especies descritas de *Xenosaurus* y de la especie no descrita de La Mojonera y La Selva, y consideró que representan otra especie no descrita de este género.

5) La población de Concepción Pápalo y otras poblaciones ubicadas en el valle semiárido de Cuicatlán en el noreste de Oaxaca (Canseco–Márquez 2005).

6) La población de Altamira Monteverde, ubicada en la Sierra Mixteca en el oeste de Oaxaca (Nieto–Montes de Oca com. pers.)

Además de estas especies no descritas, existen otras poblaciones cuyo *status* taxonómico debe ser evaluado o reevaluado. Este es el caso de las subespecies de *X. grandis*. Recientemente, Canseco–Márquez (2005) realizó un análisis filogenético de *Xenosaurus* basado en morfología externa, y encontró evidencia que sugiere que la especie politípica *X. grandis* no es monofilética, y que varias de sus subespecies se encuentran más relacionadas con otras especies del género que entre sí; asimismo, consideró que las diferencias entre estas subespecies son obvias y suficientemente grandes y constantes como para reconocer varias de ellas como especies.

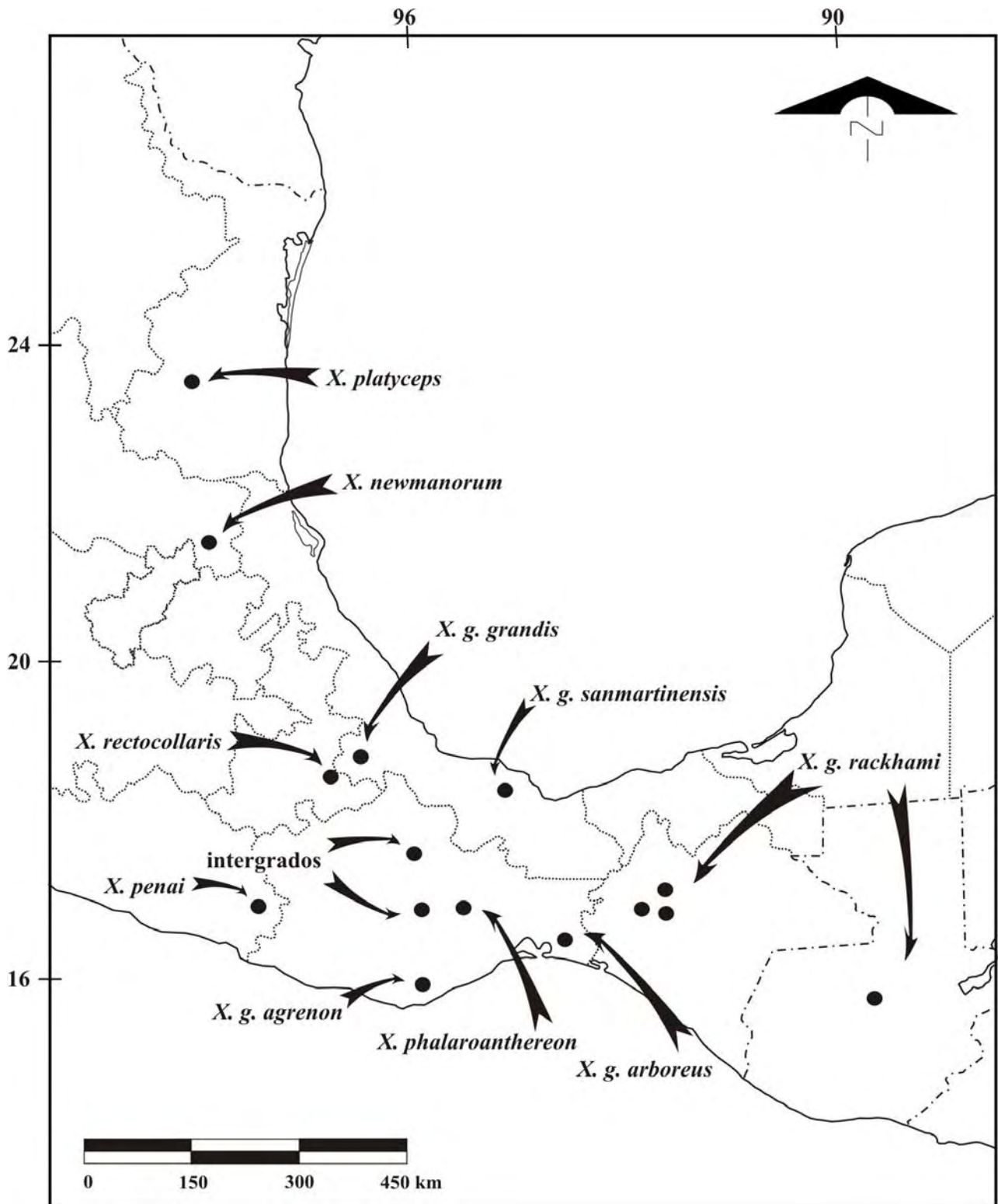


Figura 1. Distribución geográfica de las especies y subespecies del género *Xenosaurus*, basada en King y Thompson (1968) y Ballinger *et al.* (2000a).

Este es el caso también de la población de la Sierra Mixe en Oaxaca, cuyo *status* taxonómico permanece incierto (**Figura 1**). Otras poblaciones de *status* taxonómico incierto son aquellas que se distribuyen en la Sierra Mazateca, que incluye a la Sierra Negra en el sureste de Puebla (Zoquitlán y Eloxochitlán) y la Sierra de Huautla en el norte de Oaxaca (Puente de Fierro, Joya María, Santa Rosa y San Martín Caballero), así como la población en el extremo norte de la Sierra de Juárez (Chiquihuitlán), también en Oaxaca. Aunque morfológicamente estas poblaciones son similares a *X. g. grandis*, no han sido debidamente estudiadas, por lo que en este trabajo se tratarán como “*cf. X. g. grandis*.”

A pesar de las revisiones taxonómicas realizadas por King y Thompson (1968) y Canseco–Márquez (2005), las descripciones osteológicas de Estes *et al.* (1988) y la hipótesis filogenética basada en caracteres morfológicos propuesta por Canseco–Márquez (2005), no se ha realizado ningún estudio filogenético empleando caracteres moleculares que incluya a todas las especies, formalmente descritas o en proceso de descripción, y a aquellas poblaciones de *status* taxonómico incierto (subespecies, intergradados putativos y poblaciones estudiadas sólo superficialmente) que podrían representar especies adicionales. Aquí se propone investigar las relaciones filogenéticas dentro del género *Xenosaurus* empleando datos moleculares (DNAmt) y considerando todas estas especies y poblaciones.

OBJETIVO GENERAL

Obtener una hipótesis filogenética robusta del género *Xenosaurus* a partir de secuencias parciales de los genes mitocondriales ND1 y ND4.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.1. Reevaluar el *status* taxonómico de las subespecies de *X. grandis*
- 1.2. Determinar el *status* taxonómico de las poblaciones de *Xenosaurus* de las Sierras Mazateca y Mixe
- 1.3. Investigar las relaciones filogenéticas entre las especies que conforman al género *Xenosaurus*

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo Taxonómico

En total, se incluyeron 81 individuos de 48 localidades que representan todas las especies descritas y no descritas (incluyendo todas las subespecies de la especie politípica *X. grandis*) y las poblaciones de *status* taxonómico incierto (**Cuadro 1** y **Figura 2**). De cada ejemplar se obtuvo una muestra de hígado o de músculo, que se preservó en alcohol absoluto y posteriormente se depositó en un ultracongelador (-80°C) hasta su procesamiento en laboratorio para la obtención de las secuencias nucleotídicas. Además, para enraizar la hipótesis filogenética, se emplearon algunas secuencias obtenidas del *GenBank* de la familia Anguillidae, grupo hermano de *Xenosaurus* (*Abronia graminea*, *Barisia imbricata*, *Elgaria multicarinata* y *Anniella pulchra*), y de las familias Shinisauridae (*Shinisaurus crocodilurus*) y Helodermatidae (*Heloderma suspectum*), grupos externos más distantes de *Xenosaurus* (Macey *et al.* 1999).

Protocolo de Laboratorio

Extracción.— El DNA genómico se extrajo de tejido de hígado o músculo utilizando el método estándar de extracción de fenol–cloroformo–alcohol isoamílico (Hillis *et al.* 1996). Una vez realizada la extracción, se visualizó la cantidad y calidad de DNA en la misma corriendo 2 μl de la muestra y 2 μl de azul de bromofenol como colorante en un gel de agarosa al 1% con 3 μl de bromuro de etidio a una concentración final de 0.5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ para teñir el DNA. La visualización del gel se llevó a cabo por medio de un transiluminador de luz ultravioleta.

Amplificación.— A partir de las extracciones se amplificaron dos fragmentos de DNA mitocondrial. Un fragmento comprende parte del gen codificante de proteína ND4 y los genes vecinos, que codifican tRNAs [tRNA^{Hist}, tRNA^{Ser}, y tRNA^{Leu} (parte)] y se obtuvo usando los oligonucleótidos diseñados por Arévalo *et al.* (1994). El segundo fragmento corresponde a una secuencia parcial del gen codificante de proteína ND1 y los genes vecinos, que codifican tRNAs [tRNA^{Ile}, tRNA^{Gln}, y tRNA^{Met} (parte)], y se obtuvo con oligonucleótidos empleados por Macey *et al.* (1999) y otros diseñados en este estudio (**Cuadro 2**).

Cuadro 1. Localidades de los haplotipos del género *Xenosaurus* utilizadas en el proyecto.

Nº	Especie	Localidad	Nº de Colector
1	<i>X. platyceps</i>	Jaumave, Ciudad Victoria, Tamaulipas.	JWW 528
2	<i>X. newmanorum</i>	carretera Xilitla-Tamazunchale, San Luis Potosí.	AZR 003
3	<i>X. newmanorum</i>	Xilitla, San Luis Potosí.	WSB 141
4	<i>X. newmanorum</i>	carretera Xilitla-Tamazunchale, San Luis Potosí.	WSB 799
5	<i>X. sp. Sierra Gorda</i>	carretera Santa Inés-Tilaco, Querétaro.	FMQ 3104
6	<i>X. sp. Sierra Gorda</i>	carretera desviación a Acatitlán de Zaragoza, Querétaro.	FMQ 2503
7	<i>X. sp. Sierra Gorda</i>	Acatitlán de Zaragoza, Querétaro.	FMQ 2564
8	<i>X. sp. Sierra Gorda</i>	El Pinalito, Hidalgo.	UOGV 1572
9	<i>X. sp. Huehuetla</i>	Chilocoyo del Carmen, Huehuetla, Puebla.	IDF 020
10	<i>X. sp. Huehuetla</i>	Chilocoyo del Carmen, Huehuetla, Puebla.	WSB 814
11	<i>X. sp. Huehuetla</i>	Río Apulco (cerca de Zacapoaxtla), Xochitlán, Puebla.	ANMO 959
12	<i>X. sp. La Mojonera</i>	La Mojonera, Zacualtípán de Angeles, Hidalgo.	FMQ 3197
13	<i>X. sp. La Mojonera</i>	La Mojonera, Zacualtípán de Angeles, Hidalgo.	UOGV 581
14	<i>X. g. grandis</i>	carretera de Cuautlapan - Orizaba, Veracruz.	WSB 581
15	<i>X. g. grandis</i>	carretera de Cuautlapan - Orizaba, Veracruz.	UGV 4092
16	<i>X. g. grandis</i>	Cuautlapan, Veracruz.	UOGV 579
17	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Zoquitlán, Sierra Negra, Puebla.	UOGV 572
18	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Zoquitlán, Sierra Negra, Puebla.	UOGV 577
19	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Zoquitlán, Sierra Negra, Puebla.	UOGV 578
20	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Eloxochitlán, Sierra Negra, Puebla.	UOGV 1206
21	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Puente de Fierro, Sierra de Huautla, Oaxaca	ANMO 947
22	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Puente de Fierro, Sierra de Huautla, Oaxaca.	ANMO 948
23	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Puente de Fierro, Sierra de Huautla, Oaxaca.	LCM 096
24	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Puente de Fierro, Sierra de Huautla, Oaxaca.	ART 150
25	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Joya María, Sierra de Huautla, Oaxaca.	ART 111
26	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Joya María, Sierra de Huautla, Oaxaca.	WSB 258
27	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Joya María, Sierra de Huautla, Oaxaca.	WSB 267
28	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Joya María, Sierra de Huautla, Oaxaca.	WSB 259
29	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	San Martín Caballero, Sierra de Huautla, Oaxaca.	JADE 157
30	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	San Martín Caballero, Sierra de Huautla, Oaxaca.	MMM 1775
31	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	San Martín Caballero, Sierra de Huautla, Oaxaca.	MMM 1776
32	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Santa Rosa, Sierra de Huautla, Oaxaca.	MMM 1536
33	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Chiquihuitlán de Benito Juárez, Oaxaca.	LCM 1272
34	"cf. <i>X. g. grandis</i> "	Chiquihuitlán de Benito Juárez, Oaxaca.	LCM 1273
35	<i>X. intergrado</i>	San Lucas Camotlán, Sierra Mixe, Oaxaca.	UOGV 413
36	<i>X. intergrado</i>	San Lucas Camotlán, Sierra Mixe, Oaxaca.	UOGV 414
37	<i>X. intergrado</i>	San Lucas Camotlán, Sierra Mixe, Oaxaca.	UOGV 415
38	<i>X. intergrado</i>	San Lucas Camotlán, Sierra Mixe, Oaxaca.	UOGV 416
39	<i>X. sp. Sierra de Juárez</i>	La Esperanza, Santiago Comaltepec, Sierra de Juárez, Oax.	JAC 10284
40	<i>X. sp. Sierra de Juárez</i>	La Esperanza, Santiago Comaltepec, Sierra de Juárez, Oax.	EPR 608
41	<i>X. g. agrenon</i>	Río Sal, San Juan Lachao, Juquila, Oax.	WSB 887
42	<i>X. g. agrenon</i>	Peñas Negras, Sierra Madre del Sur, Oax.	MMM 1748
43	<i>X. g. agrenon</i>	San Gabriel Mixtepec, Sierra Madre del Sur, Oax.	ANMO 945

44	<i>X. g. agrenon</i>	Cafetal Alemania, Sierra Madre del Sur, Oaxaca.	LCM 972
45	<i>X. g. agrenon</i>	Rancho El Dion, Sierra Madre del Sur, Oaxaca.	WP 067
46	<i>X. g. agrenon</i>	Rancho El Dion, Sierra Madre del Sur, Oaxaca.	WP 069
47	<i>X. phalaroanthereon</i>	San Juan Acaltepec, Sierra Madre del Sur, Oaxaca.	WSB 689
48	<i>X. phalaroanthereon</i>	carretera Mitla – Ayutla, Sierra Mixe, Oaxaca.	ANMO 700
49	<i>X. phalaroanthereon</i>	Santo Tomas Teipan, Sierra Madre del Sur, Oaxaca.	PH 310
50	<i>X. sp. El Tejocote</i>	El Tejocote, Oaxaca.	EPR 1244
51	<i>X. penai</i>	Cerro Pico del Águila, Sierra de Malinaltepec, Guerrero.	FMQ 2989
52	<i>X. penai</i>	Cerro Pico del Águila, Sierra de Malinaltepec, Guerrero.	WSB 698
53	<i>X. sp. A. Monteverde</i>	Altamira Monteverde, Sierra Mixteca, Oaxaca.	ANMO 812
54	<i>X. sp. A. Monteverde</i>	Altamira Monteverde, Sierra Mixteca, Oaxaca.	ANMO 814
55	<i>X. sp. A. Monteverde</i>	Altamira Monteverde, Sierra Mixteca, Oaxaca.	ANMO 832
56	<i>X. rectocollaris</i>	Chapulco, Puebla.	JADE 029
57	<i>X. rectocollaris</i>	Chacatecas, Zapotitlán de las Salinas, Puebla.	LCM 1201
58	<i>X. rectocollaris</i>	El Pajarito, Zapotitlán de las Salinas, Puebla.	UOGV 1021
59	<i>X. rectocollaris</i>	La Unión Tepelmeme, Oaxaca.	JJO 012
60	<i>X. sp. C. de Cuicatlán</i>	Concepción Pápalo, Valle de Cuicatlán, Oaxaca.	LLR 073
61	<i>X. sp. C. de Cuicatlán</i>	San Lorenzo Pápalo, Valle de Cuicatlán, Oaxaca.	UOGV 437
62	<i>X. sp. C. de Cuicatlán</i>	Coyula, Valle de Cuicatlán, Oaxaca.	UOGV 436
63	<i>X. sp. C. de Cuicatlán</i>	San Isidro Buenos Aires, Cuyamecalco Villa de Zaragoza, Oax.	LCM 1126
64	<i>X. sp. C. de Cuicatlán</i>	La Nopalera, Teotitlán, Oaxaca.	LCM 1263
65	<i>X. g. rackhami</i>	Selva El Ocote, Chiapas.	FMQ 2889
66	<i>X. g. rackhami</i>	Cañón del Sumidero, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.	RLR 851
67	<i>X. g. rackhami</i>	Predio Filadelfia, carretera Ocozocoautla - Apic-Pac, Chiapas.	EPR 617
68	<i>X. g. rackhami</i>	Laguna Bélgica, carretera Ocozocoautla - Apic-Pac, Chiapas.	WSB 571
69	<i>X. g. rackhami</i>	Coapilla, Chiapas.	UOGV 997
70	<i>X. g. rackhami</i>	Cofradía, Santa María Chimalapa, Oaxaca.	LCM 1050
71	<i>X. g. rackhami</i>	Chalchijapa, Oaxaca.	EPR 291
72	<i>X. g. rackhami</i>	Chalchijapa, Oaxaca.	LCM 302
73	<i>X. g. rackhami</i>	Finca Chiblac, Barillas, Huehuetenango, Guatemala.	JAC 16882
74	<i>X. g. rackhami</i>	Finca Chiblac, Barillas, Huehuetenango, Guatemala.	JAC 19263
75	<i>X. g. sanmartinensis</i>	El Bastonal, Sierra de Santa Martha, Veracruz.	ART 292
76	<i>X. g. sanmartinensis</i>	cráter Volcán San Martín, Los Tuxtlas, Veracruz.	JRM 4182
77	<i>X. g. sanmartinensis</i>	cráter Volcán San Martín, Los Tuxtlas, Veracruz.	JRM 4183
78	<i>X. g. sanmartinensis</i>	Volcán San Martín, Los Tuxtlas, Veracruz.	ART 297
79	<i>X. g. arboreus</i>	cumbre de la Sierra Madre, N de Zanatepec, Oaxaca.	IDF 184
80	<i>X. g. arboreus</i>	cumbre de la Sierra Madre, N de Zanatepec, Oaxaca.	UOGV 932
81	<i>X. g. arboreus</i>	cumbre de la Sierra Madre, N de Zanatepec, Oaxaca.	UOGV 931
82	<i>Abronia graminea</i>	GenBank N° de acceso: AB080273	
83	<i>Barisia imbricata</i>	GenBank N° de acceso: AF085613* & AY660757**	
84	<i>Elgaria multicaudata</i>	GenBank N° de acceso: AF085620* & DQ364660**	
85	<i>Anniella pulchra</i>	GenBank N° de acceso: AF407537* & AY620747**	
86	<i>Shinisaurus crocodilurus</i>	GenBank N° de acceso: NC_005959	
87	<i>Heloderma suspectum</i>	GenBank N° de acceso: NC_008776	

* fragmento de la secuencia de ND1

** fragmento de la secuencia de ND4

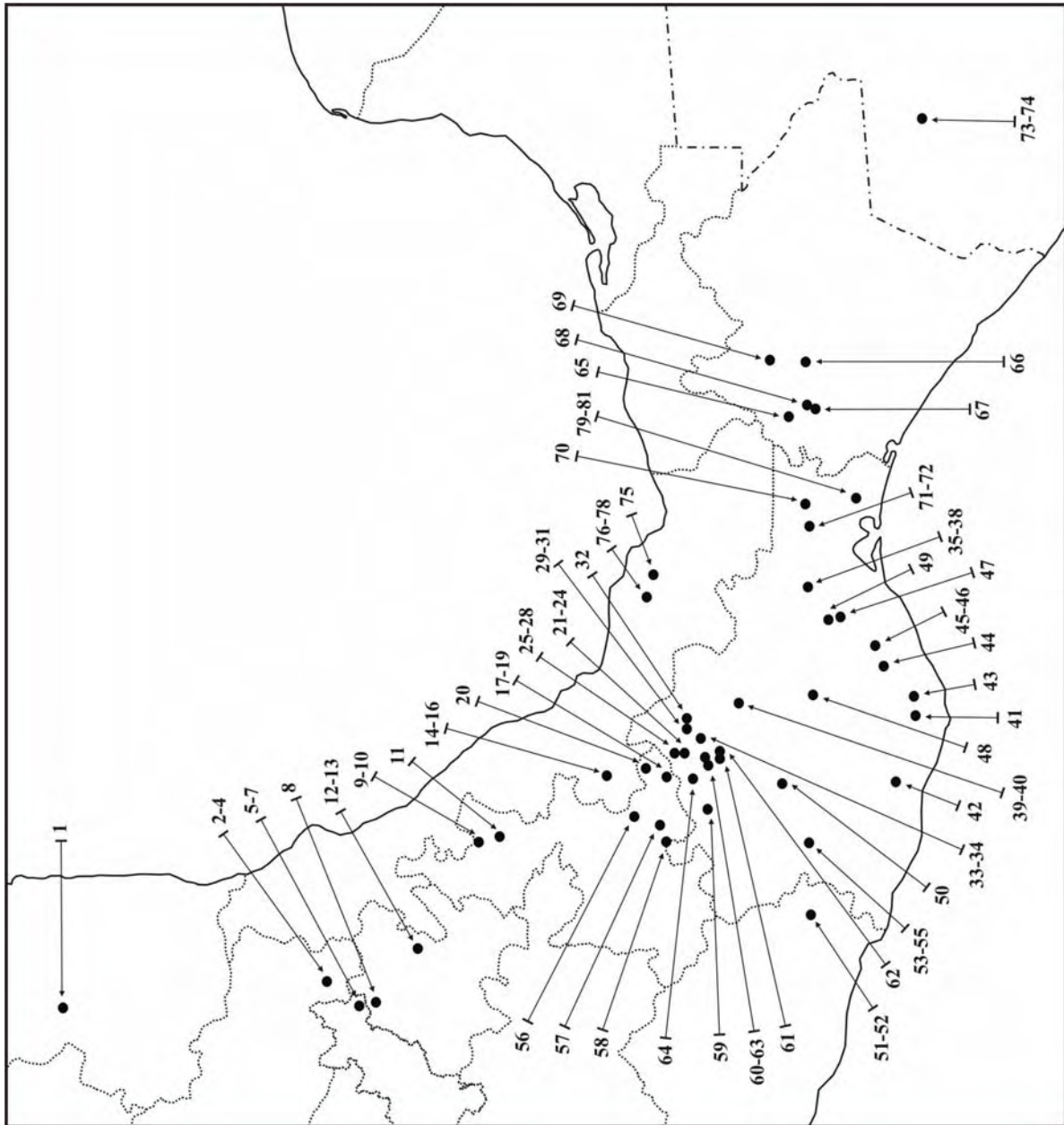


Figura 2. Localidades e individuos empleados para reconstruir las relaciones filogenéticas del género *Xenosaurus*. Los números corresponden a las muestras utilizadas para reconstruir las relaciones filogenéticas de acuerdo con el Cuadro 1.

Para amplificar las regiones del DNAm seleccionadas se usó la reacción en cadena de la DNA-polimerasa (*Polymerase Chain Reaction* o PCR), descrita en detalle en Hillis *et al.* (1996). El perfil de temperatura usado para todas las amplificaciones fue el siguiente: desnaturalización inicial a 94°C por 5', seguida por 35 ciclos de desnaturalización a 94°C por 1', alineamiento a 45–53°C por 1' y extensión a 72°C por 1', y 5' de extensión final. El resultado es la producción de múltiples copias del fragmento deseado de DNA mitocondrial. Los productos obtenidos se visualizaron en un gel de agarosa al 1% mediante un transiluminador de luz ultravioleta, junto con una escala de peso molecular con marcas cada 100 pares de bases (pb) para determinar el tamaño del fragmento amplificado y su concentración.

Los productos de PCR fueron purificados mediante precipitación con polietilenglicol (PEG–NaCl) (Leaché y Reeder 2002). La secuenciación se llevó a cabo con los mismos oligonucleótidos de las amplificaciones y, en algunos casos, oligonucleótidos internos adicionales (**Cuadro 2**), mediante el *kit* de secuenciación *Big Dye* v. 3.1 (*Abi Prism, Applied Biosystems*). Las condiciones de las reacciones de secuenciación consistieron en precalentamiento a 96°C y 35 ciclos a 96°C por 30", 50°C por 30" y 60°C por 4'. Los productos de las reacciones de secuenciación se purificaron usando Sephadex en columnas CENTRI–SEP (*Princeton Separations, Inc., Adelpbia, NJ*). La secuenciación se llevó a cabo en un secuenciador automático de capilar modelo ABI PRISM 3100 *Genetic Analyser* (*Applied Biosystems*) del Posgrado en Ciencias Biológicas de la U.N.A.M.

Cuadro 2. Oligonucleótidos utilizados en el proyecto.

<i>Primer</i>	Secuencia	Fuente
ND4	5' CAC CTA TGA CTA CCA AAA GCT CAT GTA GAA GC 3'	Arévalo <i>et al.</i> 1994
LEU	5' CAT TAC TTT TAC TTG GAT TTG CAC CA 3'	Arévalo <i>et al.</i> 1994
Int ND4 Fw	5' TAY GAA CGR ACM AAA AGY CGA AC 3'	Diseñado para el proyecto
Int ND4 Rev	5' AGG TTT GTW GTK GGR GGR AG 3'	Diseñado para el proyecto
L3428	5' CGA AAA GGC CCA AAC ATT GTA GG 3'	Macey <i>et al.</i> 1999
L3923 (ND1)	5' AAY GTA GAA TAC GCR GCY GG 3'	Diseñado para el proyecto
H4442 (ND1)	5' AGT ATG GGA GGG GTT TAA ACC AA 3'	Diseñado para el proyecto

Análisis Filogenético

Alineación de Secuencias.— Los cromatogramas fueron revisados visualmente y las secuencias fueron editadas y ensambladas usando el paquete STADEN versión 1.5.3 (<http://sourceforge.net/projects/staden>) y Bio Edit (*Biological Sequence Alignment Editor*) versión 7.0.4.1 (Hall 1999). Para identificar posibles ambigüedades en el alineamiento, las secuencias se alinearon utilizando varias penalizaciones para la apertura de *gaps* (6, 9 y 12) usando el programa Clustal X (Thompson *et al.* 1997). Posteriormente, el alineamiento fue ajustado visualmente usando el programa MacClade versión 4.0 PPC (Maddison y Maddison 2005), y finalmente las posiciones nucleotídicas que presentaron un alineamiento diferente con cada una de estas penalizaciones fueron consideradas como de alineamiento ambiguo y excluidas de los análisis filogenéticos (Gatesy *et al.* 1993). Una vez alineados ambos genes, se construyó una matriz combinada con los fragmentos de ND4–tRNA^{His, Ser, Leu} y ND1– tRNA^{Ile, Gln, Met}.

La combinación de datos moleculares antes de realizar un análisis filogenético puede aumentar significativamente la cantidad de caracteres utilizada y la resolución, el apoyo y la exactitud de la hipótesis generada (de Queiroz *et al.* 1995, Wiens 1998). Sin embargo, en algunos casos el análisis separado de los diferentes genes podría ser preferible al análisis combinado. Este podría ser el caso si los diferentes genes experimentan diferentes historias de ramificación o si difieren en el proceso de sustitución a manera de afectar la estimación filogenética (de Queiroz *et al.* 1995, Huelsenbeck *et al.* 1996). No obstante, los genes mitocondriales están físicamente ligados, compartiendo una misma historia evolutiva con tasas de cambio constantes pero diferentes en distintos genes; poseen herencia materna única, estructura genética simple, tasa rápida de mutación (Avice *et al.* 1987) y falta de recombinación (Smith *et al.* 2002), por lo que la probabilidad de que diferentes genes mitocondriales presenten diferentes historias de ramificación y generen hipótesis distintas es pequeña (de Queiroz *et al.* 2002). Los procesos de sustitución de bases varían entre los genes mitocondriales, pero no se tiene conocimiento que sugiera que tales variaciones causen problemas durante la estimación filogenética (*p. ej.*, atracción de ramas largas; de Queiroz *et al.* 2002). Estas consideraciones llevan a la opinión de que el análisis combinado de los genes mitocondriales ND1, ND4 y tRNAs vecinos dará mejores estimaciones de la filogenia del género *Xenosaurus*.

Análisis de Parsimonia.— El análisis de Máxima Parsimonia (MP) se realizó con el programa PAUP ver. 4.0b10 (Swofford 2003), empleando una búsqueda heurística con intercambio de

ramas por medio de bisección y reconexión (TBR) y 10,000 réplicas de adición de secuencias al azar, eliminando los sitios no informativos. Todas las posiciones nucleotídicas fueron tratadas con el mismo peso y como no ordenadas; los *gaps* fueron considerados como datos faltantes. Posteriormente, a partir de los árboles más parsimoniosos se realizó un consenso estricto para obtener un solo árbol. Para evaluar el soporte de los nodos individuales se calcularon 1000 pseudoréplicas de *bootstrap* no paramétrico (Felsenstein 1985), que consistieron cada una en una búsqueda heurística con 100 réplicas de adición de taxones al azar e intercambio de ramas por TBR. Los clados fueron considerados como fuertemente apoyados si el valor de *bootstrap* fue \geq 70% (Hillis y Bull 1993, Panero y Funk 2008).

Análisis Bayesiano.— Para los análisis Bayesianos se utilizó el programa Mr. Bayes ver. 3.1 (Huelsenbeck y Ronquist 2001). Cada posición de codón se trató como una partición diferente. Los codones de ND1 y ND4 se trataron por separado, de manera que las regiones que codifican proteínas se dividieron en seis particiones diferentes. Las regiones adyacentes a ND1 y ND4, correspondientes a los genes que codifican tRNAs, se consideraron como dos particiones adicionales. La selección del modelo evolutivo al que mejor se ajustan los datos de cada partición se realizó en el programa ModelTest ver. 3.7 (Posada y Crandall 1998) (**Cuadro 3**).

Los modelos de evolución nucleotídica juegan un importante papel en los estudios de evolución molecular. El uso inadecuado de los modelos de evolución puede sesgar los resultados del análisis y conducir a conclusiones erróneas; por lo tanto, la selección de modelos adecuados es esencial (Posada y Crandall 2001). Los modelos para el análisis Bayesiano (**Cuadro 3**) se seleccionaron mediante el criterio Bayesiano (BIC: *Bayesian Information Criterion*), ya que éste ofrece importantes ventajas; en particular, permite la estimación simultánea de la incertidumbre asociada con cualquier parámetro del modelo filogenético (e.g., la topología y las longitudes de las ramas) mediante el uso de la distribución posterior; además, es capaz de comparar simultáneamente múltiples modelos anidados y no anidados, penalizar el número de parámetros, minimizar el tipo de error estocástico y elegir modelos más sencillos (Posada y Buckley 2004, Sullivan y Joyce 2005). Si bien el criterio hLRTs (*Hierarchical Likelihood Ratio Tests*) es la estrategia más popular para la selección de modelos en reconstrucción de filogenia (Fratini *et al.* 1997, Huelsenbeck y Crandall 1997, Posada y Crandall 1998), este criterio presenta varias desventajas con respecto a BIC; entre ellas, que sólo evalúa modelos que están anidados;

además, no penaliza la complejidad del modelo y tiende a elegir modelos más complejos (Posada 2001, Posada y Buckley 2004, Sullivan y Joyce 2005).

Cuadro 3. Modelos seleccionados mediante el criterio Bayesiano (BIC: *Bayesian Information Criterion*) para cada partición de cada gen.

Gen	Partición	Modelo	-ln L (<i>Likelihood Score</i>)
ND1	1ra posición	GTR	1634.2589
	2da posición	HKY + G	686.0315
	3ra posición	HKY + G	443.8090
	tRNAs	HKY + G	1303.7413
ND4	1ra posición	TVM + G	2219.5608
	2da posición	HKY + I + G	927.3463
	3ra posición	TrN + G	4648.0732
	tRNAs	HKY + G	1923.6711

Para el análisis Bayesiano se realizaron dos análisis simultáneos ($N_{runs} = 2$); cada uno consistió de 10 millones de generaciones. En cada análisis, se muestrearon los árboles cada 1000 generaciones empleando cuatro cadenas de Markov con un temperatura de la cadena calentada igual a 0.2, dado que este parámetro permite llegar a una región de alta probabilidad posterior más rápidamente (Wilcox *et al.* 2002); asimismo, se trataron como desligados los siguientes parámetros de los modelos de las distintas particiones: tasas de transición y transversión, frecuencias de los estados de carácter, parámetro gamma (Γ) y proporción de sitios invariables.

La etapa de *burn-in* se estimó visualmente y se validó a través del diagnóstico de convergencia PSRF (*Potencial Scale Reduction Factor*), pues cuando ya se cuenta con una buena muestra de la distribución de la probabilidad posterior su valor debe tender a 1.0. Los árboles del *burn-in* se descartaron y los árboles restantes se utilizaron para generar un árbol de consenso de mayoría del 50%. La frecuencia con que aparece cada clado en el conjunto de árboles fue interpretada como su probabilidad posterior; los clados presentes en al menos el 95% de las muestras se consideraron fuertemente apoyados (Wilcox *et al.* 2002, Erixon *et al.* 2003, Huelsenbeck y Rannala 2004).

Una vez obtenidas las hipótesis filogenéticas de MP y del análisis Bayesiano, ambas se compararon visualmente, concediendo mayor credibilidad a los nodos fuertemente apoyados por los valores de *bootstrap* y/o de probabilidad posterior. En el supuesto caso de que los análisis de MP y Bayesianos generaran hipótesis diferentes y fuertemente apoyadas, la hipótesis generada por el análisis Bayesiano sería la preferida, debido a que es conceptualmente sencilla de interpretar y que podemos hacer inferencias válidas en relación con el proceso real de evolución molecular (Yang y Rannala 1997, 2005). En contraste, el análisis de MP asume tasas de cambios similares a lo largo de las ramas de la filogenia presuponiendo modelos evolutivos no explícitos, lo cual constituye una de sus mayores debilidades. Además, no toma en cuenta caracteres que también pueden ser informativos (*p. ej.*, sitios invariables), argumentando que solo las sinapomorfias son útiles para recuperar la historia evolutiva, ya que son los únicos caracteres que nos permiten evaluar distintas hipótesis filogenéticas (Felsenstein 1978, Cummings *et al.* 2003, Erixon *et al.* 2003). Además, el análisis de *bootstrap* presenta varios problemas en su proceso de estimación, entre los que destaca la creación de nuevas matrices a partir del muestreo con reemplazamiento, con el cual las matrices analizadas en las distintas pseudoréplicas son diferentes a la original debido a que algunas posiciones están repetidas varias veces y otras ninguna (Alfaro *et al.* 2003, Cummings *et al.* 2003, Douady *et al.* 2003, Erixon *et al.* 2003).

Límites de especie.— Finalmente, tomando en cuenta a todas las especies: las formalmente descritas, aquellas en proceso de descripción y aquellas especies que podrían estar representadas por las poblaciones de *status* taxonómico incierto (subespecies, intergrados y poblaciones recién descubiertas), se realizó un análisis basado en el protocolo de Wiens y Penkrot (2002) para delimitar especies. Este método parte de una filogenia de haplotipos de DNA mitocondrial no recombinante (de localidad y designación taxonómica conocidas) para un conjunto de poblaciones clasificadas actualmente como una especie (la especie focal del estudio) y una o más especies estrechamente emparentadas. El método usa la hipótesis filogenética para evaluar si un clado de haplotipos está restringido a un conjunto de poblaciones al grado de excluir las poblaciones de clados de otras áreas (criterio de “exclusividad”). El que los haplotipos de una localidad dada no se agrupen se interpreta como evidencia potencial de flujo génico con otras poblaciones, al igual que la discordancia general entre clados de haplotipos y las áreas geográficas de donde provienen. Este método asume que si existe discordancia entre los clados de haplotipos y el área de distribución geográfica de los mismos, entonces existe presencia de

flujo génico entre las poblaciones de la especie focal (Slatkin y Maddison 1989), y por lo tanto, el método sugiere la presencia de una sola especie. Otras explicaciones alternativas para esta discordancia incluyen la estimación incorrecta del árbol o la retención de polimorfismos ancestrales (*incomplete lineage–sorting*).

En contraste, si los haplotipos de la especie focal son exclusivos, la presencia de linajes basales bien apoyados concordantes con la geografía sugiere la existencia de múltiples especies ocultas por la taxonomía previa. Los aspectos más importantes de este método son incluir el mayor número posible de especies estrechamente emparentadas para probar la exclusividad de los haplotipos de la especie focal (agrupación monofilética de haplotipos en un linaje poblacional) e incluir al menos dos individuos de la mayor cantidad de localidades posible para evaluar el flujo de genes entre las poblaciones. La inclusión del mayor número posible de especies que están estrechamente relacionadas con la especie focal es fundamental, debido a que una especie focal puede no ser exclusiva y comprender múltiples linajes crípticos no emparentados (*p. ej.*, puede ser parafilética o polifilética; Sinclair *et al.* 2004).

RESULTADOS

Datos Moleculares.— Se obtuvo un total de 87 secuencias: 81 del género *Xenosaurus*, cuatro de la familia Anguidae, una de la familia Shinisauridae y otra de la familia Helodermatidae. La longitud de las secuencias que codifican a los genes ND4 y tRNAs adyacentes fue de 698 y 183 pb, respectivamente; las secuencias que codifican el gen ND1 y los tRNAs adyacentes tuvieron 273 y 206 pb, respectivamente. La matriz combinada contiene en total 1360 caracteres, de los cuales 533 fueron constantes, 138 fueron no informativos y 689 parsimoniosamente informativos. En la matriz combinada la proporción de guaninas está sesgada negativamente (T = 25.7, C = 29.7, A = 30.6, G = 13.8). Los 81 haplotipos del género *Xenosaurus* que conforman esta matriz representan 48 localidades diferentes (**Cuadro 1**).

Análisis Filogenético.— El análisis de MP generó 120 árboles igualmente parsimoniosos (L = 2982, CI = 0.432 y RI = 0.823). El árbol de consenso estricto se presenta en la **Figura 3**. El análisis Bayesiano se llevó a cabo con la matriz combinada de 1360 caracteres. En cada corrida el *burn-in* ocurrió antes de las 15 mil generaciones. Las topologías de los consensos de mayoría del 50% derivados de ambas corridas fueron idénticas. Por lo tanto, todos los árboles

recuperados después del *burn-in* en ambas corridas (8500 árboles para cada corrida) se combinaron en un solo consenso de mayoría del 50% (**Figura 4**).

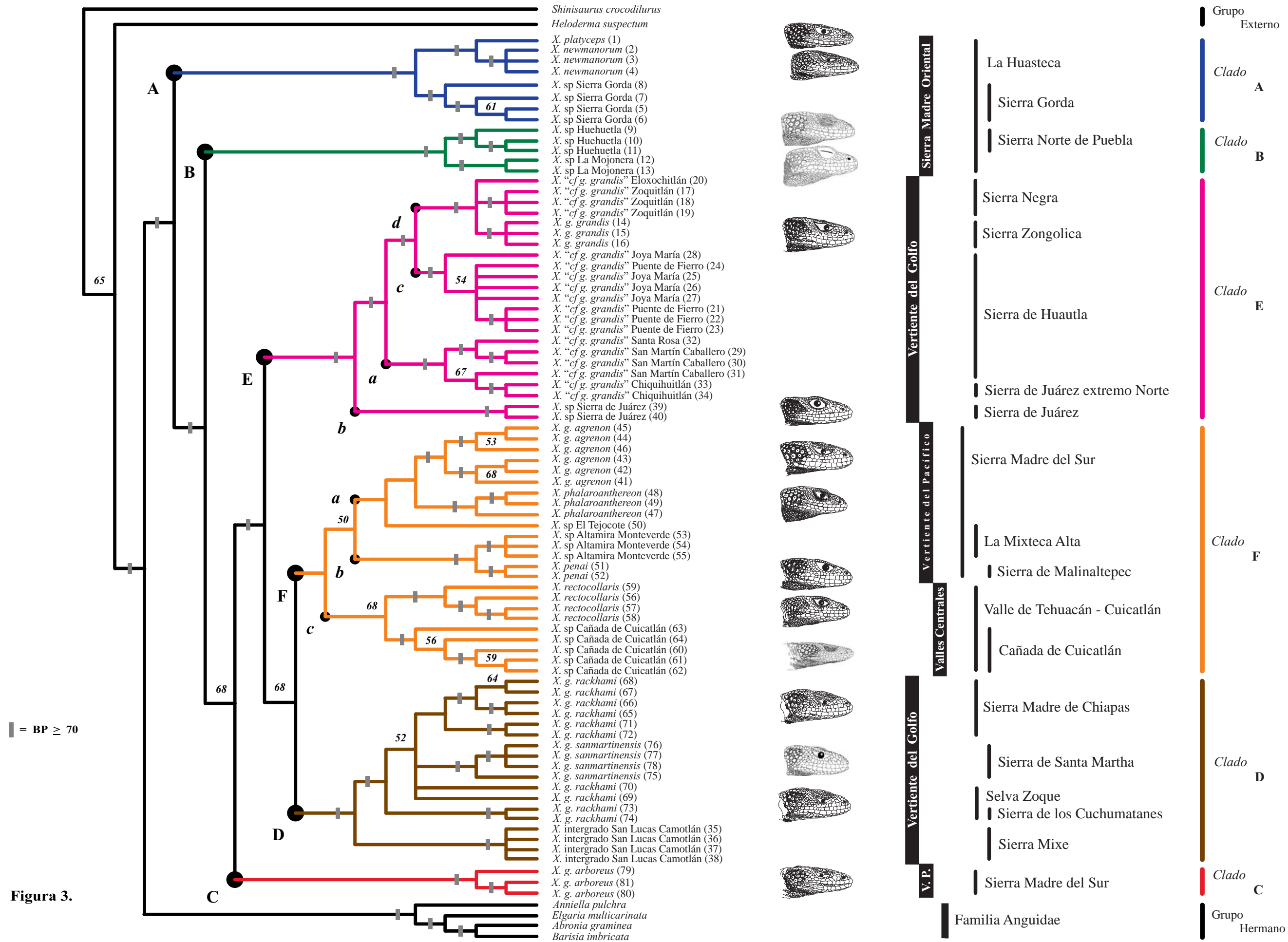
La monofilia del género *Xenosaurus* se encuentra fuertemente apoyada tanto en el análisis de MP como en el Bayesiano (valores de *bootstrap* no paramétrico y de probabilidad posterior = 100; **Figuras 3**ⁱ y **4**ⁱⁱ). Dentro de *Xenosaurus*, las hipótesis filogenéticas generadas por los dos análisis son considerablemente similares; sin embargo, hubo varias discrepancias entre ellas. En ambas hipótesis, se pueden ver seis clados principales fuertemente apoyados cuyo contenido es idéntico (**A – F**); sin embargo, las relaciones entre estos clados no son idénticas en ambos análisis, y además no están fuertemente apoyadas en uno de ellos o en los dos. Asimismo, las relaciones dentro de algunos de estos clados son diferentes en los dos análisis (ver abajo).

Análisis Bayesiano.— A continuación se describe la hipótesis generada por el análisis Bayesiano y posteriormente se señalan las diferencias encontradas en el análisis de MP. Los seis clados mencionados se denominaron arbitrariamente **A – F** de acuerdo a su orden de ramificación en la hipótesis Bayesiana; es decir, en esta hipótesis el clado **A** es el más basal, el **B** el segundo más basal, y así sucesivamente.

Los tres clados más basales son relativamente pequeños. El clado **A** contiene a *X. platyceps*, *X. newmanorum* y la especie no descrita de la Sierra Gorda. Este clado es el más norteño y su distribución está restringida al centro–norte de la Sierra Madre Oriental en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo. *Xenosaurus platyceps* y *X. newmanorum* conforman el grupo hermano (fuertemente apoyado) de la especie no descrita de la Sierra Gorda. El clado **B** contiene a las especies no descritas de Huehuetla y La Mojonera y se encuentra restringido al centro–sur de la Sierra Madre Oriental (región de la Huasteca) en los estados de Puebla e Hidalgo. El clado **C** contiene exclusivamente los haplotipos de *X. g. arboreus* y se encuentra restringido a la Sierra Madre en el extremo oriental de Oaxaca (**Figura 5**).

ⁱ **Figura 3.** Consenso estricto de los 120 árboles más parsimoniosos que representan las relaciones filogenéticas del género *Xenosaurus*, basada en el análisis de MP de los fragmentos de los genes mitocondriales ND4 y ND1. Los números sobre las ramas son valores de *bootstrap*. Los clados mencionados en el texto son identificados con las letras mayúsculas en negritas; los subclados son identificados con letras minúsculas en cursivas.

ⁱⁱ **Figura 4.** Consenso de mayoría del 50% de las relaciones filogenéticas del género *Xenosaurus* basadas en el análisis Bayesiano de los fragmentos de los genes mitocondriales ND4 y ND1. Los números sobre las ramas representan los valores de probabilidad posterior. Los clados principales mencionados en el texto son identificados con las letras mayúsculas en negritas; los subclados son identificados con letras minúsculas en cursivas.



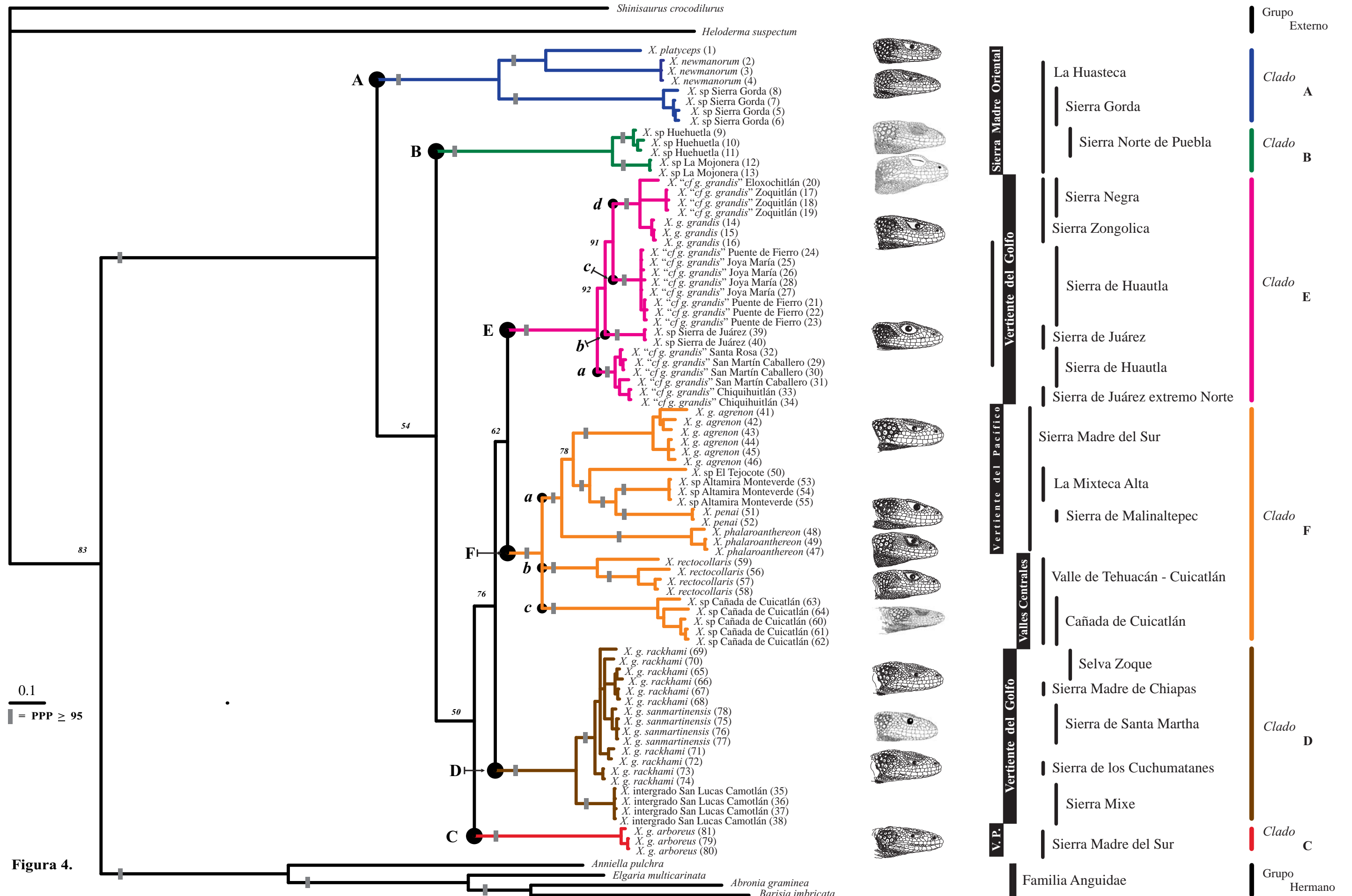


Figura 4.

Los tres clados restantes son considerablemente más grandes y complejos. El clado **D** contiene a los haplotipos de *X. g. rackhami*, *X. g. sanmartinensis*, y de los intergrados putativos entre *X. g. grandis* y *X. g. rackhami* de San Lucas Camotlán, y se encuentra restringido a la Sierra Mixe al oeste del Istmo de Tehuantepec en Oaxaca, la Sierra de Los Tuxtlas en Veracruz, y a varias serranías de Oaxaca, Chiapas y Guatemala al este del Istmo. Este clado presenta dos subclados basales fuertemente apoyados: uno que contiene los haplotipos de San Lucas Camotlán, y el otro a los haplotipos de *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*; los haplotipos de *X. g. sanmartinensis* conforman un grupo fuertemente apoyado que se encuentra profundamente anidado entre los haplotipos de *X. g. rackhami* (**Figura 5**).

El clado **E** contiene a los haplotipos de *Xenosaurus grandis grandis*, de la especie no descrita de la Sierra de Juárez, y de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*”, y se distribuye en las Sierras Mazateca (Sierra Negra, de Zongolica, de Huautla) y de Juárez; en los estados de Puebla, Veracruz y Oaxaca. Este clado presenta cuatro subclados principales fuertemente apoyados, que se denominaron arbitrariamente **a – d** de acuerdo a su orden de ramificación en el árbol. El subclado **a** contiene los haplotipos de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” de Santa Rosa y San Martín Caballero en el extremo sur de la Sierra de Huautla y de Chiquihuitlán en el extremo norte de la Sierra de Juárez. El subclado **b** contiene a los haplotipos de la especie no descrita de la Sierra de Juárez. El subclado **c** contiene los haplotipos de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” de Joya María y Puente de Fierro, ambas en el noroeste de la Sierra de Huautla; y el subclado **d** contiene los haplotipos de *X. g. grandis* de Cuautlapan, Veracruz en la Sierra de Zongolica y de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” de Zoquitlán y Eloxochitlán, ambas localizadas en la Sierra Negra en el sur de Puebla (**Figura 5**). Los haplotipos de *X. g. grandis* y Zoquitlán conforman grupos exclusivos el uno con respecto al otro y con respecto al haplotipo de Eloxochitlán; el grupo de Zoquitlán está fuertemente apoyado, mientras que el de *X. g. grandis* tiene un valor de probabilidad posterior de 91 (**Figura 4**).

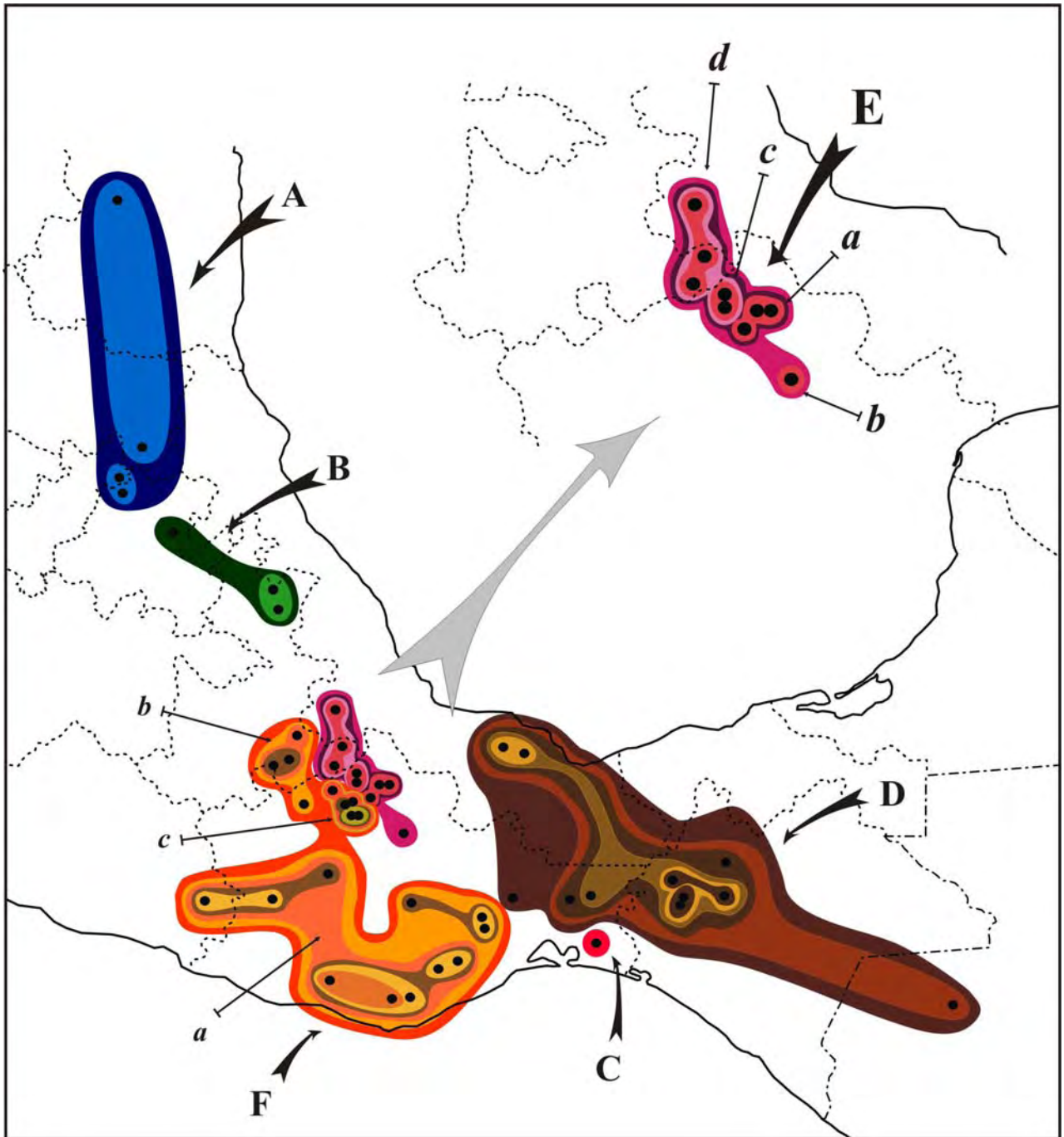


Figura 5. Relaciones entre las especies que conforman al género *Xenosaurus*, dentro de los principales clados y subclados generados por ambos análisis (MP y AB). Los colores delimitan a cada clado y subclado, las letras señalan la posición de cada clado o subclado.

Finalmente, el clado **F** es el más diverso de todos y contiene a los haplotipos de *Xenosaurus penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris* y *X. g. agrenon*, así como de tres especies no descritas (El Tejocote, Altamira Monteverde y Cañada de Cuicatlán). Este clado se encuentra distribuido, hacia el sur, en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur, en el centro en los valles centrales de Oaxaca y hacia el norte en el Valle de Tehuacán–Cuicatlán, de manera que está restringido prácticamente al estado de Oaxaca a excepción de las poblaciones de *X. penai* en la Sierra de Malinaltepec, Guerrero y de las poblaciones de *X. rectocollaris* ubicadas en el valle árido de Tehuacán en Puebla (**Figura 5**).

Este clado contiene una politomía con tres subclados principales fuertemente apoyados (**a**, **b** y **c**). En el subclado **a**, *X. penai* es la especie hermana de la especie no descrita de Altamira Monteverde, y estas dos especies son el grupo hermano de la especie no descrita de El Tejocote. Estas tres especies conforman el grupo hermano de *X. grandis agrenon*, y *X. phalaroanthereon* es la especie más basal del subclado. El subclado **b** contiene los haplotipos de *X. rectocollaris*, prácticamente restringidos al valle árido de Tehuacán–Zapotitlán en Puebla, y al Valle de Cuicatlán en el noreste de Oaxaca. Por último, el subclado **c** incluye a los haplotipos de la especie no descrita de la Cañada de Cuicatlán, representada por varias poblaciones restringidas al Valle de Cuicatlán en el norte de Oaxaca (**Figura 5**).

Máxima Parsimonia.— La hipótesis derivada del análisis de MP difiere de la hipótesis Bayesiana en lo siguiente: con respecto a los clados principales **A – F**, las relaciones entre estos son similares excepto porque los clados **D** y **F** son clados hermanos y el clado **E** es el clado hermano de ambos (**Figura 6**). Con respecto a las relaciones dentro de los clados principales, la hipótesis de MP difiere de la hipótesis Bayesiana en lo siguiente: dentro del clado **E**, el subclado **a** es hermano de los subclados (**c + d**) y el subclado **b** es el más basal, mientras que en análisis Bayesiano el subclado **b** es hermano de los subclados (**c + d**) y el subclado más basal es el **a**. Asimismo, dentro del clado **F**, los subclados **b** y **c** forman el grupo hermano del subclado **a**, mientras que el árbol Bayesiano los tres subclados forman una politomía (**Figura 6**). Además, dentro del subclado **a**, el grupo (*X. penai* + Altamira Monteverde) es el grupo hermano del grupo (El Tejocote + (*X. g. agrenon* + *X. phalaroanthereon*)), mientras que en el árbol Bayesiano *X. phalaroanthereon*, *X. grandis agrenon*, la especie no descrita de El Tejocote y el grupo (*X. penai* + Altamira Monteverde) se ramifican en ese orden desde la base del subclado (**Figura 6**).

Incongruencias entre los análisis de MP y Bayesiano.— A pesar de las incongruencias señaladas, no se considera que exista un verdadero conflicto entre los dos análisis, debido a que las relaciones en que difieren se encuentran débilmente apoyadas en uno u otro análisis, o en ambos. Con respecto a los clados principales, ni el clado (**D + F**) en el análisis de MP ni el clado (**E + F**) en el análisis Bayesiano están fuertemente apoyados. Con respecto a las relaciones dentro de los clados principales, se puede notar que en el caso del clado **E**, todas las relaciones entre los subclados están fuertemente apoyadas en el análisis de MP, pero ninguna en el análisis Bayesiano. En el caso del clado **F**, las relaciones entre los subclados, aunque resueltas, no están fuertemente apoyadas en el análisis de MP, y forman una tricotomía en el análisis Bayesiano. Además, dentro del subclado **a**, sólo el grupo (*X. penai* + Altamira Monteverde) está fuertemente apoyado en ambos análisis; fuera de este grupo, sólo el grupo (El Tejocote + (*X. penai* + Altamira Monteverde)) está fuertemente apoyado en el análisis Bayesiano (**Figura 6**).

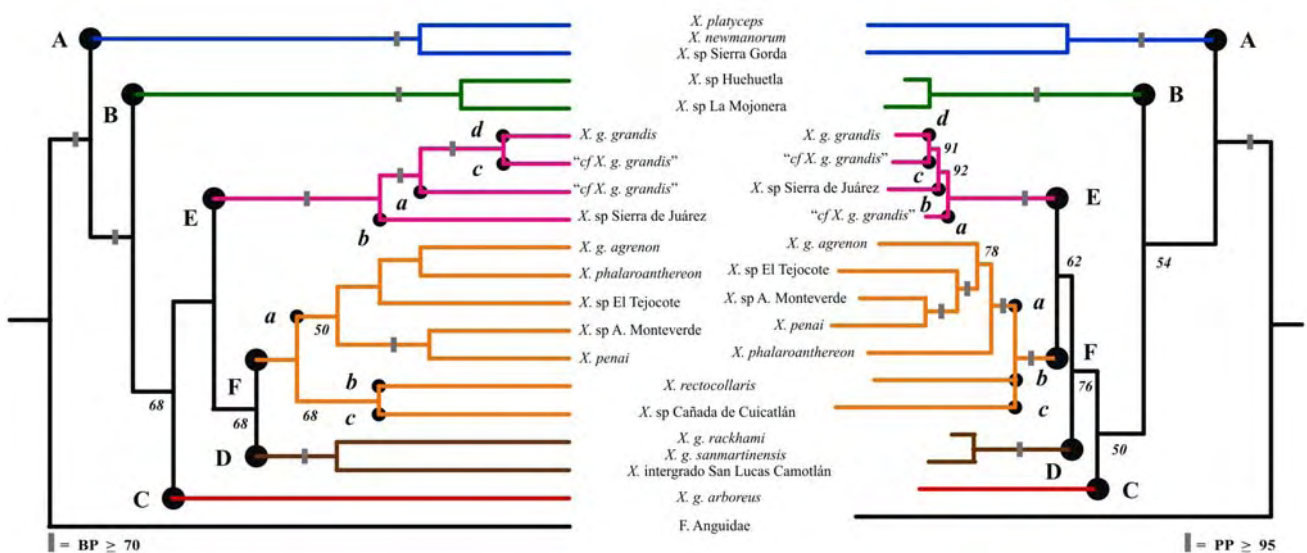


Figura 6. Diferencias entre ambos análisis filogenéticos (MP y AB) en los clados principales. Los números representan los apoyos de las ramas (*bootstrap* y probabilidades posteriores, respectivamente).

Confianza en la hipótesis filogenética.— Además de las relaciones débilmente apoyadas señaladas arriba, aunque en los dos análisis se encuentran los grupos (**D + E + F**), (**C + D + E + F**), y (**B + C + D + E + F**), sólo el primero y el último están fuertemente apoyados en el análisis de MP, y ninguno en el análisis Bayesiano (**Figura 6**).

Divergencia Genética.— Los valores de distancia genética entre las diferentes especies de *Xenosaurus* (descritas y no descritas) variaron entre 10.7% y 20.6%, con excepción de las distancias entre los haplotipos de las especies hermanas no descritas de Huehuetla y La Mojonera (4.4%) y entre la especie no descrita de Altamira Monteverde y *X. penai* (8.7%), que también resultaron ser especies hermanas. Asimismo, con excepción de la distancia entre *X. g. sanmartinensis* y *X. g. rackhami* (1.8%), se puede observar que las distancias genéticas entre las subespecies de *X. grandis* (9.9% – 20.4%) fueron similares a las distancias entre las especies descritas y no descritas (**Cuadro 4. A**).

En cuanto a los haplotipos de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*”, estos fueron más similares a los de la subespecie *X. g. grandis*, de los que divergieron sólo ligeramente (distancias genéticas = 2.3% – 5.4%), que a los haplotipos de la especie no descrita de la Sierra de Juárez (distancias genéticas = 6.8% – 9.8%). En particular, los haplotipos de las poblaciones “*cf. X. g. grandis*” de Zoquitlán y Eloxochitlán fueron los más similares a los de *X. g. grandis* (distancias genéticas = 2.3% y 2.8%, respectivamente), con los que se agruparon en el subclado **d**, mientras que los restantes haplotipos de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” se agruparon en los subclados **a** y **c**. Las distancias entre los subclados **a**, **c** y **d** fueron bajas (4.7% – 5.4%), y menores que las distancias entre los subclados y la especie no descrita de la Sierra de Juárez o subclado **b** (6.8% – 7.5%) (**Cuadro 4. B**).

En cuanto a los haplotipos de la población de *status* incierto de San Lucas Camotlán, estos divergieron moderadamente de los de las subespecies *X. g. sanmartinensis* y *X. g. rackhami* (distancias genéticas = 4.5% y 4.9%, respectivamente), con las cuales se agruparon.

Cuadro 4. A) Porcentaje de divergencias genéticas no corregidas entre especies descritas, especies no descritas, subespecies y poblaciones de *status* taxonómico incierto del género *Xenosaurus*. B) entre los subclados que conforman al clado E. y C) entre y dentro de los principales Clados recuperados en el proyecto.

Cuadro 4. A) Porcentaje de divergencias genéticas no corregidas entre especies descritas, especies no descritas, subespecies y poblaciones de status taxonómico incierto del género *Xenosaurus*, B) entre los subclados que conforman al clado E, y C) entre y dentro de los principales Clados recuperados en el proyecto.

TAXONES	ESPECIES DESCRITAS					ESPECIES NO DESCRITAS						SUBESPECIES					
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.
1. <i>X. platyceps</i>																	
2. <i>X. newmanorum</i>	12.0 %																
3. <i>X. phalaroanthereon</i>	19.4 %	18.9 %															
4. <i>X. rectocollaris</i>	18.3 %	18.8 %	13.9 %														
5. <i>X. penai</i>	19.3 %	19.1 %	13.4 %	13.4 %													
6. <i>X. sp Sierra Gorda</i>	14.9 %	15.8 %	18.8 %	19.4 %	20.0 %												
7. <i>X. sp Huehuetla</i>	18.2 %	17.8 %	17.4 %	16.4 %	15.8 %	19.6 %											
8. <i>X. sp La Mojonera</i>	17.9 %	17.8 %	17.3 %	16.8 %	16.5 %	20.2 %	4.4 %										
9. <i>X. sp Sierra de Juárez</i>	17.7 %	18.3 %	13.8 %	12.7 %	13.0 %	18.0 %	16.2 %	16.0 %									
10. <i>X. sp Altamira Monteverde</i>	18.4 %	18.7 %	12.9 %	12.4 %	8.7 %	19.1 %	16.2 %	16.5 %	12.5 %								
11. <i>X. sp El Tejocote</i>	19.0 %	18.8 %	13.1 %	12.1 %	11.1 %	20.6 %	15.6 %	15.8 %	13.1 %	10.7 %							
12. <i>X. sp Cañada de Cuicatlán</i>	18.3 %	19.0 %	14.7 %	12.2 %	12.5 %	19.6 %	15.7 %	16.1 %	13.2 %	12.9 %	13.2 %						
13. <i>X. g. grandis</i>	17.6 %	19.1 %	15.3 %	13.5 %	14.7 %	18.6 %	17.0 %	17.2 %	7.3 %	13.5 %	14.3 %	14.3 %					
14. <i>X. g. agrenon</i>	18.7 %	18.3 %	12.4 %	12.3 %	11.7 %	18.9 %	15.5 %	15.4 %	11.8 %	11.1 %	10.9 %	13.1 %	12.9 %				
15. <i>X. g. rackhami</i>	17.5 %	18.4 %	14.3 %	12.4 %	13.3 %	18.8 %	14.8 %	15.5 %	9.9 %	13.2 %	12.6 %	13.1 %	12.9 %	12.7 %			
16. <i>X. g. sanmartinensis</i>	17.6 %	18.2 %	13.8 %	12.1 %	13.2 %	19.2 %	14.6 %	15.3 %	9.9 %	13.2 %	12.3 %	12.6 %	12.7 %	12.6 %	1.8 %		
17. <i>X. g. arboreus</i>	18.9 %	19.5 %	16.3 %	15.2 %	15.5 %	20.4 %	17.4 %	17.1 %	14.3 %	16.2 %	14.5 %	16.2 %	15.1 %	14.8 %	13.7 %	13.5 %	
18. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Eloxochitlán	17.4 %	19.4 %	14.6 %	13.4 %	13.8 %	18.3 %	16.7 %	16.7 %	7.4 %	13.4 %	14.4 %	13.5 %	2.3 %	12.3 %	12.8 %	12.5 %	14.6 %
19. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Zoquitlán	17.3 %	19.6 %	15.3 %	13.7 %	14.2 %	18.8 %	16.7 %	16.9 %	7.8 %	13.9 %	14.2 %	13.7 %	2.8 %	13.6 %	12.7 %	12.6 %	14.3 %
20. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Puente de Fierro	17.9 %	18.8 %	14.0 %	12.9 %	13.7 %	18.7 %	17.2 %	16.8 %	7.3 %	12.8 %	13.9 %	14.2 %	4.7 %	12.9 %	12.8 %	12.6 %	14.2 %
21. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Joya Maria	17.8 %	18.8 %	13.9 %	12.8 %	13.7 %	18.6 %	17.2 %	16.8 %	7.3 %	12.9 %	13.9 %	14.1 %	4.7 %	12.9 %	12.8 %	12.5 %	14.1 %
22. "cf. <i>X. g. grandis</i> " S. Martín Caballero	17.2 %	18.4 %	14.1 %	12.6 %	13.6 %	18.3 %	17.2 %	16.9 %	6.8 %	12.5 %	13.0 %	13.6 %	4.9 %	12.1 %	12.2 %	12.0 %	13.9 %
23. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Santa Rosa	17.4 %	18.5 %	14.2 %	12.8 %	13.9 %	18.5 %	17.4 %	17.0 %	6.7 %	12.7 %	13.1 %	13.7 %	4.9 %	12.2 %	12.4 %	12.1 %	14.2 %
24. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Chiquihuitán	17.5 %	18.6 %	13.9 %	12.7 %	13.6 %	18.3 %	17.3 %	16.6 %	6.9 %	12.7 %	13.0 %	13.9 %	5.4 %	12.3 %	12.2 %	12.1 %	13.8 %
25. <i>X. intergrado</i> S. Lucas Camotlán	17.7 %	18.9 %	13.8 %	12.2 %	13.8 %	19.0 %	15.0 %	15.2 %	9.8 %	13.2 %	13.2 %	13.3 %	12.7 %	12.9 %	4.9 %	4.5 %	14.4 %
26. Familia Anguillidae	27.0 %	26.6 %	26.4 %	25.7 %	26.6 %	27.6 %	25.7 %	25.7 %	25.9 %	27.0 %	26.0 %	25.5 %	26.4 %	26.3 %	25.3 %	25.4 %	26.3 %
27. <i>Heloderma suspectum</i>	26.4 %	27.1 %	27.9 %	27.0 %	27.0 %	28.9 %	27.3 %	27.5 %	26.7 %	27.7 %	27.4 %	27.1 %	27.9 %	26.9 %	26.5 %	26.9 %	26.5 %
28. <i>Shinisaurus crocodilurus</i>	28.2 %	28.1 %	28.3 %	26.9 %	28.0 %	29.0 %	28.6 %	28.5 %	27.1 %	27.9 %	27.0 %	27.6 %	28.5 %	27.2 %	26.6 %	26.9 %	27.2 %

TAXONES	POBLACIONES DE STATUS TAXONOMICO INCIERTO					F. Anguillidae	<i>H. suspectum</i>	<i>S. crocodilurus</i>
	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.
1. <i>X. platyceps</i>								
2. <i>X. newmanorum</i>								
3. <i>X. phalaroanthereon</i>								
4. <i>X. rectocollaris</i>								
5. <i>X. penai</i>								
6. <i>X. sp Sierra Gorda</i>								
7. <i>X. sp Huehuetla</i>								
8. <i>X. sp La Mojonera</i>								
9. <i>X. sp Sierra de Juárez</i>								
10. <i>X. sp Altamira Monteverde</i>								
11. <i>X. sp El Tejocote</i>								
12. <i>X. sp Cañada de Cuicatlán</i>								
13. <i>X. g. grandis</i>								
14. <i>X. g. agrenon</i>								
15. <i>X. g. rackhami</i>								
16. <i>X. g. sanmartinensis</i>								
17. <i>X. g. arboreus</i>								
18. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Eloxochitlán								
19. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Zoquitlán	3.3 %							
20. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Puente de Fierro	4.6 %	5.5 %						
21. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Joya Maria	4.4 %	5.7 %	0.3 %					
22. "cf. <i>X. g. grandis</i> " S. Martín Caballero	5.3 %	5.5 %	4.6 %					
23. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Santa Rosa	5.3 %	5.6 %	4.5 %	4.5 %	0.6 %			
24. "cf. <i>X. g. grandis</i> " Chiquihuitán	5.8 %	5.8 %	5.0 %	5.0 %	1.4 %	1.3 %		
25. <i>X. intergrado</i> S. Lucas Camotlán	12.4 %	12.9 %	12.5 %	12.4 %	12.4 %	12.5 %	12.4 %	
26. Familia Anguillidae	26.2 %	26.5 %	26.4 %	26.5 %	26.5 %	26.7 %	26.3 %	25.7 %
27. <i>Heloderma suspectum</i>	27.7 %	27.6 %	27.3 %	27.2 %	27.7 %	27.8 %	27.5 %	26.6 %
28. <i>Shinisaurus crocodilurus</i>	27.7 %	28.3 %	28.4 %	28.4 %	28.4 %	28.5 %	28.5 %	26.5 %

Cuadro 4. B) Entre los subclados que conforman al clado E.

Clado E				
subclados	a	b	c	d
a				
b	6.8 %			
c	4.7 %	7.3 %		
d	5.4 %	7.5 %	5.1 %	

Cuadro 4. C) Entre y dentro de los principales Clados recuperados en los análisis.

Entre los Clados	B	C	D	E	F	Dentro de los Clados
A	18.9 %	19.9 %	18.6 %	18.5 %	19.0 %	10.4 %
B		17.3 %	15.1 %	16.9 %	16.1 %	2.8 %
C			13.8 %	14.3 %	15.6 %	0.5 %
D				12.2 %	13.0 %	2.7 %
E					13.4 %	4.6 %
F						11.1 %

DISCUSIÓN

Desafortunadamente, no se resolvieron de manera robusta las relaciones entre algunos de los clados principales (**Figura 6**), ni las relaciones dentro de algunos de estos. Esta carencia de resolución sugiere que los eventos de diversificación de estos linajes se dieron en períodos de tiempo cortos; sin embargo, podría ser solo aparente, y deberse a que la evolución de los marcadores empleados ha sido demasiado rápida con relación a estos eventos (especialmente los más antiguos) y ha oscurecido su historia. No obstante, ambos análisis recuperaron los mismos seis clados principales con valores altos de soporte (*bootstrap* no paramétrico = 100 y probabilidades posteriores = 100).

Por otra parte, la distribución alopátrica que exhiben las diferentes especies (descritas y no descritas) y poblaciones de *status* incierto que conforman este género sugiere la ocurrencia de eventos geológicos vicariantes que los diferenciaron.

La siguiente discusión se basa en el árbol de consenso de mayoría del 50% del análisis bayesiano, por las razones ya expuestas (véase Material & Métodos).

Límites de especies dentro del género *Xenosaurus*

Las especies son las unidades fundamentales en los estudios sistemáticos, ecológicos, evolutivos, de conservación, etc.; sin embargo, el proceso de delimitación de las especies sigue siendo controversial (Stockman y Bond 2007). Esto se debe en parte a los numerosos conceptos de especie que se han propuesto, incluyendo al biológico (Mayr 1942), ecológico (VanValen 1976), evolutivo (Wiley 1978), filogenético (Cracraft 1983, Frost y Hillis 1990, Nixon y Wheeler 1990), genealógico (Baum y Shaw 1995), y de cohesión (Templeton 1989), entre otros. Aunque los métodos tradicionales utilizados para delimitar a las especies están basados en la morfología, los avances en las técnicas moleculares ha conducido a una mayor utilización de datos de DNA para definir a las especies y estudiar el proceso de especiación (Rissler *et al.* 2006).

El uso de secuencias de DNA mitocondrial para la delimitación de especies ha sido controversial. Se ha señalado que estos datos pueden ser problemáticos porque todos los genes mitocondriales se heredan como un solo grupo ligado; como resultado, cualquier discordancia entre las historias de los genes y las poblaciones causada por polimorfismos ancestrales o flujo génico entre especies afectará simultáneamente todos los genes mitocondriales (Rissler *et al.* 2006, Stockman y Bond 2007). Sin embargo, a pesar de este problema potencial, el DNA mitocondrial tiene varias ventajas importantes en la delimitación de especies en comparación

con los marcadores con base nuclear que no han sido ampliamente apreciadas; esto se debe al tamaño poblacional efectivo (N_e) más reducido del genoma mitocondrial, y a que los haplotipos de DNA mitocondrial de una especie dada coalescerán (*p. ej.*, se volverán “monofiléticos”) cuatro veces más rápido que los marcadores nucleares (Avice 1994, 2002, Avice *et al.* 1987). Esta propiedad es importante en la delimitación de especies porque las especies de formación reciente se diferenciarán en sus filogenias de haplotipos de DNA mitocondrial mucho antes de que se diferencien en marcadores con base nuclear. Así, el uso creciente de técnicas moleculares, los avances en los métodos de reconstrucción filogenética, y los avances conceptuales y de análisis para la identificación de los límites de especies utilizados durante la última década, han revelado la existencia de múltiples entidades taxonómicas en aquellas donde inicialmente se había reconocido una sola especie (Kozak *et al.* 2005, Mulcahy 2008). Asimismo, el análisis de datos de DNA mitocondrial ha sido una herramienta importante para delimitar especies en grupos que son difíciles de resolver con marcadores con base nuclear, tales como los datos morfológicos (Steppan 1998, Wiens y Penkrot 2002, Passoni *et al.* 2008).

La validez de las especies monotípicas de *Xenosaurus* actualmente reconocidas (*X. platyceps*, *X. newmanorum*, *X. rectocollaris*, *X. phalaroanthereon* y *X. penai*) está basada en su divergencia morfológica y distribución alopátrica, y no ha sido cuestionada. En este trabajo, su validez también es apoyada por el árbol de haplotipos preferido, ya que todas estas especies son considerablemente divergentes genéticamente (distancias genéticas = 12.0% – 19.4 %) y, con excepción de *X. platyceps* y *X. newmanorum*, están lejanamente emparentadas entre sí. En el caso de estas dos especies, no se pudo evaluar si son mutuamente exclusivas, dado que sólo se contó con un haplotipo de *X. platyceps*. Sin embargo, su *status* específico parece asegurado por su distintividad morfológica y genética y su distribución alopátrica.

A continuación se aplica el método de Wiens y Penkrot (2002) a las poblaciones consideradas como especies no descritas y las de *status* taxonómico incierto (subespecies de *X. grandis*, población de la Sierra Mixe, y poblaciones de “*cf. X. grandis*”) en cada uno de los seis clados principales en el árbol de haplotipos preferido.

Clado A.— En este clado, los haplotipos de las poblaciones de *Xenosaurus* asignadas a la especie no descrita de la Sierra Gorda (Tilaco, Landa de Matamoros, Acatitlán de Zaragoza y El Pinalito) conforman un grupo fuertemente apoyado, exclusivo y aislado geográficamente de *X. platyceps* y *X. newmanorum*. Además, la divergencia genética entre estas poblaciones y las de *X.*

platyceps y *X. newmanorum*, que conforman su grupo hermano, es considerable (14.9% y 15.8 %, respectivamente), lo que apoya su reconocimiento como una especie nueva. Asimismo, es claro que la población de Tilaco no es una población adicional de *X. platyceps* como fue reportado por Lemos–Espinal *et al.* (2004).

Clado B.— Este clado está formado solamente por los haplotipos de las especies no descritas de Huehuetla y Xochitlán en la Sierra Norte de Puebla y La Mojonera en la Sierra Madre Oriental. La posición de estos haplotipos en el árbol muestra claramente que no corresponden a ninguna de las especies descritas de *Xenosaurus*, con las que están lejanamente emparentados y de las que son considerablemente divergentes (distancias genéticas = 15.6% – 20.2%). La relación de grupos hermanos de los haplotipos de estas dos especies no descritas y la pequeña distancia genética entre ellos (4.4 %) sugiere que estas especies podrían ser una sola en realidad. Sin embargo, los haplotipos de las dos especies formaron grupos mutuamente exclusivos; además, las dos especies, aunque cercanas, se encuentran aisladas geográficamente una de la otra (**Figura 5**), y son claramente diferentes en sus patrones de escamación y coloración (Durán–Fuentes 2005). Aquí se sugiere que se trata de dos especies cuya proximidad geográfica y relativa similitud genética podría deberse a que se separaron recientemente.

Clado C.— En este clado, se agrupan exclusivamente los haplotipos de la subespecie *Xenosaurus grandis arboreus*. Este taxón fue descrito originalmente con rango de especie por Lynch y Smith (1965), quienes lo consideraron claramente distinto de las otras subespecies de *X. grandis*; sin embargo, King y Thompson (1968) lo consideraron conespecífico con *X. grandis*. Más recientemente, Canseco–Márquez (2005) también encontró que esta especie posee caracteres morfológicos que la diferencian claramente de las otras subespecies de *X. grandis*, así como de las otras especies del género. Además, *X. arboreus* está aislada geográficamente de todas estas especies y subespecies, excepto *X. g. rackhami*, por el Istmo de Tehuantepec, el cual ha servido como barrera geográfica para muchos otros tipos de organismos (Graham 1993, Campbell 1999, Escalante *et al.* 2007). En este trabajo, la posición de este clado muestra que *X. g. arboreus* está sólo lejanamente emparentado con las demás subespecies de *X. grandis*, y que es considerablemente divergente de todas las demás especies del género (distancia genética > 13.5 %). Por tanto, es claro que *X. g. arboreus* debe elevarse a nivel de especie.

Clado D.— Este clado contiene dos subclados fuertemente apoyados: uno con los haplotipos de la población de *status* incierto de San Lucas Camotlán en la Sierra Mixe de Oaxaca, y otro con todos los haplotipos de *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*. La posición de este clado en el árbol muestra que sus poblaciones no están estrechamente emparentadas con las de los clados **E** o **F**. Además, las distancias genéticas entre los haplotipos del clado **D** y los de los clados **E** y **F** son grandes (12.2% y 13.0%, respectivamente; **Cuadro 4.C**). Por tanto, el árbol sugiere fuertemente que ni *X. g. rackhami*, ni *X. g. sanmartinensis*, ni la población de San Lucas Camotlán son conespecíficas con las demás subespecies de *X. grandis*, las cuales se ubican en los clados **C**, **E** y **F**.

Dado que la población de San Lucas Camotlán fue originalmente designada como un intergrado entre *X. g. grandis* y *X. g. rackhami* por King y Thompson (1968), es de suponer que los ejemplares revisados por ellos ($n = 1$) no son idénticos morfológicamente a ninguno de estos dos taxones. La morfología de la muestra obtenida en este estudio ($n = 12$) no se ha estudiado completamente. Sin embargo, los haplotipos de esta población y los del clado (*X. g. rackhami* + *X. g. sanmartinensis*) fueron mutuamente exclusivos, lo cual sugiere aislamiento reproductivo entre ellos. Sin duda, esto se debe a que la población de San Lucas Camotlán se encuentra geográficamente aislada de *X. g. rackhami* al este por el Istmo de Tehuantepec. Además, aunque los haplotipos de San Lucas Camotlán son sólo moderadamente divergentes de los de *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis* (distancias genéticas = 4.5% – 4.9%), este nivel de divergencia es similar al encontrado entre las especies hermanas no descritas de Huehuetla – Xochitlán y La Mojonera (distancia genética = 4.4%). Todo lo anterior sugiere que la población de San Lucas Camotlán ha alcanzado independencia evolutiva de *X. g. rackhami* y que podría reconocerse como una especie diferente. Sin embargo, aún es necesario determinar si su morfología externa corrobora esta sugerencia.

Con respecto al segundo subclado, aunque *Xenosaurus g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis* han sido usualmente consideradas como conespecíficas (*i.e.*, King y Thompson 1968), su diferenciación morfológica no parece ser pronunciada ni consistente (Canseco–Márquez 2005). En el árbol de haplotipos preferido, los haplotipos de *X. g. sanmartinensis* forman un grupo fuertemente apoyado anidado entre los haplotipos de *X. g. rackhami*, y la distancia genética entre los haplotipos de ambos taxones es pequeña (1.8 %). De esta manera, *X. g. sanmartinensis* es una población de *Xenosaurus* aislada geográficamente y moderadamente diferenciada, morfológica y genéticamente, de sus parientes más cercanos; esto es, las poblaciones de *X. g. rackhami*.

Presumiblemente, esta ligera divergencia se debe a un aislamiento geográfico reciente, que podría datar de la última erupción del Volcán San Martín, ocurrida en 1793 (cita Espindola *et al.* 2007).

El *status* taxonómico de *X. g. sanmartinensis* depende de si su aislamiento le ha conferido independencia evolutiva o no. Por un lado, podría suponerse que *X. g. sanmartinensis* representa una especie distinta de *X. g. rackhami* en virtud de su aislamiento geográfico actual, reflejado en la exclusividad de sus haplotipos y su ligera divergencia morfológica y genética. La parafilia de *X. g. rackhami* respecto a *X. g. sanmartinensis* se explicaría por el reciente origen de esta última, ya que las especies pueden pasar por etapas de polifilia y parafilia antes de volverse mutuamente monofiléticas (Avice y Wollenberg 1997). Por otro lado, en términos geológicos el aislamiento actual podría ser pasajero, y demasiado corto para que *X. g. sanmartinensis* haya alcanzado independencia evolutiva (*sensu* Wiley 1978), como pudo haber ocurrido con la población de San Lucas Camotlán, la cual pudo haberse separado de los demás miembros del clado durante las glaciaciones y ciclos climáticos interglaciares del Pleistoceno (Graham 1993, Casas–Andreu *et al.* 1996). Debe recordarse que durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, ocurrieron cambios que permitieron que los bosques estuvieran distribuidos más ampliamente que en la actualidad en muchas zonas del sureste de México y en Guatemala (Luna–Vega *et al.* 1999, 2001), y que la extinción de comunidades enteras de estos, producto del retraimiento de los glaciares, generó patrones recurrentes de largo aislamiento, y dejó reductos discontinuos que pudieron aislar a las poblaciones distribuidas en estas zonas, como en el caso de estos taxones.

Clado E.— Este clado está conformado por los haplotipos de *X. g. grandis*, de la especie no descrita de la Sierra de Juárez, y de todas las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*.” Estos haplotipos se agruparon en cuatro subclados fuertemente apoyados (**a** – **d**; ver arriba), cada uno de los cuales es exclusivo con respecto a los demás y concordante con la geografía.

La recuperación de los haplotipos de *X. g. grandis* en este clado como un grupo exclusivo, concordante con la geografía y lejanamente emparentado con los haplotipos de las demás subespecies de *X. grandis* sugiere claramente que estas subespecies no son coespecíficas con *X. g. grandis* y que ésta debe por tanto elevarse a nivel de especie. Asimismo, la exclusividad y concordancia geográfica de los haplotipos de la población de la Sierra de Juárez apoya el reconocimiento de ésta como una especie no descrita.

La estrecha relación de los haplotipos de las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” con los de *X. g. grandis* es congruente con la similitud morfológica y cercanía geográfica de sus respectivas poblaciones. Sin embargo, el método de delimitación de especies basado en filogenias de haplotipos de mtDNA de Wiens y Penkrot (2002) sugiere que al menos algunas de estas poblaciones de *status* incierto pueden no ser coespecíficas con *X. g. grandis*. De acuerdo con este método, si en una filogenia de haplotipos para un conjunto de poblaciones actualmente clasificadas como una especie (la especie focal del estudio) los haplotipos de esta especie son exclusivos, la presencia de linajes basales fuertemente apoyados concordantes con la geografía sugiere la presencia de múltiples especies ocultas por la taxonomía tradicional. Si se considera a *X. g. grandis* como la especie focal del estudio, y se le asignan provisionalmente todas las poblaciones de *status* incierto (*i.e.*, de manera que la especie focal incluye todas las poblaciones en los subclados **a**, **c** y **d**), el método sugiere entonces la presencia de múltiples especies en la especie focal. En el análisis Bayesiano, los subclados **a**, **c** y **d** no forman un grupo; por el contrario, el subclado **b** es el grupo hermano del clado (**c** + **d**), aunque esta relación no estuvo fuertemente apoyada (PP = 92) y es poco plausible en virtud de que el subclado **a** es geográficamente intermedio entre los subclados **b** y (**c** + **d**). Sin embargo, en el análisis de MP el grupo (**a** + (**c** + **d**)) es un grupo fuertemente apoyado y geográficamente aislado del subclado **b**, y por tanto esta hipótesis parece la más plausible. En esta hipótesis, el subclado **a** es un linaje basal concordante con la geografía, lo cual de acuerdo al método de Wiens y Penkrot (2002) sugiere que podría representar un linaje distinto. Además, los subclados hermanos **c** y **d** (relación fuertemente apoyada en el análisis de MP y con un valor de probabilidad posterior de 91 en el análisis Bayesiano) son mutuamente exclusivos y concordantes con la geografía, lo cual sugiere que también podrían representar linajes distintos.

Alternativamente, la recuperación de los subclados **a**, **c** y **d** en un clado fuertemente apoyado, exclusivo y concordante con la geografía en el análisis de MP, aunada a las distancias genéticas relativamente pequeñas entre los subclados (4.7% – 5.4%; **Cuadro 4.B**) y la aparente similitud morfológica de sus poblaciones (Canseco–Márquez, com. pers.), sugiere que todos estos haplotipos pueden representar una sola especie. La exclusividad y concordancia geográfica de los subclados podría deberse a un proceso de selección de linajes, favorecido por un flujo génico restringido en relación al tamaño efectivo poblacional (Avice 2000). Este fenómeno evitaría o reduciría la acción de la deriva génica y/o de procesos de selección diversificadora, conllevando a la divergencia genética de las poblaciones. El patrón filogeográfico

correspondiente con estos supuestos es el descrito bajo la categoría III según este autor. Sin embargo, se necesitan trabajos adicionales (*p. ej.*, la incorporación de genes nucleares) para esclarecer los límites entre especies dentro del clado **E**, así como los procesos involucrados en la estructura del mismo.

Finalmente, aun sería posible que la población de la Sierra de Juárez fuera conespecífica con los subclados **a**, **c** y **d**. Como ya se ha mencionado, algunos autores (Smith e Iverson 1993, Canseco–Márquez 2005) consideraron que la población de la Sierra de Juárez difiere morfológicamente de las demás especies del género, incluyendo a *X. grandis*, por lo que concluyeron que representa una especie no descrita. Sin embargo, estos autores no examinaron especímenes de las poblaciones de *status* incierto incluidas en este estudio. Dado que las poblaciones de *X. g. grandis* y de la Sierra de Juárez ocupan los extremos norte y sur de la distribución del clado **E**, respectivamente, y las poblaciones de *status* incierto “*cf. X. g. grandis*” son geográficamente intermedias entre ellas, la morfología de estas poblaciones también podría ser intermedia entre la de las dos primeras poblaciones si existe flujo génico entre todas las poblaciones del clado.

Clado F.— Además de los taxones reconocidos *Xenosaurus g. agrenon*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon* y *X. rectocollaris*, este clado incluye los haplotipos de las especies no descritas de Altamira Monteverde, Concepción Pápalo y El Tejocote, Oaxaca. Los haplotipos de cada una de las dos primeras especies conforman un clado exclusivo respecto a los de todas las demás especies del género, congruente con la geografía, y considerablemente divergente genéticamente (8.7% – 14.7%; **Cuadro 4.A**), lo cual apoya su distintividad y reconocimiento como especies no descritas. Desafortunadamente, la especie no descrita de El Tejocote está representada por un solo haplotipo, por lo que la exclusividad de los haplotipos de esta población y su congruencia con la geografía no pueden evaluarse. Sin embargo, este haplotipo también es considerablemente divergente de los de las demás especies del género (10.7% – 20.6 %; **Cuadro 4.A**), lo cual apoya su distintividad y reconocimiento como una especie no descrita. Además, aunque en el análisis de MP este haplotipo está cercanamente emparentado con *X. g. agrenon*, esta relación no está fuertemente apoyada, mientras que en el análisis Bayesiano dicho haplotipo resultó ser hermano de los de la especie no descrita de Altamira Monteverde y *X. penai*, relación que se encuentra bien apoyada (PP \geq 95), por lo que la población de El Tejocote no podría ser conespecífica con *X. g. agrenon*, como fue tratada por King y Thompson (1968). Finalmente,

como se mencionó arriba, estas tres especies no descritas se encuentran aisladas geográficamente unas de otras y de todas las demás especies del género.

El clado **F** incluye también los haplotipos de *X. g. agrenon*. Evidentemente, este taxón está más cercanamente relacionado con otras especies descritas y no descritas de *Xenosaurus* que con las demás subespecies de *X. grandis*, por lo que debe ser considerado como una especie distinta de estas subespecies (**Figura 3 y 4**). Además, los haplotipos de *X. agrenon* conformaron un grupo exclusivo respecto a los de todas las demás especies del género y congruente con la geografía, lo cual apoya su distintividad. Finalmente, las poblaciones de *X. g. agrenon* se encuentran aisladas geográficamente de las demás especies del género.

Biogeografía del género *Xenosaurus*

En las hipótesis filogenéticas obtenidas por los dos métodos se recuperaron seis clados principales fuertemente apoyados (**Figuras 3 y 4**). El clado **A** está fuertemente apoyado como el más basal en el género y tiene la distribución más norteña de todos, lo cual es consistente con el origen neártico del género (Estes 1975, Gauthier 1982, Estes *et al.* 1988). Este clado se distribuye en la región centro–norte de la Sierra Madre Oriental; en la subprovincia de la Gran Sierra Plegada en el suroeste de Tamaulipas y en la subprovincia Carso Huasteco en el sureste de San Luis Potosí, noreste de Querétaro y noroeste de Hidalgo.

Los haplotipos más cercanos geográficamente a este clado dentro de su grupo hermano son los del clado **B**. Aunque el clado **A** incluye la especie más norteña del género (*X. platyceps*), *X. newmanorum* y la especie no descrita de la Sierra Gorda se encuentran mucho más al sur en la Sierra Madre Oriental, en latitudes similares o ligeramente mayores que los haplotipos más norteños del clado **B** (de la especie no descrita de La Mojonera). Sin embargo, los linajes del clado **A** se encuentran aislados geográficamente de los haplotipos del clado **B** por los cañones de los ríos Guayalejo, tributario del río Tamesí, y los ríos Santa María y Moctezuma, tributarios del río Panuco; y de los clados **C – F** por la Faja Volcánica Transmexicana.

De esta manera, los clados **A** y **B** se distribuyen en la Sierra Madre Oriental; el primero en la región centro–norte y el segundo en la región centro–sur. Esta distribución de los clados en una porción norte y una porción sur de la Sierra Madre Oriental coincide con el patrón de distribución de los bosques mesófilos reportado por Luna–Vega *et al.* (1999), según el cual dichos bosques se distribuyen sobre esta sierra en dos grupos separados por las cuencas de los

ríos Tamesí y Panuco, que pueden ser una de las posibles causas comunes de especiación en estos distintos grupos.

El clado **B** está fuertemente apoyado como el segundo clado más basal del género en el análisis de MP, aunque no así en el análisis Bayesiano. Incluye a los haplotipos de dos especies no descritas. La especie no descrita de La Mojonera se distribuye en las Sierras de Zacualtipán y Tlanchinol en la parte central de la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental, mientras que la especie no descrita de Huehuetla se distribuye en la Sierra Norte de Puebla en la parte sur de esta provincia, donde colinda con la provincia del Eje Neovolcánico, y se encuentra aislada de la primera especie principalmente por las zonas de sierra baja, llanura intermontana y valles que se forman entre los estados de Hidalgo, Veracruz y Puebla (Ferrusquía–Villafranca 1998).

Este clado está separado de su grupo hermano (**C + D + E + F**) básicamente por la Faja Volcánica Transmexicana, la cual ha servido como barrera geográfica desde su formación a partir del Mioceno medio hasta el Plioceno tardío – Cuaternario, tiempo durante el cual se formaron la mayor parte de los complejos volcánicos actuales (Torres-Miranda y Luna-Vega 2006). Esta barrera ha sido una de las mayores causas de especiación por vicarianza entre las biotas neártica y neotropical (Marshall y Liebherr 2000, Escalante *et al.* 2004).

El clado **C** aparece como el grupo hermano de los clados (**D + E + F**) en los dos análisis, aunque esta relación no está fuertemente apoyada en ninguno de ellos. Este clado contiene sólo a los haplotipos de *Xenosaurus grandis arboreus* y se localiza sobre la Sierra Madre del Sur en el extremo oriental de Oaxaca. Esta especie se encuentra aislada de los demás taxones del género, excepto *X. g. rackhami*, por el Istmo de Tehuantepec, el cual ha servido como una barrera geográfica reciente, probablemente pleistocénica (Lee 1996, Campbell 1999), y que posiblemente tuvo un impacto sobre la diferenciación de esta especie con respecto a los clados **E** y **F**, como ocurrió en el ratón *Habromys lophurus* (Cricetidae) (León–Paniagua *et al.* 2007) y en algunos miembros del género *Trimorphodon* (Colubridae) (Devitt *et al.* 2008), lo que sugiere que distintos grupos de organismos ubicados en esta región pudieron sufrir un patrón similar de especiación.

Generalmente, los taxones que se encuentran en esta región están más estrechamente relacionados con las especies en las tierras altas de las Sierras de Juárez y Mixe, la Sierra de Los Tuxtlas, o las Sierras del centro–norte de Chiapas; ejemplos de estos taxones incluyen especies del grupo *Anolis schiedii* (Nieto–Montes de Oca 1996, 2001), *Exerodonta sumichrasti* (Mendelson y Campbell 1994, Mendelson y Toal 1996), y algunas especies de los géneros *Abronia* (Campbell

1982, 1984, 1994) e *Insilinus* (Mendelson 1997a, 1997b). Lo mismo ocurre con *X. g. arboreus*, la cual está más emparentada con otras especies del género que se distribuyen en estas regiones (*i.e.*, Sierra de Juárez, clado **E**; o sierras Mixe, de Los Tuxtlas y de Chiapas, clado **D**), que con aquellas de distribución más nortea.

El clado **D** presenta una dicotomía basal que lo subdivide en un pequeño subclado con los haplotipos de la especie no descrita de San Lucas Camotlán en la Sierra Mixe de Oaxaca y un subclado mayor que contiene a los haplotipos de las poblaciones de *X. g. sanmartinensis* y *X. g. rackhami* de Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Guatemala. El primer subclado se encuentra restringido a un pequeño parche de bosque nublado, y se encuentra geográficamente aislado del otro subclado por el Istmo de Tehuantepec, el cual ha servido como una de las principales barreras geográficas que han propiciado eventos vicariantes en Mesoamérica (Campbell 1999, Carleton *et al.* 2002) y que probablemente tuvo un impacto sobre la divergencia de la población de San Lucas Camotlán con respecto a *X. g. sanmartinensis* y *X. g. rackhami*, como al parecer ocurrió en otros grupos de vertebrados (Campbell 1984, Mendelson *et al.* 1999, León–Paniagua *et al.* 2007).

En el segundo clado, la población de *Xenosaurus g. sanmartinensis* de la Sierra de Los Tuxtlas en Veracruz también se encuentra aislada por el Istmo de Tehuantepec de las poblaciones de *X. g. rackhami* que se encuentran en los estados de Oaxaca (Cofradía y Chalchijapa) y Chiapas (Selva el Ocote, Cañón del Sumidero, Predio Filadelfia, Laguna Bélgica y Coapilla) y en Guatemala (Huehuetenango). La separación entre estas subespecies parece haber tenido un origen aun más reciente que la última glaciación, hace aproximadamente 10 000 años, que ocasionó modificaciones en la extensión y distribución geográfica de los bosques en esta región durante las variaciones climáticas del Pleistoceno (Toledo 1982, Pérez–Higareda y Navarro 1980, Dirzo *et al.* 1997), aunado a la reciente erupción del Volcán San Martín, ocurrida en 1793, que pudo haberlas aislados. Las relaciones entre estas áreas reflejan sus relaciones de proximidad geográfica; es decir, las áreas más cercanas geográficamente fueron las más relacionadas históricamente. Los dos subclados representan probablemente diferentes especies (ver arriba); este patrón de diferenciación geográfica/especiación también ha sido recientemente documentado para otros taxones (ranas arborícolas, Campbell 2000; piojos, Durden y Eckerlin 2001; y roedores, León–Paniagua *et al.* 2007).

El clado **E** está conformado por cuatro pequeños subclados (**a** – **d**) cuyas probables relaciones son **b** + (**a** + (**c** + **d**)). El subclado **d** está conformado por las poblaciones de

Xenosaurus g. grandis de las Sierras Negra y Zongolica en Puebla y Veracruz, respectivamente, mientras que el subclado **c** está formado por las poblaciones “*cf. X. g. grandis*” en el norte de la Sierra de Huautla y el subclado **a** contiene a las demás poblaciones “*cf. X. g. grandis*” en el sur de la Sierra de Huautla y el extremo norte de la Sierra de Juárez. No existe ninguna barrera geográfica evidente que separe estas áreas. Sin embargo, la separación de los subclados podría ser explicada en un escenario en el cual se habrían originado áreas relictuales, como las Sierras Negra y de Zongolica y de Huautla, como consecuencia de los ciclos interglaciares que afectaron la biota durante el Pleistoceno, y que han servido como un puente para la dispersión tanto de plantas como de animales (Smith 1965), por lo que las poblaciones de *Xenosaurus* ubicadas en esta áreas pudieron haber quedado aisladas unas de las otras y restringidas a estas áreas (ver arriba).

La especie hermana del clado **a** + (**c** + **d**) es el subclado formado por los haplotipos de la especie no descrita de la Sierra de Juárez, restringidos a la sierra del mismo nombre. Estos grupos al parecer han sido separados por el valle del Río Santiago, un tributario menor del Papaloapan.

El clado **F** que está conformado por una politomía entre tres subclados, los cuales agrupan las áreas en Guerrero y Oaxaca de la Sierra Madre del Sur y el Valle Central de Oaxaca. El subclado **a** se distribuye, con la excepción de la especie no descrita de El Tejocote, en la Sierra Madre del Sur. Dentro de este subclado, *Xenosaurus penai* del cerro Pico del Águila en la Sierra de Malinaltepec en Guerrero, es la especie hermana de la especie no descrita de Altamira Monteverde en la Sierra Mixteca en Oaxaca. Estas regiones en Guerrero y Oaxaca resultan ser áreas hermanas, lo cual sugiere que la Sierra Madre del Sur es una sola unidad.

Las relaciones entre estas tres especies y *X. g. agrenon* y *X. phalaroanthereon* son inciertas; sin embargo, el análisis Bayesiano sugiere que estas dos últimas especies son basales en este subclado. *Xenosaurus phalaroanthereon* se encuentra aislada de los demás taxones del grupo por la cuenca del río Tehuantepec y el Valle Central de Oaxaca, mientras que *X. g. agrenon* se encuentra restringida a una región central de la Sierra Madre del Sur en el estado de Oaxaca. Esto sugiere que el linaje ancestral del subclado **a** pudo haber variado a través de toda la Sierra Madre del Sur desde Guerrero hasta el este de Oaxaca, y dar origen así a los linajes que conforman al subclado **a**.

El subclado **b** está conformado por la especie *Xenosaurus rectocollaris*, representada por las poblaciones de los cerros Chapulco, Chacatecas y El Pajarito en los valles áridos de Tehuacán –

Zapotitlán en Puebla, y La Unión Tepelmeme en los valles áridos de Oaxaca. El subclado **c** está constituido por la especie no descrita de la Cañada de Cuicatlán, representada por las poblaciones de Concepción Pápalo, San Lorenzo Pápalo, San Isidro Buenos Aires, Coyula y La Nopalera en los valles áridos del norte de Oaxaca. Ambas especies están separadas de los haplotipos del subclado **a** por la cañada de Tehuacán – Cuicatlán – Quiotepec en el sur de Puebla y noroeste de Oaxaca. Esta región está delimitada al occidente por la Sierra Mixteca y al oriente por tres macizos montañosos: en la parte norte por la Sierra de Zongólica, en la parte intermedia por la Sierra Mazateca y al sur por la Sierra de Juárez, por lo que es geográficamente intermedia entre los clados **E** y **D**.

En conclusión, la historia biogeográfica y de especiación del género *Xenosaurus* parece haber sido afectada por eventos geológicos y orográficos como el surgimiento de las Sierras Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre en Oaxaca al este del Istmo de Tehuantepec y Sierra de Los Tuxtlas, así como por la aparición del Istmo mismo. La relación entre los eventos de cladogénesis y la aparición de estos rasgos geológico – geográficos parece ser clara. El principal mecanismo de especiación dentro del género, pudo haber sido provocado por el aislamiento entre estas Sierras. Los eventos de especiación más recientes (*p. ej.*, entre *X. grandis* y la especie no descrita de la Sierra de Juárez, o entre *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis*) y el patrón de distribución del género, que es de tipo vicariante de islas, concordante con la distribución de los bosques de montaña con influencia de los vientos húmedos del Golfo, que ocuparon distintos estratos altitudinales durante los períodos húmedos–fríos del Pleistoceno (Toledo 1982, Luna–Vega *et al* 1999, 2001, León–Paniagua *et al.* 2007), a excepción de *X. rectocollaris* y la especie no descrita de la Cañada de Cuicatlán, causados por los cambios climáticos de esta última glaciación, que provocaron efectos recurrentes de aislamiento, así como la formación de áreas relictuales que sirvieron como refugio para albergar la biota desplazada por los hielos durante esta época (Toledo 1982, Graham 1993, Casas–Andreu *et al.* 1996).

LITERATURA CITADA

- Adrián Nieto-Montes de Oca, A. 1996. A new species of *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) from Chiapas, México. *Journal of Herpetology*, 1(30): 19-27.
- Alfaro, M. E., S. Zoller, and F. Lutzoni. 2003. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Mol. Biol. Evol.*, 20: 255-266.
- Álvarez del Toro. M. 1982. Los reptiles de Chiapas. 3ra ed. Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México. *Ints.Zool. del Estado*. 204 pp.
- Álvarez del Toro. M. 1982. Los reptiles de Chiapas. 3ra ed. Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México. *Ints.Zool. del Estado*. 204 pp.
- Arévalo, E., S. K., Davis and J. W. Jr. Sites. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Syst. Biol.*, 43: 387–418.
- Arizmendi, M. C. y A. Espinosa de los Monteros. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zool. Mex.*, 67: 25-46.
- Avise, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York.
- Avise, J.C. 2002. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball Jr., E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb and N.C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Sist.*, 18: 489 – 522.
- Avise, J. C. and K. Wollenberg. 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 94: 7748 – 7755.
- Ballinger, R. E., G. R. Smith, and J. A. Lemos-Espinal. 2000. *Xenosaurus* (Gray). Catalogue of American Amphibians and Reptiles 712:1–3.
- Ballinger, R.E., J. A. Lemos-Espinal, S. Sanoja Sarabia and N. R. Caody. 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica*, 27(1): 128–132.
- Baum, D. A. and K. L. Shaw. 1995. Genealogical perspective on the species problem. Pp. 289-303 *In: Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*, eds. P. C. Hoch and A. G. Stephenson. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Baum, D. A. and M. J. Donoghue. 1995. Choosing among alternative ‘phylogenetic’ species concepts”. *Syst. Bot.*, 20: 560-573.
- Brodie, E. D. Jr., J. R. Mendelson and J. A. Campbell. 2002. Taxonomic revision of the Mexican plethodontid salamanders of the genus *Lineatriton*, with the description of two new species. *Herpetologica*, 58: 194 – 204.
- Bull, V., M. Beltrán, C. D. Jiggins, W. O. McMillan, E. Bermingham, and J. Mallet. 2006. Polyphyly and gene flow between non-sibling *Heliconius* species. *BMC Biology*, 4:11.
- Camarillo-Rangel, J. L. 1998. *Xenosaurus newmanorum*. Geographic distribution. *Herpetological Review*, 29: 52.
- Camarillo-Rangel, J. L. 1990. *Xenosaurus grandis* en el estado de Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 2: 34-35.
- Campbell, J. A. and D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes and descriptions of four new species, a phylogenetic analysis and key. *American Museum of Natural History*, 216: 1 – 121.
- Campbell, J. A. 1982. A new species of *Abronia* (Sauria, Anguidae) from the Sierra Juárez, Oaxaca, México. *Herpetologica*, 38: 355-361.
- Campbell, J. A. 1984. A new species of *Abronia* (Sauria: Anguidae) with comments on the herpetogeography of the highlands of southern Mexico. *Herpetologica*, 40: 373–381.
- Campbell, J. A. 1994. A new species of elongate *Abronia* (Squamata: Anguidae) from Chiapas, Mexico. *Herpetologica*, 50: 1-7.
- Campbell, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. *In: Duellman, W.E. (Ed.), Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111–210.
- Campbell, J.A., 2000. The herpetofauna of the mesic upland forests of the Sierra de las Minas and Montañas del Mico of Guatemala. *In: Johnson, J.D., Webb, R.G., Flores-Villela, O.A. (Eds.), Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. The University of Texas at El Paso, El Paso, pp. 80–92.

- Canseco-Márquez L. and G. Gutiérrez-Mayén. 2005. New Species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae) from the Mountains of the Mixteca Region of Oaxaca, México. *Journal of Herpetology* 39(2):181-185.
- Canseco-Márquez, L. 2006. Geographic Distribution. *Cryptotriton adelos*. *Herpetological Review* 37: 356
- Canseco-Márquez, L. y A. L. Nolasco-Vélez. 2008. Viviendo entre grietas: *Xenosaurus*. Lagartijas misteriosas. *Herpetófilos*, 2: 12 – 13.
- Canseco-Marquez, L., G. Gutierrez-Mayen y J. Salazar-Arenas. 2000. New records and range extension for Amphibians and Reptiles from Puebla, Mexico. *Herpetological Review*, 31(4): 259-263.
- Canseco-Márquez, L., J. R. Mendelson and M. G. Gutiérrez-Mayén. 2002. A new species *Hyla* (Anura: Hylidae) from the Mixteca Alta, Oaxaca, Mexico. *Herpetologica*, 58: 260–269.
- Canseco-Márquez. L. 2005. Filogenia de las lagartijas del género *Xenosaurus* PETERS (Sauria: Xenosauridae), basada en morfología externa. Tesis de Grado. Maestro en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 79 pp.
- Carleton, M. D., Sánchez, O., Urbano-Vidales, G. 2002. A new species of *Habromys* (Muridae: Noetominae) from México, with generic review of species deWnitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 115: 488 – 533.
- Casas-Andreu, G., F.R. Méndez de la Cruz, and J.L. Camarillo. 1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca: lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 69: 1-35.
- Comisión para la Cooperación Ambiental. 1997. Regiones ecológicas de América del Norte. *Hacia una perspectiva común*. <http://www.ccc.org>
- Conservation International, Programa México y América Central. 2004. Región Norte del *HOTSPOT* de Biodiversidad de Mesoamérica. Belice, Guatemala, México. Perfil Ecosistemas. Versión Final. Pp. 68. <http://www.cepf.net/xp/cepf/static/pdfs/Final.Spanish.Mesoamerica.NorthernMesoamerica.EP.pdf>.
- Cope, E. D. 1866. Fifth contribution on the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 1866: 317 – 323.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. In: R.F. Johnson, ed., *Current Ornithology*, New York, Plenum Press, 159-187.
- Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157 – 168.
- Cummings, M. P., S. A. Handley, D. S. Myers, D. L. Reed, A. Rokas, and K. Winka. 2003. Comparing bootstrap and posterior probability values in the four-taxon case. *Systematic Biology*, 52: 477-487.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological Diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity. Conserv.*, 11: 421-422.
- de Queiroz, A., M. J. Donoghue and J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 657–681.
- de Queiroz, A., R. Lawson and J. A. Lemos-Espinal. 2002. Phylogenetic Relationships of North American Garter Snakes (*Thamnophis*) Based on Four Mitochondrial Genes: How Much DNA Sequence Is Enough? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22(2): 315–329.
- Dirzo, R., E. González-Soriano y R. C. Voght. 1997. La región de Los Tuxtlas. *En: Historia Natural de los Tuxtlas*. González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Voght (eds.). Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. 3-23.
- Douady, C. J., F. Delsuc, Y. Boucher, W. F. Doolittle, and E. J. P. Douzery. 2003. Comparison of bayesian and maximum likelihood bootstrap measures of phylogenetic reliability. *Mol. Biol. Evol.*, 20: 248-254.
- Duellman, W. E. 2001. Hylid frogs of Middle America. *Society for the study of Amphibians and Reptiles*, 18: 1 – 1158.
- Duran-Fuentes. I. 2005. Evaluación del estado taxonómico de las poblaciones de *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) de la Sierra Madre Oriental en Hidalgo, Puebla y Veracruz. Tesis de Pregrado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 68 pp.
- Durden, L.A., Eckerlin, R.P., 2001. *Polyplax guatemalensis* sp. n. (Phthiraptera: Anoplura), a new sucking louse from *Peromyscus grandis*, a montane cloud forest rodent from Guatemala. *Folia Parasitol.* 48, 69–72.
- Erixon, P., B. Svennblad, T. Britton, and B. Oxelman. 2003. Reliability of bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Systematic Biology*, 52: 665-673.

- Escalante, T., G. Rodríguez and J. J. Morrone. 2004. The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biol. J. Linn. Soc.*, 83: 327 – 339.
- Escalante, T., V. Sanchez-Cordero, and J. J. Morrone. 2007. Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: a case study using species' ecological niche modeling, parsimony analysis of endemism and goloboff fit. *INCI*, 32(3): 151-159.
- Espindola, J. M., A. Zamora-Camacho, M. L. Godínez, and S. Rodríguez-Elizarraras. 2007. The 1793 Eruption of San Martín Volcano (Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico). *American Geophysical Union, Fall Meeting 2007*.
- Estes, R. 1975. Lower vertebrates from the Fort Union Formation, Late Paleocene, Big Horn Basin, Wyoming. *Herpetologica*, 31(4): 365-385.
- Estes, R., K. de Queiroz, and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata; 119–281 in R. Estes and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Stanford.
- Fa, J. E., and L. M. Morales. 1993. Patrones y diversidad de mamíferos en México. In T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, editors, *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM. pp. 315-354.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geology of Mexico: A synopsis. In: Ramamoorthy TP, Bye, R., Lot, A., and Fa, J., (eds), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, pp. 3-107.
- Flores, V. O, y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y Conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. CONABIO. UNAM. 439 pp.
- Forster, M. R. and E. Sober. 2004. Why likelihood? In: *Likelihood and Evidence* (M. Taper, and S. Lele, eds.). University of Chicago Press, Chicago
- Frati F, C. Simon, J. Sullivan, and D. L. Swofford. 1997. Gene evolution and phylogeny of the mitochondrial cytochrome oxidase gene in Collembola. *J. Mol. Evol.*, 44: 145–158.
- Frost, D. R. and D. M. Hillis. 1990. Species in concept and practice: Herpetological Applications, *Herpetologica*, 46(1): 87–104.
- García-Arizaga, M. T. y J. Lupo-Hubp. 2003. El relieve mexicano en mapas topográficos. Instituto de Geografía, UNAM. Serie N°5:148 pp.
- Gatesy, J., R. DeSalle and W. Wheeler. 1993. Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Mol. Phyl. Evol.*, 2: 152-157.
- Gauthier, J. A. 1982. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contributions to Geology, University of Wyoming* 21:7–54.
- Graham, A., 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, pp. 109–127.
- Guevara, S. S., G. Sánchez-Ríos y R. R. Landgreave. 2004. La deforestación. En: Guevara, S. S., J. D. Loberde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C. y union Europea. Xalapa, Ver. 85-109.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis. <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>
- Hillis, D. M. and J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.*, 42: 182-192.
- Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davis, and E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning. In: Hillis, D.M., B.K. Mable, C. Moritz Eds.), *Molecular Systematics*, segunda edición. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 321-381.
- Huelsenbeck, J. P. and B. Rannala. 2004. Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities. *Syst. Biol.* 53, 904–913.
- Huelsenbeck, J. P. and F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17: 754-755.
- Huelsenbeck, J. P. and K. A. Crandall. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 437-466.
- Huelsenbeck, J. P., J. J. Bull. and C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 152–158.
- Hulva, P. I. Horáček, P. P. Strelkov, and P. Benda. 2004. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus/Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence. *Mol. Phyl. & Evo.*, 32(3):1023-1035.

- King, W. and F.G. Thompson. 1968. A review of the American lizard of the genus *Xenosaurus* Peters. Bulletin Florida State Museum Biological Sciences, 12(2): 93 – 123.
- Kozak, K. H., A. Larson, R. M. Bonett and L. J. Harmon. 2005. Phylogentic analysis of ecomorphological divergence, community structure and diversification rates in dusky salamanders (Plethodontidae: *Desmognathus*). Evolution, 59: 2000 – 2016.
- Leaché, A. D. and T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood and Bayesian approaches. Syst. Biol., 51: 44-68.
- Lee, J. C. 1996. The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula. Cornell University Press, E.U.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2003. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizards from Oaxaca, México. J. of Herpetology, 37: 192-196.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2004. Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. Amphibia-Reptilia, 25:204–210.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. Herpetological Natural History, 5: 181 – 186.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, and R.E. Ballinger. 2003. Diets of three species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from México. The Southwestern Naturalist, 48(1): 119 – 122.
- León-Paniagua, L. A. G. Navarro-Sigüenza, B. E. Hernández-Baños y J. C. Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. Molecular Phylogenetics and Evolution, 42: 653–664.
- López-Ramos, E. 1981. Geología de México. 2a. Edición. Vol. 3. Publicado por el autor. México, D.F. 549 pp.
- Lorenzo, S. A., A. Ramírez, M. A. Soto, A. Breceda, M. C. Calderón, H. Cortéz, C. Puchet, M. Ramírez, R. Villalón y E. Zapata. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 44: 97 – 102.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. Journal of Biogeography 26: 1299 – 1305.
- Luna-Vega, I., J. J. Morrone, O. Alcántara-Ayala and D. E. Organista. 2001. Biogeographical affinities among neotropical cloud forests. Plant Syst. Evol., 228: 229 – 239.
- Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. 2007. Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. UNAM, México, D. F. XXX pp.
- Lynch, J. D. and H. M. Smith. 1965. A new species of *Xenosaurus* (Reptilia: Xenosauridae) from the Isthmus of Tehuantepec, México. Transacciones of the Kansas Academy of Science, 68(1): 163 – 172.
- Macey, J. R., A. Larson, N. B. Ananjeva, B. S. Tuniyen, N. Orlov and T. J. Papenfuss. 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. Molecular Phylogenetics and Evolution, 12: 250–272.
- Madisson, D. R. and W. P. Madisson. 2005. MacClade 4.0 PPC. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Marshall, C. J. and Lieberr, J. K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. J. of Biogeogr., 27: 203 – 216.
- Martínez, A.L. & Llorente-Bousquets, J. 1993. Mariposas. In I. Luna-Vega, and J. Llorente-Bousquets, editors, Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi. Chilpancingo, Guerrero, México. CONABIO-UNAM, México. Pp. 307-386.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, NY.
- Mendelson, III J. R. 1997b. A new species of toad (Anura: Bufonidae) from Oaxaca, Mexico with comments on the status of *Bufo cavirostris* and *Bufo cristatus*. Herpetologica, 2(53): 268-286.
- Mendelson, J. R. III and J. A. Campbell. 1994. Two new species of *Hyla sumichrasti* group (Amphibia: Hylidae) from Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 107(2): 398-409.
- Mendelson, J. R., III, and J. A. Campbell. 1999. The status taxonomic of populations referred to *Hyla chaneque* in Southern Mexico, with the description of a new tree frog from Oaxaca. Herpetologica 33:80-86.

- Mendelson, J. R., III, and K. R. Toal III. 1996. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, Mexico, with comments on *Hyla chryses* and *Hyla mykter*. *Journal of Herpetology*, 30: 326–333.
- Mendelson, J. R., III. 1997a. A new species of *Bufo* (Anura: Bufonidae) from the Pacific Highlands of Guatemala and southern Mexico, with comments on the status of the *Bufo vallyceps macrocristatus*. *Herpetologica* 53: 14–30.
- Mulcahy, D. G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American night snake (*Hypsiglena torquata*): revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1095–1115.
- Niemiller, M. I., B. M. Fitzpatrick, and B. T. Miller. 2008. Recent divergence with gene flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae: *Gyrinophilus*) inferred from gene genealogies. *Molecular Ecology*, 17: 2258–2275.
- Nieto Montes de Oca A. 2001. The systematics of *Anolis bobartsmithi* (Squamata: Polychrotidae), another species of the *Anolis schiedii* group from Chiapas, Mexico. Pp 53–64 . In J. D. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. Centennial Museum, Special Pub. No.1, U. of Texas at El Paso.
- Nieto-Montes de Oca, A., J. A. Campbell and O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Herpetologica*, 57(1): 32–47.
- Nixon, K. C. and Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6: 211–223.
- Panero, J. L. and Funk, V. A. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Mol. Phyl. & Evol.*, 47(2):757–782.
- Passoni, J. C., M. L. Benozzati, and M. T. Rodrigues. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenetic Evolution*, 46(2): 403–414.
- Pérez-Higareda, G. y D. L. Navarro. 1980. The faunistic districts of the low plains of Veracruz, México, based on reptilian and mammalian data. *Bull. M. Herpet. Soc.*, 16: 54–69.
- Pérez-Ramos, E., L. Saldaña de la Riva and J. A. Campbell. 2000. A new allopatric species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, México. *Herpetologica*, 56: 500 – 506.
- Posada, D. 2001. The effect of branch length variation on the selection of models of molecular evolution. *J. Mol. Evol.*, 52: 434–444.
- Posada, D. and K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817–818.
- Posada, D. and K. A. Crandall. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology*, 50: 580–601.
- Posada, D. and T. R. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53:793–808.
- Ramírez – Marcial, N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69: 63 – 76.
- Ramírez-Bautista A. y A. Nieto-Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de anfibios y reptiles. In: González, E., R. Dirzo, and R. Vogt, editors. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México. Pp 523–532.
- Reyes-Castillo, P. y Castillo, C. 1993. Coleópteros pasálidos. In: I. Luna-Vega, and J. Llorente-Bousquets, editors, *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi*. Chilpancingo, Guerrero, México. CONABIO-UNAM, México. Pp. 289–306
- Rissler, L. J., R. J. Hijmans, C. H. Graham, C. Moritz and D. B. Wake. 2006. Phylogeographic lineages and species comparisons in conservation analyses: a case study of California herpetofauna. *American Naturalist*, 167:655–666.
- Rojas-González, I. R., C. Jones, J. J. Zúñiga-Vega and J. A. Lemos-Espinal. 2008. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia*, 29(2): 245–256.
- Rzedowski, J. R. Medina-Lemus y G. Calderón de Rzedowski. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botanica Mexicana*, 66: 23–151.

- Sinclair, E. A., R. Bezy, K. Bolles, J. L. Camarillo, K. A. Crandall, and J. W. Sites. 2004. Testing species boundaries in an ancient species complex with deep phylogeographic history: genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae). *Am. Nat.*, 164: 396-414.
- Slatkin, M. and W. P. Maddison. 1989. A cladistic measure of gene flow inferred from the phylogenies of alleles. *Genetics*, 123: 603-613.
- Smith, C. E. 1965. Flora, Tehuacán Valley. *Fieldiana, Bot.*, 31: 101-143
- Smith, H. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *An. Esc. Nac. Cien. Biol.* 2: 103-110.
- Smith, H. M. and J. B. Iverson. 1993. A new species of knob-scaled lizard (Reptilia: Xenosauridae) from México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 29(2): 51 – 66.
- Smith, P. T., K. Krager, J. T. Cronin, and S. Kambhampati. 2002. Mitochondrial DNA variation among host races of *Eurosta solidaginis* Fitch (Diptera: Tephritidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 372-376.
- Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology*, 5: 233-241.
- Steppan, S. J. 1998. Phylogenetic relationships and species limits within *Phyllotis* (Rodentia: Sigmodontinae): concordance between Mtdna sequence and morphology. *Journal of Mammalogy*, 79(2): 573-593.
- Stockman, A. K. and J. E. Bond. 2007. Delimiting cohesion species: extreme population structuring and the role of ecological interchangeability. *Molecular Ecology*, 16: 3374–3392.
- Stuart, L. C. 1941. A new species of *Xenosaurus* from Guatemala. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 54: 47-48.
- Sullivan, J. and P. Joyce. 2005. Model selection in phylogenetics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 445–66.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), version 4.0b10. Sinauer Associates.
- Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. *In: D. Otte and J. A. Endler (eds.): Speciation and its consequences.* Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts: pp. 3-27.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins, and T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids. Res.* 22, 4673-4680.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical México. *In: Prance, G.T. ed. Biological diversification in the Tropics.* New York: Columbia University Press: 93 – 111.
- Torres-Miranda, A. e I. Luna-Vega. 2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia*, 31(12): 849 – 855.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Won.*, 25: 223-239.
- Werler, J. E. and F. A. Shannon. 1961. Two new lizards (genera *Abronja* and *Xenosaurus*) from the Los Tuxtlas range of Veracruz, Mexico. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 64: 123 – 132.
- Wiens, J. 1998. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology*, 47(4): 568-581.
- Wiens, J. and T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, 51(1): 69-91.
- Wilcox, T. P., D. J. Zwickl, T. A. Heath and D. M. Hillis. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Mol. Phy. Evol.*, 25: 361–371.
- Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- Yang, Z. & B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 717-724.
- Yang, Z. & B. Rannala. 2005. Branch-length prior influences Bayesian posterior probability of phylogeny. *Systematic Biology*, 54: 455-470.
- Zúñiga-Vega, J. J., R. I. Rojas-González, J. A. Lemos-Espinal, and M. E. Pérez-Trejo. 2005. Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology*, 39: 433–443.

CAPÍTULO II

EVOLUCIÓN DE CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE VIDA EN EL GÉNERO

Xenosaurus (XENOSAURIDAE)

PRIMERA PARTE:

Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*

Zamora–Abrego, J. G., J. J. Zúñiga–Vega, and A. Nieto–Montes de Oca. 2007. *Journal of Herpetology*, 41(4): 630 – 637.

SEGUNDA PARTE:

Evolution of reproductive life–history traits of the crevice–dwelling lizard genus *Xenosaurus*: a phylogenetic approach to analyze the life history

Zamora–Abrego, J. G., J. J. Zúñiga–Vega, A. Nieto–Montes de Oca and E. P. Martins. Para ser enviado al *Journal of Evolutionary Biology*.

Variation in Reproductive Traits within the Lizard Genus *Xenosaurus*

J. GASTÓN ZAMORA-ABREGO,¹ J. JAIME ZÚÑIGA-VEGA,^{2,3} AND ADRIÁN NIETO-MONTES DE OCA¹

¹Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera," Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México

²Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México

ABSTRACT.—We document variation among 13 populations of distinct species of the lizard genus *Xenosaurus* in four key reproductive traits: minimum size at maturity, litter size, size at birth, and relative clutch mass (RCM). Despite a common flattened morphology, considerable variation occurs in the examined traits. Minimum size at maturity varied between 92 and 110 mm snout–vent length (SVL), average litter size ranged between 2.1 and 5.7 newborns per female, mean size at birth varied between 40.6 and 51.6 mm SVL, and average RCM ranged between 0.16 and 0.35. We also found considerable interpopulational variation in mean size of reproductive females (from 102.9–119.2 mm SVL) and in the length of the birth season (from about one month to four months distributed between early May and late September). Litter size and RCM were the most variable traits with coefficients of variation above 20, whereas the other traits showed coefficients of variation between 4 and 7.4. Only the minimum size at maturity showed an allometric effect. Litter size and size at birth were negatively correlated, which we interpret as evidence of a trade-off between these two traits. Cluster analyses revealed the existence of two main life-history strategies: populations with relatively large litters of small young and populations with small litters of large young. We suggest further ecological and phylogenetic analyses to explain the patterns of variation and covariation observed in the studied traits.

Life-history studies seek to document variation in traits associated with the growth, survival, and reproduction of organisms, and attempt to explain the causes of this variation. In understanding the patterns of life-history variation, explanations consider both several types of restrictions (such as allometric, design, and phylogenetic effects) and ecological causative factors (Stearns, 1992). Previous studies have documented a wide variation in life-history traits in lizards (e.g., Chapple, 2003; Du et al., 2005b; Shine, 2005). However, anguimorph lizards (families Anguidae, Helodermatidae, Lanthanotidae, Shinisauridae, Varanidae, and Xenosauridae; Pough et al., 2004) have been underrepresented in these studies (Pianka and Vitt, 2003; Zúñiga-Vega et al., 2005). Hence, in order to obtain a comprehensive perspective of the patterns of life-history evolution in this group of vertebrates, life-history variation in anguimorph lizards must be characterized.

The anguimorph family Xenosauridae, represented only by the genus *Xenosaurus*, is a monophyletic group of viviparous lizards that occurs from southern Tamaulipas and eastern Guerrero, in the Atlantic and Pacific versants of México, respectively, south and east to the Alta Verapaz, Guatemala (Fig. 1; King and Thomp-

son, 1968; Ballinger et al., 2000c). Currently, only six species are recognized in the genus: *Xenosaurus grandis*, *Xenosaurus newmanorum*, *Xenosaurus penai*, *Xenosaurus phalaroanthereon*, *Xenosaurus platyceps*, and *Xenosaurus rectocolaris*; the first one with five subspecies: *Xenosaurus grandis agrenon*, *Xenosaurus grandis arboraeus*, *Xenosaurus grandis grandis*, *Xenosaurus grandis rackhami*, and *Xenosaurus grandis sanmartinensis* (King and Thompson, 1968; Smith and Iverson, 1993; Pérez-Ramos et al., 2000; Nieto-Montes de Oca et al., 2001). All of these species and subspecies are allopatric with respect to each other and are usually restricted to limited geographic areas (Pérez-Ramos et al., 2000; Nieto-Montes de Oca et al., 2001). Because of their geographic isolation and morphological differentiation, the status of recognized subspecies of *X. grandis* needs to be reviewed (Ballinger et al., 2000b). Additionally, recent fieldwork in Mexico has led to the discovery of several populations of *Xenosaurus* in the Mexican states of Hidalgo, Oaxaca, Puebla, and Querétaro. These populations, whose taxonomic status is uncertain, appear to be allopatric and morphologically distinct with regard to the described taxa and to each other. The ecological, behavioral, and reproductive characteristics of many are essentially unknown.

Species of *Xenosaurus* occur in a considerable altitudinal range (approximately 300–2360 m;

³Corresponding Author. E-mail: jjzunigav@yahoo.com

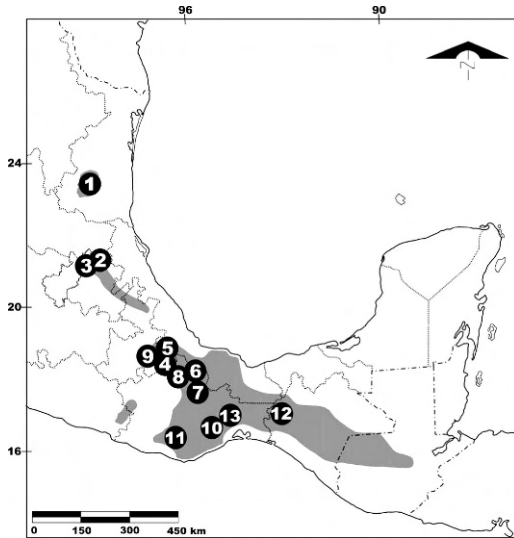


FIG. 1. Type localities of the populations of xenosaurid lizards that we examined here. Shaded area represents the distribution of the genus. Numbers represent recognized species and subspecies and populations of uncertain status as indicated in Table 1.

King and Thompson, 1968; Smith and Iverson, 1993) and are inhabitants of a wide variety of habitats, ranging from xerophytic tropical scrub to cloud forest to tropical rain forest (King and Thompson, 1968; Ballinger et al., 2000c). They can be found in a variety of microhabitats, including crevices and holes in limestone, under volcanic boulders, crevices in volcanic rocks, karst limestone, limestone terrain, and hollow logs in dry areas where trees are sparse (King and Thompson, 1968). However, they can all be regarded as strict crevice-dwellers (i.e., they spend most of their time completely inside their crevices). As a presumable consequence of this microhabitat, their morphology is considerably flattened (Ballinger et al., 2000c; Lemos-Espinal and Smith, 2005). This suggests the possibility of morphological restrictions on the evolution of key reproductive traits such as litter size, size at birth, and relative clutch mass (Vitt and Goldberg, 1983; Ballinger et al., 2000a; Du et al., 2005a). Therefore, little interpopulational variation in their reproductive characteristics might be expected. However, previous work on the reproductive biology of some species has resulted in reports of considerable interspecific variation within the genus (Ballinger et al., 2000a; Lemos-Espinal and Rojas-González, 2000; Lemos-Espinal et al., 2003a).

Our main objective is to document variation in four reproductive traits (minimum size at maturity, litter size, size at birth, and relative

clutch mass) in the lizard genus *Xenosaurus*, considering as many of its populations as possible. Undoubtedly, knowing whether variation among these populations is intraspecific or interspecific would be most important. However, given the uncertainty regarding the taxonomic status of the subspecies of *X. grandis* and the recently discovered populations, distinguishing between intra- and interspecific variation is not feasible. Therefore, throughout this paper we treat all variation simply as interpopulational variation. We also analyze the covariation patterns among these traits and explore the possibility of allometric effects. We show that, in spite of the common flattened morphology of these lizards, considerable interpopulational variation in their reproductive traits exists.

MATERIALS AND METHODS

Study System.—We gathered information on seven described taxa: *X. g. agrenon*, *X. g. grandis*, *X. g. rackhami*, *X. newmanorum*, *X. phalaroantheron*, *X. platyceps*, and *X. rectocollaris*. In addition, we obtained information for six populations of uncertain status: Tilaco (Querétaro), Zoquitlán (Puebla), and Puente de Fierro, Concepción Pápalo, San Lucas Camotlán, and Sierra de Juárez (Oaxaca). The geographic distribution of these localities is represented in Figure 1, and their locality data are given in Table 1.

Measuring Reproductive Traits.—We obtained information concerning four reproductive traits: minimum size at maturity, litter size, size at birth, and relative clutch mass (RCM). In addition, we obtained data on the average snout-vent length (SVL) of reproductive females (i.e., mean adult size). Data were obtained from three sources: (1) previous published (*X. newmanorum* and *X. g. grandis*) and unpublished (*X. platyceps*) literature (Ballinger et al., 2000a; Lemos-Espinal et al., 2003b; R. I. Rojas-González, unpubl. data); (2) examination and dissection of 117 preserved females from museum collections (Appendix 1); and (3) field research. During March, April, and May of 2003, 2004, and 2005, we collected pregnant females from all of the localities (Table 1). Whether females were reproductive was determined by palpation. Xenosaurid lizards have a relatively long gestation period (9–10 months; Ballinger et al., 2000a). In order to avoid a significant effect of the conditions under which they were maintained in captivity upon the number and size of the young produced, we collected pregnant females only one or two months before birth. Collected females were kept individually in the laboratory under similar conditions: temperature between 25°C and 30°C, six crickets per

TABLE 1. Mean values of average size of reproductive females (SVL), minimum size at maturity (minimum value in the range column within the SVL section), litter size, size at birth, and relative clutch mass (RCM) for the 13 studied populations of xenosaurid lizards. Size of adult females and size at birth are shown in mm SVL. Minimum and maximum values for each trait and type locality followed by the corresponding Mexican state are also shown. Standard errors and sample size are shown within parentheses. * = data obtained from Ballinger et al. (2000a) and ** = data obtained from R. I. Rojas-González (unpubl. data).

Species	SVL		Litter Size		Size at Birth		RCM		Altitude (m)	Locality	Type Environment
	\bar{x} (SE; N)	range	\bar{x} (SE; N)	range	\bar{x} (SE; N)	range	\bar{x} (SE; N)	range			
1. <i>X. platyceps</i> **	111.7 (0.73; 51)	100–121	2.5 (0.10; 51)	1–4	51.1 (0.23; 126)	42–58	0.23 (0.011; 51)	0.10–0.49	1200	El Madroño, Tamaulipas	Oak forest
2. <i>X. newmanorum</i> *	117.6 (1.10; 30)	107–126	2.6 (0.16; 24)	2–4	50.0 (0.13; 15)	49–51	0.25 (0.014; 6)	0.23–0.28	780	Xilitla, San Luis Potosí	Perennial tropical forest
3. <i>X. sp.</i> (Tilaco)	106.9 (0.50; 65)	92–115	2.1 (0.09; 65)	1–4	51.6 (0.35; 134)	48–55	0.27 (0.015; 26)	0.08–0.38	1184	Tilaco, Querétaro	Oak forest
4. <i>X. sp.</i> (Zoquitlán)	112.3 (1.31; 6)	109–118	4.3 (0.33; 6)	4–6	47.9 (0.13; 8)	46–48	0.24 (0.012; 2)	0.23–0.26	2000	Zoquitlán, Puebla	Cloud forest
5. <i>X. grandis grandis</i> *	113.0 (0.90; 118)	100–132	5.1 (0.11; 108)	2–8	49.0 (1.72; 221)	43–51	0.35 (0.009; 45)	0.28–0.47	1100	Cuatlapán, Veracruz	Tropical rain forest
6. <i>X. sp.</i> (Puente de Hierro)	114.9 (1.35; 11)	108–121	4.6 (0.45; 11)	3–8	45.7 (0.10; 17)	45–46	0.28 (0.025; 4)	0.23–0.33	1108	Puente de Hierro, Oaxaca	Tropical rain forest
7. <i>X. sp.</i> (Sierra de Juárez)	110.2 (1.32; 5)	107–115	5.7 (0.33; 6)	5–7	40.6 (0.29; 27)	39–42	0.20 (0.139; 2)	0.19–0.21	1750	Sierra de Juárez, Oaxaca	Cloud forest
8. <i>X. sp.</i> (Concepción Pápalo)	108.6 (1.06; 17)	100–117	2.4 (0.18; 18)	1–4	47.9 (0.45; 44)	44–51	0.25 (0.019; 17)	0.10–0.38	2097	Concepción Pápalo, Oaxaca	Oak-pine forest
9. <i>X. rectocollaris</i>	102.9 (0.90; 30)	93–111	2.6 (0.10; 30)	1–3	47.2 (0.35; 56)	43–49	0.27 (0.015; 22)	0.16–0.40	2200	Zapotitlán de las Salinas, Puebla	Xeric tropical scrub
10. <i>X. phalaroantherson</i>	119.2 (1.19; 13)	109–125	2.3 (0.24; 13)	1–4	51.1 (0.53; 29)	49–55	0.16 (0.014; 7)	0.09–0.22	2130	San Juan Acaltepec, Oaxaca	Oak-pine forest
11. <i>X. grandis agrenon</i>	107.0 (1.19; 24)	98–120	2.7 (0.14; 24)	1–4	47.0 (0.42; 64)	42–50	0.24 (0.012; 19)	0.14–0.34	724	San Gabriel, Oaxaca	Tropical deciduous forest
12. <i>X. grandis rackhami</i>	110.9 (1.01; 27)	99–120	4.5 (0.30; 30)	2–7	44.5 (0.44; 80)	40–50	0.23 (0.018; 10)	0.15–0.31	838	Ocozacoautla, Chiapas	Tropical deciduous forest
13. <i>X. sp.</i> (San Lucas Camotlán)	113.0 (2.08; 3)	110–117	5.0 (0.58; 3)	4–6	41.4 (0.29; 15)	41–42	0.35 (0.019; 3)	0.34–0.37	1800	San Lucas Camotlán, Oaxaca	Cloud forest

week, and water ad libitum until parturition. According to previous work on the ecology of xenosaurid species (Lemos-Espinal et al., 2003a, 2004; Lemos-Espinal and Smith, 2005), these conditions roughly resemble those experienced under natural conditions. We did not detect significant interannual variation in the reproductive traits in any case. Once the life-history data were obtained, females and their offspring were released in their collecting localities.

Mean size of adult females was calculated as the average SVL of reproductive females, both preserved and live. Minimum size at maturity was recorded as the smallest size of a pregnant female or of a preserved female with embryos in the oviduct. Litter size was measured from parturitions in the laboratory and from counts of embryos of preserved females. Size at birth was calculated from the births registered in the laboratory. Relative clutch mass (RCM) was measured according to Cuellar (1984) by dividing the total mass of a litter by the total mass of the female minus litter mass. We estimated the length of the birth season as the time elapsed between the first and the last parturition event registered per population. We excluded sites and/or traits with $N < 10$ from our statistical analyses (Table 1).

Statistical Analyses.—To compare the degree of variability among the studied traits, we calculated coefficients of variation (CV) for each trait. To test for significant associations between traits, we calculated Pearson correlation coefficients between pairs of variables. A significant correlation of any of the reproductive variables with the mean reproductive SVL was considered as indicative of an allometric effect upon such trait. Because previous studies on the reproductive biology of lizard species have shown that altitude can have a significant influence on the reproductive characteristics of lizards (Grant and Dunham, 1990; Adolph and Porter, 1993, 1996; Niewiarowski, 1994), we calculated correlations between population traits and the altitudes of the collection localities.

In order to explore relationships among reproductive traits, we conducted a series of cluster analyses that differ in the clustering technique (divisive or agglomerative, both hierarchical) and in the distance measure used (Euclidean or Manhattan; Johnson, 1998). We decided to use distinct clustering methods in order to preclude the chance of different grouping patterns resulting from different methodologies to gather the observations (i.e., the studied populations). In this way, if distinct clustering methods yield similar groups it is reliable to consider those groups as “natural” and homogenous (McGarigal et al., 2000). We

used mean population female size, minimum SVL at maturity, litter size, and size at birth as input variables. For size at maturity, we used the residuals from the regression between mean SVL of reproductive females and size at maturity, given that we found a significant association between these two traits (see Results below). RCM was excluded from our cluster analyses resulting from small sample sizes for five populations on this variable.

Once the groups were identified, we tested for a significant difference in their multivariate means using a Hotelling's T^2 -test. In addition, we conducted Student t -tests to identify the significance and strength of the difference in each reproductive variable between the formed groups. For both the paired correlations and the cluster analyses, all the studied traits were \log_{10} -transformed in order to meet the assumptions of normality and homogeneity of variances.

RESULTS

Litter size was the most variable trait as indicated by its CV (36.6), followed by RCM (CV = 20.7), size at birth (CV = 7.4), size at maturity (CV = 6.1), and mean SVL of reproductive females (CV = 4.0). Size at maturity was the only trait significantly correlated at the interpopulational level with the mean SVL of adult females ($r = 0.92$, $P < 0.001$, $N = 10$; Table 2). There was also a significant negative correlation between litter size and size at birth ($r = -0.64$, $P = 0.04$, $N = 10$). No other paired correlation between traits or between traits and altitude was significant. The time of the year when births occurred varied widely among populations from early May to late September and from five weeks to four months (Fig. 2). Populations in Figure 2 were arranged by altitude in an attempt to find a relationship between elevation and length of the birth season; however, no relationship was apparent.

The clustering methods that we used resulted in similar groups. We report only the clustering tree obtained by using an agglomerative technique with Euclidean distance (Fig. 3). The first of the two natural groups formed is composed of populations with relatively large litters (average = 4.8 ± 0.17 SE) and small offspring (average = 46.4 ± 1.33 SE; *X. grandis*, Puente de Fierro, and *X. g. rackhami*). The second one comprises populations with comparatively small litters (average = 2.5 ± 0.08 SE) and large offspring (average = 49.4 ± 0.76 SE; Tilaco, *X. g. agrenon*, *X. rectocollaris*, Concepción Pápalo, *X. phalaroanthereon*, *X. newmanorum*, and *X. platyceps*; Fig. 3). A Hotelling's T^2 -test revealed a significant multivariate difference between

TABLE 2. Correlation coefficients and associated *P*-values (within parentheses) among the studied reproductive traits of xenosaurid lizards. Correlations between altitude and traits are also shown. Significant correlations are indicated by*.

	Min SVL	Litter size	Neonate size	RCM	Altitude
SVL	0.92 * (<0.001)	0.23 (0.53)	0.25 (0.48)	-0.54 (0.17)	-0.16 (0.66)
Min SVL		0.25 (0.49)	0.02 (0.96)	-0.65 (0.08)	0.07 (0.84)
Litter size			-0.64 * (0.04)	0.42 (0.30)	-0.37 (0.29)
Neonate size				-0.15 (0.73)	0.23 (0.53)
RCM					-0.23 (0.59)

the two natural groups formed ($F_{4,5} = 30.5, P = 0.001$). Litter size also showed a significant difference between the two groups ($t_8 = -11.7, P < 0.001$), whereas size at birth showed a marginally significant difference between groups ($t_8 = 2.1, P = 0.065$). Mean size of reproductive females and size at maturity (residuals from the regression with female SVL) did not differ between the two natural groups (female size: $t_8 = -0.68, P = 0.51$; size at maturity: $t_8 = 0.03, P = 0.98$).

DISCUSSION

All xenosaurid species share the same life-style (strict crevice-dwellers), which presumably has promoted a common flattened morphology (King and Thompson, 1968; Ballinger et al., 2000c). Thus, the obvious expectation was to observe little interpopulational variation in the reproductive characteristics. However, like Ballinger et al. (2000a), we found relatively wide variation among populations in some of the examined traits. That is, within certain bound-

aries that the volume available for reproduction might impose in these flattened lizards (Vitt and Price, 1982; Niewiarowski and Dunham, 1994; Du et al., 2005a), litter size, size at birth, and RCM exhibited interesting and marked interpopulational differences.

These differences seem to exclude the possibility of a morphology-driven canalization process in species of *Xenosaurus* such as that suggested for another crevice-dwelling lizard (*Platynotus semitaeniatus*; Vitt, 1981; Vitt and Goldberg, 1983). Nevertheless, *Xenosaurus* litter sizes, although variable within the genus, are relatively small compared to those observed in other lizard species. For instance, mean litter sizes in *Xenosaurus* range between 2.1 and 5.7 newborns, whereas clutches of iguanian species can reach values above 40 (Dunham et al., 1988; Clobert et al., 1998). Thus, it seems clear that these differences might be partially explained by phylogenetic effects.

The pattern we found is different from the common one in which female size shows a positive correlation with litter size or RCM

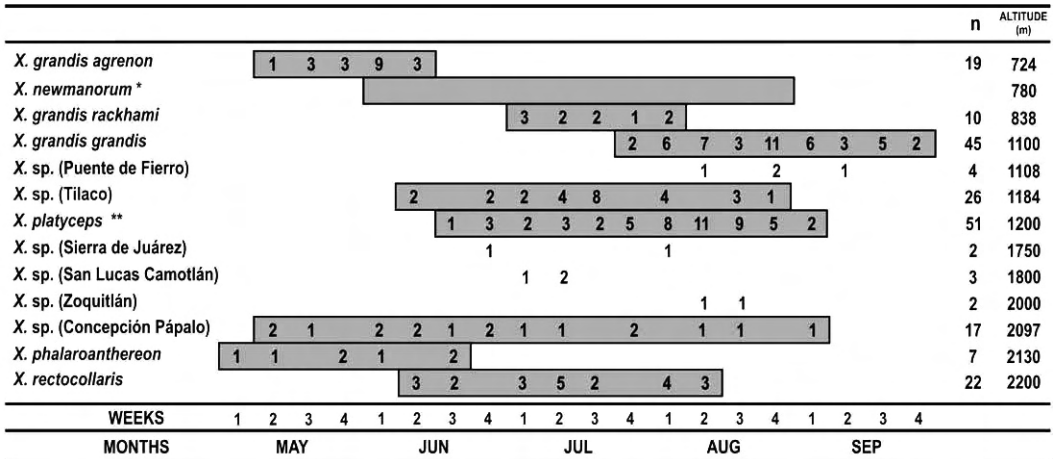


FIG. 2. Estimates of the birth seasons (gray areas) of the studied populations according to observed births in the laboratory. Months are divided by weeks, and numbers depict the number of females that gave birth during the corresponding week. Taxa without estimates for the birth season are those with very few parturition events registered (low sample sizes). Populations are arranged from low to high altitude sites. * = data obtained from Ballinger et al. (2000a) and ** = data obtained from R. I. Rojas-González (unpubl. data).

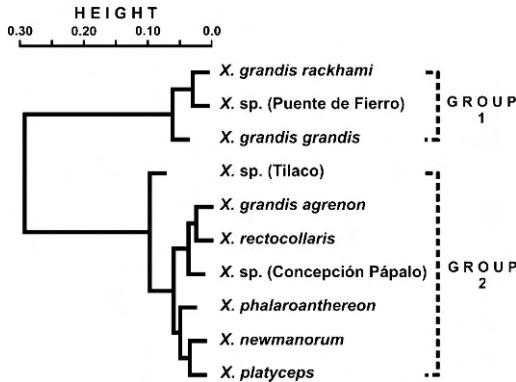


FIG. 3. Clustering tree that resulted from a hierarchical agglomerative-Euclidean distance Cluster Analysis conducted upon 10 populations of xenosaurid lizards and four traits (see text for analyses details). Height is a measure of the distance between clusters merged at successive stages. The first group corresponds to populations with large litters of small young, whereas the second group corresponds to populations with small litters of large young.

(Radder and Shanbhag, 2003; Herrmann and Herrmann, 2005). Herein, the only studied trait that showed an allometric effect was size at maturity (larger species mature at larger sizes), another common pattern not only in lizards but also in a wide variety of organisms (Charnov, 1993; Clobert et al., 1998).

Litter size and RCM were the most variable traits among the five that were analyzed (including mean SVL), which suggests that these traits might be more responsive to the selective pressures that operate in the different environments inhabited by these lizards. Similarly, time of the year and length of the birth season appeared to be widely variable. Several environmental factors promote plastic responses in size at maturity, litter size, neonate size, RCM, and timing of reproduction of lizards, such as rainfall, temperature, food availability, and differences in the demographic environment (Schwarzkopf, 1992; Tinkle et al., 1993; Angilletta et al., 2004; Du et al., 2005b). In addition, differences in these traits might also represent genetic differences among populations caused by local adaptations. The interpopulational differences that we report here might be explained by the different types of habitats that the populations inhabit. Some sites are located at relatively low elevations in tropical environments (e.g., the examined population of *X. g. agrenon* lives in a tropical deciduous forest at an elevation of 724 m), whereas others are located at relatively high elevations in temperate (e.g., *X. phalaroanthereon* lives in a oak-pine forest at

2,160 m) or xeric tropical scrub environments (e.g., *X. rectocollaris* lives in such an environment at 2,100 m). Undoubtedly, these different habitats must differ markedly in their environmental factors, which in turn might have promoted a considerable proportion of the observed differences in the reproductive characteristics, either through local adaptations or through plastic responses.

For instance, variations in altitude, through concomitant differences in the thermal environment, have been considered as a common factor that explains patterns of variation in reproductive traits of lizards (Niewiarowski, 1994, 2001). High altitude populations, where lizards experience higher environmental constraints in comparison with low altitude populations, are expected to exhibit delayed maturity and fewer but larger offspring (Grant and Dunham, 1990; Adolph and Porter, 1993, 1996). Nevertheless, we could not find any significant association between altitude and the studied traits. We strongly suggest further exploration of other possible ecological correlates of reproductive variation in xenosaurid lizards.

Our results support the existence of a life-history trade-off between number and size of offspring in *Xenosaurus*. The significant negative correlation between these two traits, suggests that these lizards, regardless of their source population, have a certain, and presumably similar, amount of resources and energy available for reproduction that must partition into either few large or many small young (Sinervo and Licht, 1991; Doughty and Shine, 1997; Jordan and Snell, 2002). This trade-off is a common phenomenon that constrains the evolution of the traits involved and that has been documented in a wide variety of taxa (Stearns, 1992; Schwarzkopf, 1994; Sinervo and Svensson, 1998; Sinervo et al., 2000).

Based on the cluster analyses, two main or natural groups of populations were clearly distinguished: populations with relatively large litters of small offspring and populations with small litters of large offspring. These two groups represent distinct "life-history strategies" that might have evolved as responses to the distinct local selective regimes. However, previous studies have documented important phylogenetic effects that explain a large proportion of the variation in life-history traits of lizard species (Dunham and Miles, 1985; Miles and Dunham, 1992). Thus, it would be important to know to what degree the patterns of variation and covariation of the studied traits are determined by local adaptations or by the shared evolutionary history of xenosaurid species.

Acknowledgments.—We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) and the Dirección General de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), for Ph.D. fellowship financial support to JGZ-A. Fieldwork was supported by grants from CONACYT (47590-Q) and DGAPA-UNAM (PAPIIT IN-210707) to AN-MO. R. I. Rojas-González kindly provided theoretical and methodological advice as well as access to his database on *Xenosaurus platyceps*. J. A. Lemos-Espinal, L. Canseco-Márquez, U. O. García-Vázquez, and I. Durán-Fuentes helped with field assistance, locality information, and access to their preserved specimens. Field permits 04555 and 04839 were provided by Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), México. G. Perry and two anonymous reviewers provided helpful comments that considerably improved the manuscript.

LITERATURE CITED

- ADOLPH, S. C., AND W. P. PORTER. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 42:273–295.
- . 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267–278.
- ANGILLETTA, M. J., JR., P. H. NIEWIAROWSKI, A. E. DUNHAM, A. D. LEACHÉ, AND W. P. PORTER. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life history perspective with sceloporine lizards. *American Naturalist* 164:E168–E183.
- BALLINGER, R. E., J. A. LEMOS-ESPINAL, AND G. R. SMITH. 2000a. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179–183.
- . 2000b. *Xenosaurus grandis*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 713:1–4.
- . 2000c. *Xenosaurus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 712:1–3.
- CHAPPLE, D. G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs* 17:145–180.
- CHARNOV, E. L. 1993. *Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, New York.
- 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.
- CUELLAR, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* 111:242–258.
- DOUGHTY, P., AND R. SHINE. 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in "capital" breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia* 110:508–513.
- DU, W.-G., X. JI, AND R. SHINE. 2005a. Does body volume constrain reproductive output in lizards? *Biology Letters* 1:98–100.
- DU, W.-G., X. JI, Y.-P. ZHANG, X.-F. XU, AND R. SHINE. 2005b. Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85:443–453.
- DUNHAM, A. E., AND D. B. MILES. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist* 126:231–257.
- DUNHAM, A. E., D. B. MILES, AND D. N. REZNICK. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In C. Gans and R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Ecology B, pp. 441–552. Academic Press, New York.
- GRANT, B. W., AND A. E. DUNHAM. 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:1765–1776.
- HERRMANN, P. A., AND H.-W. HERRMANN. 2005. Egg and clutch characteristics of the montane chameleon, *Chamaeleo montium*, in Southwestern Cameroon. *Journal of Herpetology* 39:154–157.
- JOHNSON, D. E. 1998. *Métodos Multivariados Aplicados al Análisis de Datos*. International Thompson Editores, Distrito Federal, México.
- JORDAN, M. A., AND H. L. SNELL. 2002. Life history trade offs, and phenotypic plasticity in the reproduction of Galapagos lava lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia* 130:44–52.
- KING, W., AND F. G. THOMPSON. 1968. A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 12:93–123.
- LEMONS-ESPINAL, J. A., AND R. I. ROJAS-GONZÁLEZ. 2000. Observations on neonate size and litter sex ratio of the crevice-dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetological Review* 31:153.
- LEMONS-ESPINAL, J. A., AND G. R. SMITH. 2005. Natural history of *Xenosaurus phalaroantheron* (Squamata, Xenosauridae), a knob-scaled lizard from Oaxaca, Mexico. *Phyllomedusa* 4:133–137.
- LEMONS-ESPINAL, J. A., G. R. SMITH, AND R. E. BALLINGER. 2003a. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, México. *Journal of Herpetology* 37:192–196.
- . 2003b. Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in Mexico. *Biotropica* 35:240–249.
- . 2004. Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* 25:204–210.
- MCGARIGAL, K., S. CUSHMAN, AND S. STAFFORD. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York.
- MILES, D. B., AND A. E. DUNHAM. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139:848–869.
- NIETO-MONTES DE OCA, A., J. A. CAMPBELL, AND O. FLORES-VILLELA. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Herpetologica* 57:32–47.

- NIEWIAROWSKI, P. H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. *In* L. J. Vitt and E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 31–49. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- . 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *American Naturalist* 157:421–433.
- NIEWIAROWSKI, P. H., AND A. E. DUNHAM. 1994. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution* 48:137–145.
- PÉREZ-RAMOS, E., L. SALDAÑA-DE LA RIVA, AND J. A. CAMPBELL. 2000. A new allopatric species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, México. *Herpetologica* 56:500–506.
- PIANKA, E. R., AND L. J. VITT. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- POUGH, F. H., R. M. ANDREWS, J. E. CADLE, M. L. CRUMP, A. H. SAVITZKY, AND K. D. WELLS. 2004. *Herpetology*. 3rd ed. Pearson Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- RADDER, R. S., AND B. A. SHANBHAG. 2003. Interrelationships among reproductive traits of female lizard, *Sitana ponticeriana* (Cuvier). *Current Science* 85:89–91.
- SCHWARZKOPF, L. 1992. Annual variation of litter size and offspring size in a viviparous skink. *Herpetologica* 48:390–395.
- . 1994. Measuring trade-offs: a review of studies of costs of reproduction in lizards. *In* L. J. Vitt and E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 7–29. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- SHINE, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23–46.
- SINERVO, B., AND P. LICHT. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, egg number and total clutch mass in lizards. *Science* 252:1300–1302.
- SINERVO, B., AND E. SVENSSON. 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos* 83:432–442.
- SINERVO, B., E. SVENSSON, AND T. COMENDANT. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406:985–988.
- SMITH, H. M., AND J. B. IVERSON. 1993. A new species of knob-scaled lizard (Reptilia: Xenosauridae) from México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 29:51–66.
- STEARNS, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- TINKLE, D. W., A. E. DUNHAM, AND J. D. CONGDON. 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology* 74:2413–2429.
- VITT, L. J. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist* 117:506–514.
- VITT, L. J., AND S. R. GOLDBERG. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia* 1983:131–141.
- VITT, L. J., AND H. J. PRICE. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237–255.
- ZÚÑIGA-VEGA, J. J., R. I. ROJAS-GONZÁLEZ, J. A. LEMOS-ESPINAL, AND M. E. PÉREZ-TREJO. 2005. Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology* 39:433–443.

Accepted: 4 June 2007.

APPENDIX 1

Specimens Examined

Abbreviations are as follows: JLE, GWP = Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES Iztacala, UNAM; MZFC, ANMO, AMA, UOGV, WSB, EPR, PH = Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” Facultad de Ciencias UNAM; UTACV, JAC = Collection of Vertebrate University of Texas Arlington; EB-UAP, LCM = Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; ENEPI = Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala.

Xenosaurus newmanorum: MZFC 8455, 10135.

Xenosaurus sp. (Tilaco): JLE 8985, 8987, 8988, 8995, 10118, 10120, 10124, 10125, MZFC 9442, UOGV 598, WSB 795.

Xenosaurus sp. (Zoquitlán): EB-UAP 739, JAC 22803, LCM 1073–75.

Xenosaurus grandis grandis: MZFC 5927, 6890–97, 9043, 11722, 11730, 11733, UTACV R-25973.

Xenosaurus sp. (Puente de Fierro): ANMO 972–73, 975, JLE 10669, 10689–90, 11405, 11409, 11417, MZFC 9522–34, 9576.

Xenosaurus sp. (Sierra de Juárez): EPR 615, JAC 10284, MZFC 4510–11, 9547–51, UTACV 8436, 10284.

Xenosaurus rectocollaris: ANMO 970, GWP 321, 360, MZFC 5923, 9512.

Xenosaurus phalaroanthereon: ANMO 703, 971, JLE 10705, 10710, 10717, 10719, LCM 974, MZFC 7092–93, 12223, 12225, 12229, PH 15611.

Xenosaurus grandis agrenon: JLE 6573, 6577, 6579, MZCF 9541, 9545, 9568–69.

Xenosaurus grandis rackhami: AMA 833, ENEPI 4249–51, JAC 3658, LCM 1049–50, MZFC 4510, 6887–88, 9538, 9540, 9554–56, 15541–42, 60094, 60104, 60117, UTACV R-25973, R-31031, UOGV 599, 999.

Xenosaurus sp. (San Lucas Camotlán): UOGV 442, 584.

1 **EVOLUTION OF REPRODUCTIVE LIFE–HISTORY TRAITS OF THE**
2 **CREVICE–DWELLING LIZARD GENUS *XENOSAURUS*: A PHYLOGENETIC**
3 **APPROACH TO ANALYZE THE LIFE HISTORY.**

4
5 J. Gastón Zamora–Abrego^{1,4}, J. Jaime Zúñiga–Vega², Adrián Nieto–Montes de Oca¹, and Emília
6 P. Martins³

7
8 ¹*Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México,*
9 *Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México.*

10
11 ²*Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad*
12 *Universitaria, Distrito Federal 04510, México.*

13
14 ³*Department of Biology, Jordan Hall, Indiana University, Bloomington, Indiana, 47405, USA.*

15
16 ⁴Corresponding author: joangastn@yahoo.com.mx

17
18 **Keywords:**

19 Life–history evolution, phylogenetic comparative method, litter size, offspring body size, *trade–*
20 *offs.*

ABSTRACT

24

25

26 Reproductive traits such as size at maturity, female mature body size, litter size, offspring body
27 size and relative clutch mass, are the basic components of life history, and affected by both
28 proximate (*i.e.*, environmental) and ultimate (*i.e.*, phylogenetic) factors. We analyzed patterns of
29 variation and co–variation of the reproductive life–history traits within a monophyletic group of
30 lizards, *Xenosaurus*, using the phylogenetic comparative method (PCM).

31

32 We explored how proximate (altitude, precipitation, temperature or habitat) factors explain
33 variation in reproductive life–history traits, and explored possible *trade–offs* between
34 reproductive traits. We also estimated the relative importance of phylogenetic effects on the
35 evolution of reproductive traits.

36

37 Our results suggest the presence of ecological and evolutionary correlations between
38 reproductive traits including both a positive correlation between the size at maturity and female
39 body size and a negative *trade–off* between litter size and offspring body size. Litter size and
40 offspring body size also exhibit strong phylogenetic effects, suggesting that these may be under
41 strong stabilizing selection.

42

43

44

BACKGROUND

45

46

47 The life-history traits of any organism may be viewed as a suite of adaptations that produce the
48 best life-history strategies for survival in a particular environment (Dunham *et al.* 1988, Stearns
49 1992, Roff 2002, Morrison and Hero 2003). Reproductive traits such as size at maturity, female
50 mature body size, litter size, offspring body size and relative clutch mass, are basic components
51 of any life history, and are not immutable. They are directly and strongly affected by
52 environment factors or proximate factors, trade-offs, and ultimate factors or lineage effect
53 (Dunham *et al.* 1989, Miles and Dunham 1992, Clobert *et al.* 1998).

54

55 It has been hypothesised that macro-environmental factors that vary with altitude and habitat,
56 and the seasonal variation in proximate factors such as precipitation, temperature, food, and
57 predator pressure cause variation in reproductive life-history traits (Dunham *et al.* 1989, Bashey
58 and Dunham 1997, Travis *et al.* 1999, Angilletta *et al.* 2000). Among lizards it has been observed
59 that attainment of sexual maturity, adult body size, clutch or litter size, relative size of young,
60 reproductive effort and frequent reproduction; vary with differences in habitats (Niewiarowski
61 1994, James and Shine 1998). This variation is usually attributed to food and temperature
62 effects which differ between tropical and temperate habitats. Thus, we might expect to see
63 different reproductive strategies in temperate-climate taxa (delayed maturation, infrequent
64 reproduction) and tropical-climate taxa (early maturation, frequent reproduction), and to see
65 organisms living in the same environments that differ in their modes and cost of reproduction, as
66 well as in their ages at maturity, numbers and sizes of offspring that they produce, and when
67 and how often they produce them (Fitch 1982, Dunham *et al.* 1988, Shine 2005).

68

69 *Trade-offs* between traits is a fundamental component of life-history theory (Stearns 1989, 1992,
70 Shea *et al.* 1994), and is basic in predicting the optimal life history in a variety of environments
71 (Tieleman *et al.* 2004). They represent the costs paid in the currency of fitness when a beneficial
72 change in one trait is linked to a detrimental change in another (Stearns 1989, Jordan and Snell
73 2001). The most prominent life-history trade-off involves the cost of reproduction, for
74 example: actual reproduction versus survivorship, growth, future reproduction and litter size
75 versus offspring size. It has two major components, costs paid in survival and costs paid in
76 future reproduction (Van Noordwijk and De Jong 1986, Roff *et al.* 2002).

77 In lizards, some authors have reported that the difference observed in some reproductive life
78 history traits could be the result of both morphological and developmental constraints
79 determinates by the phylogenetic relationship, more than the result of the selection pressure
80 acting in their environments (Stearns 1983, 1984, Bauwens and Díaz-Uriarte 1997).
81 Consequently, the adaptationism interpretation of life histories by itself is incomplete, because
82 some traits of life-history are fixed at higher taxonomic levels and do not vary among
83 populations (Brooks and MacLennan 1991, Stearns 1992). Examining patterns of trait
84 evolution is difficult to do empirically because studies of present day taxa and their traits (for
85 demography and quantitative genetics) does not tell us about the form and extent to which the
86 effects of the evolutionary history of the group, also known as specific effects of lineage shape
87 the species' life histories, at what level taxonomic appear and between groups which differ.
88 Thus, a variety of factors act to limit or direct the particular reproductive life-history traits that
89 organisms can achieve, prominent among which are the contingencies of design that attend
90 ancestry (Bernardo 1994). Also, although particular traits may have adaptive value, a historical
91 perspective can reveal whether they actually resulted from natural selection (Harvey and Pagel
92 1991, Martins and Garland 1991). A phylogenetic framework allows us to ask what proportion
93 of observed variation is due to the effects of common descent and what proportion perhaps
94 represents novel adaptation (Miles and Dunham 1992, 1993).

95
96 Comparative studies of life-history traits variation have commonly used families or orders as the
97 taxonomic units (Bauwens and Díaz–Uriarte 1997, Pianka 2001, Fisher *et al.* 2001). The
98 comparison between these higher taxa is usually difficult to interpret as, for example, several
99 life-history traits differences between the families may obscure the observed relationships
100 (Dunham and Miles 1985, Dunham *et al.* 1988). Therefore, lower taxonomic units have been
101 considered in an attempt to reveal microevolutionary patterns in specific life-history traits
102 (Carothers 1984, Stearns 1992, Bauwens and Díaz–Uriarte 1997), as well as the ultimate factor
103 such as the evolutionary history, that also could determinate the evolutionary change in the life-
104 history strategies (Miles and Dunham 1992, Clobert *et al.* 1998). This is the approach that we
105 give to this study.

106
107 The xenosaurid lizards are an ideal group to study the life-history traits variation. Theses
108 species are a monophyletic group of viviparous lizards, which contains close to 20 species

109 distributed across approximately 50 different localities (although only 10 are recognized species
110 and subspecies, Canseco–Marquez 2005, Zamora–Abrego 2009, Nieto–Montes de Oca *et al.* in
111 press). Their populations are allopatric and they are typically associated with specific mountain
112 ranges of Mexico and Guatemala, and typically have small geographic distributions (Pérez–
113 Ramos *et al.* 2001, Ballinger *et al.* 2000b) from southwestern Tamaulipas, Mexico, south and east
114 to central Guatemala (King and Thompson 1968, Ballinger *et al.* 2000b, Nieto–Montes de Oca *et*
115 *al.* 2001, Pérez–Ramos *et al.* 2001). Exhibit a wide variety of habits, at different altitudes and
116 latitudes (from 300–2360 m elevation, King and Thompson 1968, Smith and Iverson 1993),
117 ranging from xerophytic tropical scrub to cloud forest to tropical rain forest (King and
118 Thompson 1968, Ballinger *et al.* 2000b).

119

120 This leads us to suppose, that xenosaurid lizards have a wide inter–specific variation in life–
121 history traits, associated to differences in environmental conditions among the sites they inhabit.
122 Previous work on the reproductive biology of some species of *Xenosaurus* support this idea,
123 because has resulted in reports of considerable inter and intra-specific variation within the genus
124 (Ballinger *et al.* 2000a, Zamora–Abrego *et al.* 2007, Rojas–González *et al.* 2008a). By the other
125 hand, xenosaurid lizards share several natural history traits. They all are thermal conformer
126 (Lemos–Espinal *et al.* 2003a, 2004, Lemos–Espinal and Smith 2005), exhibit prey chemical
127 discrimination and sit-and-wait foraging mode (Cooper *et al.* 1998), whit opportunistic habits
128 food (Lemos–Espinal *et al.* 2003b), and the more important traits all of them are strict habitant
129 crevice dwelling (Lemos–Espinal *et al.* 2004, Lemos–Espinal and Smith 2005); hence, their
130 morphology is considerably flattened (Ballinger *et al.* 2000a, Lemos–Espinal and Smith 2005).
131 This suggests the possibility of morphological restrictions on the evolution of key reproductive
132 traits such as litter size, size at birth, and relative litter mass (Vitt and Goldberg 1983, Ballinger *et*
133 *al.* 2000a, Du *et al.* 2005). Therefore, little inter–populational variation in their reproductive
134 characteristics might be expected. A lack of a phylogenetic framework here makes it a just as
135 easy to say that reproductive life-history traits in xenosaurid lizards are an adaptation a particular
136 selective regimen or any another feature of xenosaurid lizards ecology.

137

138 In this way, identifying exactly which evolutionary process are responsible for the diversity of
139 life-history traits observed across xenosaurid lizards is complicated. Besides of preliminary
140 analyses presented (Ballinger *et al.* 2000a, Zamora–Abrego *et al.* 2007, Rojas–González *et al.*

141 2008a), major questions about reproductive life-history variation in this group have not
142 previously been investigated. In fact, xenosaurid lizards have been underrepresented or ignored
143 in most life-history studies (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zúñiga–Vega *et al.* 2005, 2006). Only
144 four species of them has been widely studied, included a new specie no described (Zamora–
145 Abrego *et al.* 2007, Nieto–Montes de Oca *unpublished data*): *X. platyceps* (Ballinger *et al.* 2000a,
146 Rojas–González *et al.* 2008a, 2008b), *X. newmanorum* (Ballinger *et al.* 2000a, Lemos–Espinal *et al.*
147 2003b), *X. grandis* (Ballinger *et al.* 2000a, Zúñiga–Vega *et al.* 2005, 2007), *X. sp* (Lemos–Espinal
148 *et al.* 2004, Zamora–Abrego *et al.* in press). The evolution of such reproductive traits can be
149 understood on the basis of reliable and robust phylogenies. Using a comparative phylogenetic
150 approach it is possible to investigate whether evolutionary shifts in theses traits have been
151 frequent or conserved and whether this co-variation have been associated whit differences in
152 environmental factors or habitat type.

153

154 We have, therefore, included a molecular study investigating the evolution of life–history traits
155 within this genus, and test its validity in explaining patterns of reproductive life–history
156 evolution within this lizard family. A comparative phylogenetic approach was used to examine
157 the evolution of the reproductive life–history traits in xenosaurid lizards. The underlying
158 hypothesis of this approach was that phylogenetic inertia has been minimal, with reproductive
159 strategies responding swiftly to ecological factors. The main aim of the present research is to
160 analyze, from a comparative and phylogenetic perspective, the evolution of the reproductive
161 life–history traits in xenosaurid lizards. The particular objectives that we pursued are: 1) to
162 explore how proximate (altitude, precipitation, temperature or habitat) factors explain variation
163 in reproductive life-history traits, 2) to explore possible *trade-offs* between reproductive life–
164 history traits, and 3) to estimate the relative importance of phylogenetic effects on the evolution
165 of reproductive life–history traits.

166

167

METHODS

168

Taxon Sampling

170 Our analyses are restricted to 13 different species of the genus *Xenosaurus* (Zamora–Abrego *et al.*
171 2007) (Appendix I, Figure 1). Herein we examine and summarize the patterns in reproductive
172 life–history traits of xenosaurid lizards living at different altitudes and habitats. This species

173 sample represents almost the entire biogeographical and ecological diversity known for this
174 genus, this whit the objective the incorporate the variation in the reproductive traits for
175 organisms with broad geographical ranges include proximate factors.

176

177 **Environmental Data**

178 Environmental data for each locality were obtained from Sistema Metereológico Nacional de
179 México. Historical records (average 20 years) were used to calculate means for total annual
180 precipitation, and average temperature for each locality. Also, we obtained altitude data directly
181 of each locality using GPS (Garmin eTrex Legend), and the type of vegetation use a geographic
182 map of México according whit Rzedowski (1987) (Appendix II) Herein we hypothesized that
183 macro–environmental differences that vary whit altitude and habitat can exert strong selective
184 forces on female body size, size at maturity, litter and offspring size and relative litter size. In
185 this study, environmental factors (*e.g.*, altitude, precipitation and temperature), represented by
186 the midpoint of a species distributional range, was used to represent a gradient of macro–
187 environmental variation.

188

189 **Phylogenetic Analyses**

190 We conducted a phylogenetic analysis that included all species involved in this study. We
191 sampled two sequences per species, exception of *X. platyceps* whit one sequence and obtained
192 approximately 900 base pairs of mitochondrial gene ND4 and associated tRNA^{Hist}, tRNA^{Ser} and
193 tRNA^{Leu}. The ND4-tRNAs region was amplified whit the primers designed by Arévalo *et al.*
194 (1994) (forward 5' TGACTACCAAAAAGCTCATGTAGAAGC 3', and reverse 5'
195 TRCTTTTACTTGGATTTGCACCA 3'). Amplification cycles follow this PCR protocol:
196 denaturation temperature: 94°/3 min., annealing at 45-53°C/30 s, and extension at 72°C/1 min.
197 (Arévalo *et al.* 1994). Amplification products were cleaned whit PEG/NaCl precipitation
198 (Leaché and Reeder 2002) and sequenced whit the Big Dye Terminator v. 3.1 cycle sequencing
199 kit and an ABI 3100 Genetic Analyzer sequencer. *Gerrhonotus infernalis* was employed as
200 outgroup. Sequences of primer employed are given in Appendix III. Sequences were edited and
201 assembled with Staden Package software version 1.5.3 (Staden 1996), and aligned in Clustal X
202 (Thompson *et al.* 1997) using different multiple alignment mode for gap opening and gap
203 extension. The alignment was then adjusted visually whit MacClade version 4.0 PPC (Maddison
204 and Maddison 2005). We performed maximum parsimony and bayesian analysis in PAUP

205 v.4.0b10 (Swofford 2001) and Mr Bayes version 3.1 (Huelsenbeck and Ronquist 2001).
206 Maximum parsimony analyses consisted of heuristic search with tree bisection and reconnection
207 (TBR) branch swapping and 10000 random sequence addition replicates. Characters were
208 treated as unordered and equally weighted and gaps were treated as missing data. Branches
209 support was evaluated with 1000 non-parametric bootstrap pseudoreplicates (Felsenstein
210 1985a). Each pseudoreplicates consisted of heuristic search with 10 random taxon addition
211 replicates and TBR branch swapping. Branches recovered with a frequency higher than 70%
212 are presented and considered as strongly supported (Hillis and Bull 1993).
213
214 Modeltest v. 3.07 (Posada and Crandall 1998) was used to select the best-fit model of
215 nucleotide substitution for the Bayesian analysis. Modeltest evaluates the different substitution
216 models using Likelihood Ratio Tests (LRT), Akaike Information Criterion (AIC), and the
217 Bayesian Information Criterion (BIC) for analyses for each partition. Substitution models were
218 estimated for four data partitions: nucleotide positions corresponding to the first, second, and
219 third codon positions in the protein-coding region were considered as three different alignment
220 partitions, and nucleotide positions corresponding to the tRNA-coding region were considered
221 as a fourth partition. We partitioned protein-coding genes by codon position, because previous
222 analyses of mtDNA have shown this to be an effective partitioning strategy (Brandley *et al.*
223 2005).
224
225 A Bayesian MCMC analyses of the complete data were run in Mr Bayes version 3.1
226 (Huelsenbeck and Ronquist 2001). In order to decrease the chance of reaching apparent
227 stationary on local optima, two separate analyses were conducted, each one consisting of four
228 chains, random starting trees, and uniform prior distribution of parameters. The chains were
229 run for five million generations, sampling trees every 100 generations. Stationary was
230 determined visually, *burn-in* trees discarded, and the remaining trees used to estimate Bayesian
231 posterior probabilities. We considered that clades were significantly supported if they were
232 present in $\geq 95\%$ of the sampled trees (Huelsenbeck and Ronquist 2001, Wilcox *et al.* 2002).
233
234 For calculations of branch lengths we used the program Modeltest v. 3.07 (Posada and Crandall
235 1998) with the Bayesian approach, because it provides a more objective way of estimating and
236 incorporates important aspects of molecular evolution (Alfaro *et al.* 2003, Cummings *et al.* 2003,

237 Erixon *et al.* 2003). Estimates of branch length were calculated using divergences between taxa
238 are based on genetic distances for computation of phylogenetic comparative method. We
239 assume that sequence divergence is a reasonable estimate of time, and that the reproductive
240 traits evolved along this phylogeny using one of two possible forms of phenotypic evolution: i)
241 such that phenotypic divergence is linearly related to phylogenetic distance; ii) such that
242 phenotypic divergence is exponentially related to phylogenetic distance (Martins 1999, Martins
243 and Lamont 1998, Morales 2000). As shown by Hansen and Martins (1996), these two
244 possibilities describe the result of phenotypic evolution under a wide variety of scenarios,
245 including random genetic drift, directional selection and stabilizing selection.

246

247 **Selective Environmental Factors**

248 Here, we investigate the effect that continuous variation in environmental factors imposes on
249 the evolution of reproductive traits among species of the *Xenosaurus* genus. We used regression
250 analyses to determine whether the reproductive traits were related to either altitude or
251 environmental temperature or precipitation. All analyses were performed using both raw data
252 (TIPS; Martins *et al.* 2002) and Felsenstein's Independent Contrasts (FIC; Felsenstein 1985b).
253 TIPS analysis essentially ignore phylogeny or assuming all species radiated simultaneously from
254 a single common ancestor. This analysis is appropriate under the condition of strong stabilizing
255 selection and a negligible influence of genetic drift. The FIC method assumes phenotypic
256 evolution by genetic drift or directional selection with randomly changing optima (Ord and
257 Martins 2006, Gvoždík and Van Damme 2008). Prior to phylogenetic analyses, all reproductive
258 traits and environmental data were \log_{10} -transformed to improve linearity and homogeneity of
259 variances (Zar 1999).

260

261 By computing phylogenetic comparative approach for environmental variables, we assumed that
262 environmental states were passed from generation to generation as were phenotypic states
263 (Garland *et al.* 1992, Angilleta *et al.* 2004). This assumption is probably valid because the
264 environmental factors are not inherited in a genetic sense, but in the sense that organisms are
265 born in places and under the influence of environmental factors that, at the time of his birth
266 coincided with experienced their parents. Moreover, if an environmental factor depends only
267 on the processes of habitat selection (*e.g.*, crevice dwelling use), and they have a genetic basis,
268 then that environment factor would also feature a genetic basis (Díaz 2002, Rezende and

269 Garland 2003). For these reasons, our use of phylogenetic comparative approach to remove the
270 statistical non–independence caused by phylogenetic relationships was probably justified.

271

272 **Life–history *trade-offs***

273 To estimate possible pair-wise *trade-offs* between reproductive traits we used several different
274 analytical methods. First, comparative analyses were performed using raw data in a non–
275 phylogenetic (TIPS) and phylogenetic comparative approach (FIC; as described above).

276 Because body size is an important correlate of variation life–histories traits in squamate reptiles
277 (Stearns 1984, Dunham and Miles 1985, Miles and Dunham 1992), all analyses were performed
278 with the data corrected (*i.e.*, residuals) and not corrected for average female body size (snout–
279 vent length) in all subsequent analyses (Clobert *et al.* 1998, Niewiarowski *et al.* 2004).

280 Differences between these two analyses were used to determine whether selection may have
281 altered reproductive traits mainly through their correlation with female body size.

282

283 We also applied principal components analyses (PCA) to identify biologically–meaningful traits
284 and to describe the co–variation among reproductive traits in a multivariate scenario. PCAs
285 with Varimax rotation were used to identify relationships across the full set of reproductive
286 traits in *Xenosaurus*. The number of components to retain in each analysis was determined using
287 the cross–validation algorithm (Jackson 1993). We conducted a PCA on the full set of life–
288 history traits (female size at maturity, average female body size, and maximum female body size,
289 litter size, offspring size and relative litter mass). PCAs were performed separately for non–
290 phylogenetic (TIPS) and phylogenetic data (FIC), again to confirm the robustness of results to
291 underlying evolutionary assumptions. First, we conducted a PCA on the full set of life–history
292 traits (female size at maturity, average female body size, litter size, offspring size and relative
293 clutch mass). Second, we were excluding average female adult size, running the PCAs on mass–
294 adjusted residuals of the remaining four measures. FIC analysis was conducted in COMPARE
295 version 4.6b package (Martins 2004). All statistical analyses were conducted in the program
296 STATISTICA version 8.0 (Stat.Soft, Inc. 2007)

297

298 **Ancestral State Reconstruction**

299 We mapped each reproductive life-history traits separately onto the tree, and evaluated ancestral
300 states using maximum-likelihood reconstructions implemented in MESQUITE version 1.1

301 (Maddison and Maddison 2006) and COMPARE version 4.6b package (Martins 2004). The
302 PGLS estimates are identical to ML estimates assuming normally distributed error terms
303 (Martins and Hansen 1997). Maximum likelihood methods are useful because they take into
304 account branch length information and quantify uncertainty in character state reconstruction
305 (Pagel 1994, 1999), however, it has been suggested that employing asymmetric transition rates
306 can be problematic for small to medium sized data sets where change is relatively rare (Schluter
307 *et al.* 1997). Results that are consistent across two methods are likely to reflect particularly
308 robust and prominent evolutionary trends, regardless of one's preferred view of phenotypic
309 evolution.

310

311 To ancestral states reconstruction into Mesquite program, the reproductive traits were defined
312 to have two states: size at maturity (0: SVL \leq 100 mm, 1: SVL \geq 101 mm); female mature body
313 size (0: SVL \leq 111 mm, 1: SVL \geq 112 mm); females maximum body size (0: SVL \leq 120 mm, 1:
314 SVL \geq 121 mm); litter size (0: \leq 3 neonates, 1: \geq 4 neonates); offspring body size (0: SVL \leq 47
315 mm, 1: SVL \geq 48 mm); relative litter mass (0: \leq 0.25, 1: \geq 0.26). The differences into the two
316 reproductive states were scored from Appendix I (Zamora–Abrego *et al.* 2007). Ancestral states
317 were reconstructed using the Markov k-state one-parameter model (Mkl). The Mkl model
318 assumes equal rates of change between any of the character states. A likelihood ratio test was
319 carried out to discriminate for the best estimate of ancestral state at each node following
320 Zaldivar–Riverón *et al.* (2007). This test, a state is considered as the best estimate for a given
321 branch if it differs by \geq 2.0 from one or more states with higher negative log-likelihood values,
322 and considers the ancestral reconstruction as ambiguous when the difference between states is
323 \leq 2.0.

324

325 We also performed a PGLS approach for reconstructing ancestor states to determine the
326 number and magnitude of evolutionary changes in each reproductive trait (Martins and Hansen
327 1997). This method allows knowing the phenotype change rate to identify the sequence and
328 patterns of change in character along the phylogeny. Thus can identify evolutionary processes
329 and infer possible adaptive responses (Martins and Lamont 1998, Morales 2000). The method
330 assumes that the phenotypic similarity between taxa decreases linearly with phylogenetic
331 divergence, such as is observed under Brownian Motion and to allow choose among a family
332 of possible micro-evolutionary models, including models of stabilizing selection and evolution

333 in a fluctuating environment (Hansen and Martins 1996, Martins and Lamont 1998, Morales
334 2000). When α approaches zero, the ancestral states estimated by PGLS are identical to those
335 estimated by sum-of-squared changes parsimony or maximum likelihood approaches (*e.g.*,
336 Schluter *et al.* 1997). Thus this method estimated the ancestral value on the phylogeny
337 bifurcation, from the phenotypic values of actual species. Specifically, we use the reproductive
338 traits in 13 species of *Xenosaurus* to estimate the value of character in the hypothetical ancestor.
339 The statistical significance of the hypothetical ancestral states of the reproductive traits, was
340 calculated in Microsoft EXCELTM version 4.0 for Windows XP using a test Student *t* for the
341 statistical significance of *r* (as described in Sokal and Rohlf 1995) with $N - 2$ d.f. where N was
342 the number of species included in the analysis (Martins and Garland 1991, Pagel 1993). The
343 results of this test allow us to see if there are significant differences between the values of the
344 ancestral states and those of the existing species. If the differences are significant, then we can
345 suggest potential adaptive responses in these characters.

346

347

RESULTS

348

Phylogenetic Analyses

350 The phylogeny used in this study was based on both Maximum Parsimony and Bayesian
351 analyses of 858 base pairs of mitochondrial DNA (ND4) from 26 taxa that represent 13
352 different populations of genus *Xenosaurus* and closely related specie (*Gerrhonotus infernalis*). The
353 MP analysis recovered two equally MPTs (length = 1367, CI excluding uninformative characters
354 = 0.577, RI = 0.0681). For the Bayesian analyses, the models of sequence evolution selected
355 by Modeltest that best-fit the ND4-coding region were TVM+G (-lnL = 1587.0776) to first
356 partition, TrN+G (-lnL = 768.4269) to second partition, and TrN+G (-lnL = 3017.0049) to
357 third partition. For to the tRNA-coding region the substitution model was K80+G (-lnL =
358 873.2961). The burn-in in the two Bayesian analyses occurred after 18 000 generations. The
359 topologies of the 50% majority rule consensus trees derived from these two analyses are
360 identical. Therefore, all the trees recovered after burn-in by both analyses were pooled in a
361 single 50% majority rule consensus.

362

363 The strict consensus of the two MPTs and the 50% majority rule consensus tree of the two
364 Bayesian analyses are resulted in identical tree topologies, only differing in the support in some

365 relationships (Figure 2). There were no instances of strong conflict between the trees from the
366 MP and Bayesian analyses; that is, there were no clades strongly supported in one analysis that
367 were in conflict with a strongly supported clade in the other analysis. In all of the MP and
368 Bayesian trees *Xenosaurus* was monophyletic, and its monophyly was strongly supported in all of
369 the MP bootstrap and Bayesian trees. *Gerrhonotus infernalis* (Family Anguidae) was recovered as
370 the sister taxon to *Xenosaurus* (Family Xenosauridae) in any of the MP or Bayesian trees (Figure
371 2). Therefore, the 50% majority rule consensus tree generated by the Bayesian approach, was
372 used to represent the phylogenetic relationships in these analyses because it provides a more
373 objective way of estimating and choosing character weights and incorporates important aspects
374 of molecular evolution that are difficult to implement in parsimony analyses (*e.g.*, among-site
375 rate variation, unequal base frequencies) (Alfaro *et al.* 2003, Cummings *et al.* 2003, Yang and
376 Rannala 1997, 2005).

377

378 Within *Xenosaurus*, a small, basal Northern clade composed of the haplotype from *X. sp* Tilaco
379 and the sister species (*X. platyceps* + *X. newmanorum*) was the sister group to a clade containing all
380 of the remaining members of the genus. Within the latter clade, three smaller clades were found.
381 A small Eastern clade, composed of (*X. grandis* + *X. sp* Zoquitlán) and the haplotypes of *X. sp*
382 Puente de Fierro and *X. sp* Sierra de Juárez; and a Central-Sierra Madre del Sur clade, composed
383 of two small clade that contain in the first one clade to (*X. rectocollaris* + *X. sp* Concepción
384 Pápalo), in a second one to (*X. phalaroanthereon* + *X. agrenon*). Finally, a Southeastern clade,
385 composed of (*X. rackhami* + the haplotypes *X. sp* San Lucas Camotlán). The Southeastern
386 clade was the sister group to a (Eastern + Central-Sierra Madre del Sur) clade. This large clade
387 was the sister group to Northern clade in any of the MP bootstrap or Bayesian trees, although
388 some relationship not strongly supported (Figure 2).

389

390 **Selective Environmental Factors**

391 Our regression analyses indicated that the adult female body size (size at maturity, mean and
392 maximum body size) and litter size were positively related to means annual precipitation, and
393 only size at maturity was negatively related to average environmental temperature (Figure 3).
394 Similarly, only independent contrast for mean female body size were positively related to
395 independent contrasts for means annual precipitation, and independent contrast for size at
396 maturity was negatively related to independent contrasts for average environmental temperature

397 (Table 1). On the contrary, FIC analyses found a positive relationship between size at maturity
398 and altitude, and negative relationship between maximum female body size and altitude (Figure
399 4). Also relative litter mass were positively related to means annual precipitation, and maximum
400 female body size to average environmental temperature (Table 1).

401

402 **Life History *trade-offs***

403 Some reproductive traits were closely associated whit each other, suggesting they changed in
404 concert over long periods of evolutionary time. Our analyses found a positive correlation
405 between size at maturity and mean body size adult female in both analysis (TIPS and FIC)
406 (Figure 5); as well as, independent contrasts for offspring body size and relative litter mass were
407 positively related to maximum body size adult female (Table 2), as expected given the
408 importance of body size constraints, particularly for ectothermics organisms. We also found
409 negative correlations between litter size and offspring body size in both analysis (TIPS and FIC)
410 (Table 2), indicating a possible evolutionary *trade-off* created probably by the abdominal volume
411 of these medium–size lizards that are strict inhabitants of crevices.

412

413 Principal components analyses of both non–phylogenetic (TIPS) and phylogenetic (PIC) data
414 confirm the complex interaction between litter size and offspring size, and overall body size.
415 After removing the effects of mean body size, more than 95% of the total phenotypic variation
416 in reproductive traits could be explained by three composite factors (Table 3). In the analysis of
417 rotated non–phylogenetic data (TIPS), for the PC1 of 62% of variation is explained by the
418 negative correlation between litter size and offspring body size; to PC2 the 25% is also given for
419 the negative correlation between offspring size and size at maturity and, the PC3 is explained by
420 relative litter mass (Table 3). In the analysis of rotated phylogenetic data (PIC), the first factor
421 was the negative correlation between offspring size and size at maturity that explained 50%, the
422 second factor was the negative correlation too between litter size and offspring body size whit a
423 31% of variation and, finally, the relative litter mass also explained a less percentage of this
424 variation (Table 3).

425

426 Whatever analysis (non–phylogenetic and phylogenetic) data show it was positively related to
427 estimates of litter size and negative offspring body size, and it can therefore be interpreted as a
428 representation of *trade-offs* between the size and the number of offspring. And the correlation

429 between support the prediction that bigger offspring begin to reproduce before smaller
430 offspring or early maturation at a relatively large offspring body size is associated with a
431 probability to be underage. Also this results said that pattern of life history co–variation exists
432 independently of body size.

433

434 **Ancestral State Estimation**

435 Ancestral state reconstructions of reproductive traits in the MESQUITE and COMPARE
436 program were congruent given very similar results for character mapping analyses. Estimates of
437 ancestral states show that only in litter size and offspring body size had changes in the
438 evolutionary history of xenosaurid lizards (Figure 6). Ancestral reconstruction of litter size
439 indicated that the ancestral size in the genus *Xenosaurus* was a small sized (2.34 neonates), whit a
440 relative large offspring body sized (50.87 mm) (Figure 7). This suggest a probably co–evolution
441 between both traits. It is commonly expected that allocating energy to offspring in a single
442 reproductive episode will lead to a negative relationship or *trade–offs*, between the numbers and
443 size of offspring.

444

445 Only offspring body size show significant changes between putative ancestral species and extant
446 species in *Xenosaurus grandis* ($t = -5.009$, d.f. = 12, $p > 0.001$), *X. sp Sierra de Juárez* ($t = 3.716$,
447 d.f. = 12, $p > 0.01$), *X. phalaroanthereon* ($t = -1.844$, d.f. = 12, $p > 0.05$), and *X. rackhami* ($t =$
448 4.014 , d.f. = 12, $p > 0.001$) (Table 4). This is probably due to the small sample size of
449 individuals measured within each species (and the correspondingly large standard errors), and to
450 the many cases in which taxa with the largest standard errors were also the most influential in
451 estimating ancestral states. The ancestral reconstruction of female size (at maturity, average and
452 maximum size), and relative clutch mass, indicating that the different components of the
453 reproductive traits have evolved independently of any phylogenetic effects in this genus.

454

455

455 **DISCUSSION**

456

457 **Relationships among reproductive life–history traits and environmental factors**

458 Several studies have documented that phylogenetic relatedness of lizards species could account
459 for a significant proportion of inter–specific variation in reproductive traits (Bauwens and Díaz–
460 Uriarte 1997, Clobert *et al.* 1998). Theoretical background states in one hand that the residual

461 variation in life histories (*i.e.*, after removing phylogenetic effects) might be correlated with
462 ecological factors such as temperature, precipitation and several other environmental variables
463 (Miles and Dunham 1992, Angilletta *et al.* 2004). Differences between habitats in their resource
464 availability lead to species with different life history strategies. Additionally, for species that
465 occur across a wide environmental range, there may also be considerable variation in characters
466 such as age and size at maturity, adult body size, reproductive effort, frequent reproduction, and
467 longevity. In xenosaurid lizards, the geographic distribution can be one of the most important
468 factors in determining the phenotypic variation in the life history traits of these lizards.
469 Particularly important in this phenomenon is the effect that altitude has on the environmental
470 temperature, a factor that mostly determines the physiological, behavioral, and life history traits
471 in these ectothermic organisms (Adolph and Porter 1993, 1996, Angilletta *et al.* 2004).
472
473 Some authors have reported that lizard' body size decreases with increasing altitude, and tend to
474 increase with warmer temperatures (Angilletta *et al.* 2004, Ashton 2004, Sears and Angilletta
475 2004). However, these studies were conducted on thermoregulatory species that depend
476 critically on the external environmental temperature. In contrast, xenosaurid lizards are all
477 considered thermoconformers (Lemos-Espinal *et al.* 1996, 1997, 1998, 2004), retaining close
478 control over their body temperatures near the environmental temperature. Hence, our results
479 suggest that female body size is not influenced by temperature supporting Bergmann's rule
480 (Ashton and Feldman 2003); where larger females can conserve better the heat in high altitude
481 or temperate environments. On the contrary, we found that size at maturity is positively related
482 whit the altitude and negatively related whit the environmental temperature. Lizards of the
483 genus *Xenosaurus* have relative delayed maturation (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zúñiga–Vega *et*
484 *al.* 2005, Rojas–González *et al.* 2008), but the fact that different populations appear to mature at
485 different sizes (92–110 mm SVL; Zamora–Abrego *et al.* 2007) suggests a relationship between
486 age and size at which maturity is reached and survival to maturity as a consequence of different
487 local selective pressures. Individuals that are older generally are larger at sexual maturity, while
488 individuals of species that are relatively small–sized (*i.e.*, *X. sp* Tilaco or *X. rectocollaris*) have
489 smaller size at maturity and thus, might have more energy available to invest in offspring
490 production per unit time. Consequently, early maturity should be favored by natural selection
491 only when total lifetime reproductive potential is higher than in late maturing individuals
492 (Angilletta *et al.* 2004, 2006). In organisms with indeterminate growth, there may be an

493 important *trade-off* between first reproduction and future body size (Ford and Seigel 1994),
494 when selection acts to maximize an individual's lifetime reproductive success given mortality
495 rates imposed by the environment, the age at which sexual maturity is reached enables the
496 optimization of reproductive success (Charnov 1990, 1991, Charnov and Berrigan 1990).

497

498 We also found relationship between precipitation and some reproductive traits. The rainfall is
499 directly relevant to habitat humidity, which has been found to influence activity patterns and
500 therefore growth opportunities in lizards (Sears and Angilletta 2003, Marquis *et al.* 2008).

501 Moreover, rainfall may also influence the food availability in the long term (Dunham 1978,
502 Stamps and Tanaka 1981, Tinkle *et al.* 1993). Therefore, rainfall regimes may potentially have
503 cascading consequences on lizards' evolution life history via a variety of trophic or
504 environmental effects. Rainfall had both immediate and delayed effects on litter size and
505 relative litter mass, but, contrary to our results, we don't sure that precipitation were associated
506 with detectable changes in female body size (size at maturity, average and maximum body size)
507 examined in the studied species.

508

509 In lizards, rainfall can enhance growth, and litter size as well as neonate success by modifying
510 vegetation cover (Dickman *et al.* 1999). Moreover, precipitation may have beneficial effects by
511 enhancing water availability or prey abundance (Dunham 1978, Stamps and Tanaka 1981).

512 Litter size and relative litter mass are indirectly affecting the energy available for each neonate
513 produced (Vitt and Price 1982, Abell 1999, Lourdais *et al.* 2002). Also litter size and relative
514 litter mass could be influenced by several other exogenous factors like breeding time and
515 predator pressure (Seigel and Ford 1987, Olsson and Shine 1997). Nevertheless, variation in
516 these traits could be created and maintained by differences in the availability and quality of
517 resources among xenosaurid lizards' habitats, and is often considered to be evidence of adaptive
518 strategies for dealing with disparate environments.

519

520 Clearly both direct or indirect effect that the humidity may have on inter-specific variation in
521 xenosaurid lizards, however, more analysis is needed to enable us to test this hypothesis, and
522 possibly common garden and reciprocal transplant experiments that allow us to distinguish or
523 differentiate phenotypic variation through its influence on gene expression (phenotypic

524 plasticity) or through differential selection on the traits and their associated genotype (genetic
525 polymorphism) (Via and Lande 1985, Sinervo and Licht 1991, Lorenzon *et al.* 2001).

526

527 By the other hand, in tropical and subtropical environments the activity periods are larger than
528 in temperate environments. In these regions, reproduction is continuous throughout the year
529 and lizards tend to exhibit high reproductive investment (Fitch 1970, Lourdaís *et al.* 2002). In
530 temperate environments with a shorter photoperiod, reproductive activity tends to be limited
531 to a short period of time, and females tend to reproduce only annually or biennially, with lower
532 reproductive investment (Fitch 1970, Stebbins 1985, Tinkle *et al.* 1993). In the genus *Xenosaurus*
533 we found that tropical species display greater reproductive investment with relatively larger
534 litters of small offspring in comparison with temperate species, once female body size and
535 phylogeny have been taken into account. Nevertheless, these lizards show low reproductive
536 investment with respect to other similar-sized species of similar environments (Dunham *et al.*
537 1998, Clobert *et al.* 1998). In different ways, this pattern can be explained by the use of crevices.
538 First, the flattened morphology of xenosaurid species constrains the volume available for
539 reproduction just like has been documented in other similarly flattened lizards (Vitt and Price
540 1982, Niewiarowski and Dunham 1994, Du *et al.* 2005). Second, *Xenosaurus* are late-maturing
541 and long-lived species with high survival probability due to the fact that they rarely leave their
542 crevices (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zúñiga–Vega *et al.* 2007, Rojas–González *et al.* 2008).
543 Thus, to increase the probability of survival they pay the cost to have relatively low reproductive
544 output (Schwarzkopf 1994). Finally, saxicolous species tend to have late maturity, low
545 frequency of reproduction, and small clutches of relatively large offspring (Huey *et al.* 1974,
546 Pianka 1986, Ashton 2005), which also occur in *Xenosaurus* lizards.

547

548 The occurrence of rainfall and environmental temperature effects on life–history traits is
549 common in reptiles, with tropical and temperate habitats variations in such traits reflecting
550 differences in climatic conditions among high and low altitudes species (James and Shine 1988,
551 Adolph and Porter 1996, Niewiarowski 1994, Shine 2005). In this sense, reproductive traits
552 appear to be the demographic response to different environmental pressures and therefore, they
553 might be more labile than morphological, behavioural, or physiological traits (Blomberg *et al.*
554 2003, Carvalho *et al.* 2006). In xenosaurid lizards, these reproductive traits analyzed are possibly
555 those that are seen more affected by the proximate influences, due to that generally these

556 characteristics are demographic answers to different selection pressures, which can be expected
557 for ectothermic organisms considering the life–histories strategies for to determinate
558 environment. Thus, an evaluation of the link between climate and demography requires
559 understanding of how climate influences demographic parameters both within and across
560 species (Evans *et al.* 2005, Shine 2005).

561

562 **Expected patterns of co–variation in reproductive life–history traits**

563 The difference in the co–variation patterns in the life–history traits may be characteristic of
564 variation at higher taxonomic levels rather than the result of *trade–offs* between demographic and
565 reproductive parameters within a species (Stearns 1984, Miles and Dunham 1992). Our results
566 demonstrate co–variation between female size at maturity and mean size of adult females as well
567 as between litter size and offspring size in xenosaurid lizards. These lizards can be arranged
568 along a single axis that describes most of the variation in life–history traits. On one end of this
569 axis are small–sized species that mature early, have small litter of relatively large offspring. At
570 the other extreme are large–sized xenosaurids that mature at a later age and produce a high
571 number of relatively small offspring.

572

573 The main features of this pattern can be summarized by the following relations, where species
574 with different rates of survivorship and mortality exhibit dissimilar life–history strategies.
575 Species with high adult mortality generally compensate by starting to reproduce at an earlier age
576 and smaller size and by producing larger litters of smaller offspring. In contrast, species with
577 high adult survivorship delay reproduction and produce smaller litters of larger offspring (Tinkle
578 *et al.* 1970, Stearns 2000, Charnov *et al.* 2001). This pattern might be explained by the fact that
579 xenosaurid lizards at temperate localities experience lower adult mortality which could have
580 favoured the evolution of relatively “slow” life cycles, while in contrast their tropical
581 counterparts have high adult mortality that could have promoted the evolution of relatively
582 “fast” life cycles (Rojas–González *et al.* 2008a, 2008b).

583

584 A second series of important relationships are those that link maximum adult female body size
585 with offspring body size and relative litter mass. Although these relationships only were
586 detected by FIC analysis, offspring body size and relative litter mass increase in direct
587 proportion to female body size. This may be possibly, because large females invest more in

588 producing many, relatively small offspring or few, relatively large young. Thus size at maturity
589 was constant in spite of adult female size, the large species must cover a greater length
590 increment, both absolutely and proportionately, between birth and maturation, just like has been
591 documented in other lizard species (Bauwens and Díaz–Uriate 1997, Clobert *et al.* 1998).

592

593 The relationship between litter size and offspring size provide evidence for a negative
594 correlation among these traits, and hence for a macro–evolutionary *trade–off* between both traits.
595 This pattern of co–variation among reproductive life–history traits have been a fundamental part
596 of the description of the life–history theory (Dunham *et al.* 1988, Stearns 1992, Roff 2002). All
597 models on the evolution of clutch/litter size assume the existence of a *trade–off* between the
598 number and phenotypic quality of offspring (Sinervo and Licht, 1991, Sckwarzkopf 1992, 1994).
599 In lizards, the relationship litter–offspring size is one of the most studied *trade–off* (Ji and Wang
600 2005). In xenosaurid lizards, this relationship may be affected mainly by evolutionary history.
601 The phylogenetic constraints like that observed in fixed litter sizes results in natural selection
602 acting upon the size of the offspring, so that the production of fewer offspring is offset by
603 modifications of the individual size depending on the pressures imposed by particular
604 environments (Stearns 1984, Dunham and Miles 1985). Although recently studies found
605 relatively wide variation inter– and intra–specific in xenosaurid species (Zamora–Abrego *et al.*
606 2007, Rojas–González *et al.* 2008a), these differences seem to are relatively small compared whit
607 other lizards species (Dunham *et al.* 1988, Clobert *et al.* 1998). Therefore, this relationship could
608 be explained by phylogenetic effects.

609

610 Our results here differ with other similar analysis conducted on the lizard family Lacertidae
611 (Bauwens and Díaz–Uriate 1997). These authors discuss that at the inter–specific level is easier
612 to detect co–variation between life–history traits and *trade–offs*, because there is more divergence
613 time involved, as well as more time to respond to different environmental pressures to which
614 they have been exposed; however, lacertid lizards are oviparous and they depend of
615 environmental temperature of development time of eggs and offspring survival, while
616 xenosaurid lizards are viviparous and they depend more on the crevice dwelling habit available
617 that the environmental temperature to survival (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zúñiga–Vega *et al.*
618 2007, Rojas–González *et al.* 2008b).

619

620 Phylogenetic effects on reproductive life–history traits

621 Among the reproductive life history traits analyzed, most of the phenotypic variation is in
622 female body size (size at maturity, mean and maximum) due possibly to environmental factors,
623 while litter and offspring size have a strong phylogenetic effect. The reproductive life–history
624 variation is assumed to result from a combined effect of both phylogenetic and environmental
625 factors at the geographic levels (Angilletta *et al.* 2004, Niewiarowski *et al.* 2004). In lizards, the
626 basic components of the life history are directly and strongly affected by environmental factors
627 such as temperature and precipitation (Dunham *et al.* 1988, Adolph and Porter 1993, 1996,
628 Niewiarowski 1994). However, a significant proportion of the variation in reproductive life–
629 history traits may have a phylogenetic basis (Stearns 1984, Miles and Dunham 1992, Clobert *et*
630 *al.* 1998).

631

632 In xenosaurid lizards, we found strong morphological restrictions possibly due to habitat use
633 (crevice-dwelling) with a high phylogenetic effect and a *trade–off* between litter size and offspring
634 size. If the correlation between these two traits has remained across the evolutionary history of
635 family Xenosauridae, it might be explained mainly by three primary types of evolutionary
636 constraining mechanisms: i) Adaptive *trade–offs*, when selection on one trait prevents adaptive
637 evolution in other traits (Burt 2001). In this case, the negative relationship between litter size
638 and offspring size can limit possible adaptive response of any of these two traits to specific
639 environmental pressures. ii) Evolutionary stasis, which can be explained by genetic constraints
640 (*i.e.*, epistasis or pleiotropy), and stabilizing selection, when selection could have favoured the
641 same character state in each taxa within a phylogeny (Futuyma 2005, Griffiths 1996). An
642 important reason for this lack of change could be niche conservatism, when related species tend
643 to retain similar ecological characteristics (*i.e.*, crevice use) over evolutionary time scales, hence
644 limiting or even preventing the adaptive response of a trait to novel ecological conditions
645 (Desdevises *et al.* 2003, Wiens 2004). iii) Morphological or structural constraints (Condgon and
646 Gibbons 1987, Shine 1992, Du *et al.* 2005), these lizards exhibit a considerably flattened
647 morphology, probably due to microhabitat use (Ballinger *et al.* 2000, Lemos–Espinal and Smith
648 2005). In xenosaurid lizards, the trend of reproductive traits to be conserved within a certain
649 evolutionary lineage, even when there has been significant evolutionary differences among
650 species, is similar to intermediate stasis (Burt 2001), with some transitions but not so many as to

651 make the reconstructed evolutionary pattern unreliable. Hence a character state can not be
652 perfectly adapted to its actual environment because of their shared evolutionary history.

653

654 In the ancestral state reconstruction conducted here, it is possible to observe that only litter size
655 and offspring body size showed some changes across the evolutionary history of the group, and
656 that only in offspring body size these changes are significant. When comparing the tendency of
657 these traits with the degree to which phylogeny explained inter-specific phenotypic variation, it
658 is possible to observe that phylogenetic effects may explain the relationship between litter size
659 and offspring size, just as was previously explained.

660

661 **Why is evolution of reproductive life–history traits negligible or absent in the crevice–**
662 **dwelling lizard genus *Xenosaurus*?**

663 Studying life–history evolution requires an understanding of how various morphological,
664 behavioural, and physiological traits give rise to a particular schedule of survival and
665 reproduction in a given ecological scenario, as well as how these traits are genetically correlated
666 and respond to the selection pressures exerted up on them by a particular environment (Fisher
667 1930, Cole 1954, Pianka and Parker 1975, Stearns 1979, Lessels 1991, Roff 1992).

668

669 Life history strategies are determined by the interaction among extrinsic and intrinsic factors
670 (*i.e.*, the ecological impact that the environment can have upon survival and reproduction, the
671 *trade-offs* between life-history traits, and the particular restrictions of the lineage; Begon *et al.*
672 1996, Stearns 1992, 2000). In addition, in *Xenosaurus*, as it has been documented in other
673 saxicolous species (Dunham *et al.* 1988, Vitt 1992, Cooper 1995), life history traits may be
674 influenced by the morphology, foraging strategy (*e.g.*, active foraging versus sit–and–wait), and
675 microhabitat use (rock crevices) (Smith and Ballinger 2001, Webb *et al.* 2003).

676

677 The strict use of a microhabitat, such as rock crevices, is a very important feature shared by all
678 the species in the genus *Xenosaurus* (King and Thompson 1968, Ballinger *et al.* 2000, Lemos–
679 Espinal *et al.* 1996, 1997, 1998, 2003), so it must have been present in their common ancestor.
680 This synapomorphy could be the reason that several morphological, ecological, physiological,
681 behavioral, demographic, and life history traits of these lizards have a strong phylogenetic
682 component. It can be suggested that the current geographic distribution of the genus, as well as

683 many of the ecological characteristics of its species, may perhaps determined by their common
684 ancestor. All of these species exhibit a flattened body, which might be an adaptive trait for the
685 use of crevices (King and Thompson 1968, Nieto–Montes de Oca *et al* 2001). Also, associated
686 to their saxicolous habit, all xenosaurid species have a low metabolic rate, a sit–and–wait
687 foraging strategy, and a low potential for active thermoregulation (Ballinger *et al* 1995, Lemos–
688 Espinal *et al.* 1996, 1997, 1998, 2003). These features might represent adaptations to their
689 particular life style, which must have been present in their common ancestor. The particular
690 microhabitat of these lizards, as well as their suitable morphology to use it, might have
691 promoted an increased survival, which in turn must have implied a cost on their behaviour and
692 physiology. On the one hand, an increased survival implied a sacrifice on active
693 thermoregulation, which in turn caused their metabolic and body growth rates to diminish
694 considerably. On the other hand, being strict dwellers of rock crevices resulted in an
695 opportunistic foraging behaviour, feeding exclusively on those preys that happened to come
696 near their crevices. This imposed limits to their ingestion rates, which is shown in the low body
697 growth rates (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zuñiga–Vega *et al.* 2005) and low reproductive
698 investment reported for the entire genus (Ballinger *et al.* 2000, Zamora–Abrego *et al.* 2007).

699
700 The aforementioned features of *Xenosaurus* appear to determine the life history strategies of its
701 species in a high extent. Litter size and offspring size showed a strong phylogenetic influence,
702 which may be attributed to two main possible evolutionary restrictions (adaptive *trade–offs* and
703 evolutionary stasis). Nevertheless, the importance of the ecological factors in each locality can
704 not be ignored. To understand reproductive trait evolution we need to know the processes
705 generating phenotypic variation in a trait, how it is connected to genetic variation, and how it
706 interacts whit other traits and the environment to determine fitness. To test this hypothesis,
707 more species and a larger number of life history traits must be studied and quantified. Herein,
708 only 13 out of the 20 reported species and five life history traits were considered.

709
710 Another possible pathway to explain the evolution of life histories in this genus might involve
711 more inclusive analyses, like experimental test. The split of the Scincomorpha and
712 Anguimorpha superfamilies within the Autarchoglossa must have had serious implications on
713 the subsequent evolution and diversification of the taxa within each of these groups. In general,
714 with minor variations, all of the families within Anguimorpha are composed of species with

715 long life and late maturity, whereas within Scincomorpha there is a stronger trend for relatively
716 shorter life cycles and early maturity (Pianka and Vitt 2003). Apparently, some of the characters
717 in the ancestor that gave rise to the Anguimorpha have been retained in the genus *Xenosaurus*,
718 and have been emphasized by their exclusive crevice–dwelling habits. In this sense, the high
719 survival, low body growth rate, late maturity, and low reproductive effort in these lizards
720 (Ballinger *et al.* 2000, Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zuñiga–Vega *et al.* 2005, Zamora–Abrego *et al.*
721 2007, Rojas–González *et al.* 2008b) are due, in a high extent, to the security that the rock
722 crevices provide to them.

723

724 ***Xenosaurid* reproductive traits and the life history theory**

725 The life-history strategies in the xenosaurid lizards studied are characterized by low mortality
726 rates (0.27 – 0.35), high individual permanence (0.28 – 0.53), considerably population growth
727 rates (0.34 – 0.51), and low fecundity (0.13 – 0.20) (Zuñiga–Vega *et al.* 2007, Rojas–González *et al.*
728 *et al.* 2008b, Zamora–Abrego *et al.* in press). Additionally, Zamora–Abrego *et al.* (2007) found the
729 existence of two main life–history strategies: populations’ with relative large litters of small
730 young and populations’ with small litters of large young, perhaps explain by r – K selection
731 model (Dobzhansky 1950, Mac Arthur and Wilson 1967). Moreover Rojas–González *et al.*
732 (2008b) found intra–specific variation in two different populations of *X. platyceps* to living in
733 different habitats, tropical and temperate, probably explained by the fast–slow continuum
734 hypothesis (Primislow and Harvey 1990, Charnov 1990, 1991). Consequently, life–history
735 patterns in *Xenosaurus* species may differ due to variation in rainfall like indirect measure of food
736 availability and environmental temperature, both of them associated to altitude and habitats into
737 *Xenosaurus*’ geographic distributions, which permits an examination of co–variation between the
738 traits and macro–environment factors. Therefore, considerable inter–specific variation in their
739 reproductive characteristics within the genus might be observed. The existence of relative high
740 inter–specific variability in reproductive traits on genus *Xenosaurus* may be an indicator of the
741 potential selective forces involved their trait evolution.

742

743 To understand the life history evolution in xenosaurid lizards and their variations, it is necessary
744 to analyse them from a viewpoint comprising all of the causal factors that shape them.

745 Biogeographic history, ecology, and phylogeny influence species’ trait expression (Ackerly 2003,
746 Griffiths and Lawes 2006). These factors are not mutually exclusive; rather, their cumulative

747 roles shape the form of a species. Life history characters such as reproductive traits are under
748 strong selection pressure to maximise fitness in particular habitats (Stearns 1992, Roff 1992,
749 Stearns 2000). Distinct sets of reproductive traits evolve in response to environmental
750 conditions (Marquis *et al.* 2008, Rojas–González *et al.* 2008a). Such suites of traits reflect past
751 and present selection pressures and are therefore expected to differ among habitats at different
752 altitudes. However, some reproductive traits are often strongly phylogenetically conserved, and
753 the phylogenetic influence needs to be considered when examining patterns of correlated
754 adaptive evolution between traits and their environments (Dobson 1985, Harvey and Pagel
755 1991, Harvey 1996). In this way, a holistic approach for understanding the ecology and
756 evolution of the life history strategies of xenosaurid species, must take into account that the
757 phenotypic expression of the life history in these lizards is determined by three main sources of
758 variation: i) adaptation to particular environmental conditions, ii) the ecological, morphological,
759 behavioural, and reproductive consequences of microhabitat use, and iii) phylogenetic
760 constraints. Additionally, the restrictions imposed by *trade-offs* between two or more traits
761 should be considered as well.

762

763 This type of integrative assessment is necessary to understand the different patterns of variation
764 and co-variation of the life-history traits as a system of ecological and historical components
765 that are in constant interaction and adaptation. Therefore, this integrative approach is the only
766 way to explain the complexity of the life cycles of these lizards. Recently, we have seen much
767 progress in understanding the patterns of population dynamics by using knowledge of life-
768 history characteristics and/or temporal variation in certain demographic traits (Zúñiga–Vega *et al.*
769 *al.* 2007, Rojas–González *et al.* 2008b, Zamora–Abrego *et al.* in press). Variations in xenosaurid
770 life history and conservatism of ecological niches also can serve as a basis for understand
771 species' responses to life history evolution. In last years, some studies have attempted the
772 incorporate these factors when explaining the life history evolution in lizards, and have been
773 analyzed the relative importance of these three factors is little known (Chippindale *et al.* 2004, de
774 los Santos *et al.* 2006, Kozak and Wiens 2006). The necessity grows to continue analyzing
775 together the relative importance of environmental factors, the relationship between species and
776 the ecological and evolutionary consequences of microhabitat use on the life history on
777 xenosaurid lizards.

778

779

ACKNOWLEDGMENTS

780

781 We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) and the Dirección
 782 General de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), for
 783 Ph.D. fellowship financial support to JGZ–A. Fieldwork was supported by grants from
 784 CONACYT (47590–Q) and DGAPA–UNAM (PAPIIT IN–210707) to ANM–O. E. Morales
 785 for provided helpful comments that considerably improved the manuscript.

786

787

LITERATURE CITED

788

- 789 • Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing
 790 environments. *Int. J. Plant Sci.*, 164(S3): S165 – S184.
- 791 • Adolph, S.C. and W.P. Porter. 1993. Temperature, Activity and lizard life histories. *The American*
 792 *Naturalist*, 142(2): 273 – 295.
- 793 • Adolph, S.C. and W.P. Porter. 1996. Growth, seasonality and lizard life histories: age and size at
 794 maturity. *Oikos*, 77: 267 – 278. Copenhagen.
- 795 • Alfaro, M. E., S. Zoller, and F. Lutzoni. 2003. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the
 796 performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing
 797 phylogenetic confidence. *Mol. Biol. Evol.*, 20: 255-266.
- 798 • Angilletta, M. J., C. E. Oufiero, and A. D. Leaché. 2006. Direct and indirect effects of environmental
 799 temperature on the evolution of reproductive strategies: an information- theoretic approach.
 800 *The American Naturalist* 168: E123-E135.
- 801 • Angilletta, M. J., R. S. Winters, and A. E. Dunham. 2000. Thermal effects on the energetics of lizard
 802 embryos: Implications for hatchling phenotypes: *Ecology*. 81 2957–2968.
- 803 • Angilletta, M. J., T. D. Steury, and M. W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in
 804 ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integr. Comp. Biol.* 44:498-509
- 805 • Arévalo, E., S. K., Davis and J. W. Jr. Sites. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and
 806 phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex
 807 (*Phrynosomatidae*) in Central Mexico. *Syst. Biol.*, 43: 387–418.
- 808 • Ashton, K. G. and C. R. Feldman. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it,
 809 lizards reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163
- 810 • Ashton, K.G. 2004. Comparing phylogenetic signal in intraspecific and interspecific body size
 811 datasets. *J. Evol. Biol.*, 17: 1157 – 1161.
- 812 • Ashton, K.G. 2005. Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. *J. Herpetology*, 39: 389 – 395.
- 813 • Ballinger R.E., J.A. Lemos-Espinal and G.R. Smith. 2000b. Reproduction in females of three species
 814 of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna and*
 815 *Environ.*, 35: 179 – 183.
- 816 • Ballinger, R. E., G. R. Smith, and J. A. Lemos-Espinal. 2000a. *Xenosaurus* (Gray). Catalogue of
 817 American Amphibians and Reptiles 712:1–3.
- 818 • Ballinger, R.E., J. A. Lemos-Espinal, S. Sanoja Sarabia and N. R. Caody. 1995. Ecological
 819 observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica*,
 820 27(1): 128–132.
- 821 • Bauwens, D. and R. Díaz-Uriarte. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a
 822 comparative study. *Amer. Natur.*, 149: 91 - 111.

- 823 • Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1996. Ecology. Individuals, Populations and
824 Communities. 3a ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- 825 • Bernardo, J. 1994. Life History Deja Vu. Systematic Biology, 43(1): 139-1.
- 826 • Blomberg, S.P., T. Garland, JR. and A.R. Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative
827 data: behavioral traits are more labile. Evolution, 57(4): 717 – 745.
- 828 • Brooks, D. R. and D. A. MacLennan. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior. Univ. of Chicago
829 Press,
- 830 • Burt, B.B. 2001. Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary
831 patterns. Biol. J. Linn. Soc., 72: 509 – 517.
- 832 • Canseco-Márquez. L. 2005. Filogenia de las lagartijas del género *Xenosaurus* PETERS (Sauria:
833 Xenosauridae), basada en morfología externa. Tesis de Grado. Maestro en Ciencias Biológicas.
834 Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 79 pp.
- 835 • Carvalho, P., J.A.F. Diniz-Filho and L.M. Bini. 2005. The impact of Felsenstein’s phylogenies and
836 the comparative method on evolutionary biology. Scientometrics, 62: 53 – 66.
- 837 • Charnov, E.L. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit-cost ratios in the classification
838 of life histories. Evolutionary Ecology Research. 4(5):749-758.
- 839 • Charnov, E.L., and Berrigan, D. 1990. Dimensionless numbers and life history evolution: age of
840 maturity versus the adult lifespan. Evolutionary ecology. 4:273-275.
- 841 • Charnov, E.L., and Berrigan, D. 1991. Evolution of life history parameters in animals with
842 indeterminate growth particularity fishes. Evolutionary ecology. 5:63-68.
- 843 • Charnov, E.L., and Downhower, J.F. 1995. A trade-off-invariant life-history rule for optimal
844 offspring size. Nature. 376:418-419.
- 845 • Charnov, E.L., Turner, T.F., and Winemiller, K.O. 2001. Reproductive constraints and the evolution
846 of life histories with indeterminate growth. Proceedings of the National Academy of Science
847 USA. 98(16):9460-9464.
- 848 • Cheverud, J. M. and M. M. Dow. 1985. An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal
849 fission in social groups of rhesus macaques. Am. J. Phys. Anthro. 67:113-121.
- 850 • Cheverud, J.M., M. Dow and W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic
851 constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates.
852 Evolution, 39: 1335 – 1351.
- 853 • Chippindale, P. T., R. M. Bonett, A. S. Baldwin, and J. J. Wiens. 2004. Phylogenetic evidence for a
854 major reversal in life–history evolution in plethodontid salamanders. Evolution, 58: 2809 – 2822.
- 855 • Clobert, J., T. Garland, Jr., and R. Barbault. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a
856 test of some hypotheses concerning life history evolution. Journal of Evolutionary Biology
857 11:329-364.
- 858 • Congdon, J. D. and J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size—a challenge to
859 optimal egg size theory. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 84:4145-4147
- 860 • Cooper W.C. Jr. 1995. Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Anim.*
861 *Behav.* 50:973-985.
- 862 • Cummings, M. P., S. A. Handley, D. S. Myers, D. L. Reed, A. Rokas, and K. Winka. 2003.
863 Comparing bootstrap and posterior probability values in the four-taxon case. Systematic
864 Biology, 52: 477-487.
- 865 • de los Santos, A., F. Ferrer, J. P. De Nicolás and T.O. Crist. 2006. Thermal habitat and life history of
866 two congeneric species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) on Tenerife (Canary
867 Islands). Journal of Arid Environments, 65(3): 363 – 385.
- 868 • Desdésives, Y., P. Legendre, L. Azouzi and S. Morand. 2003. Quantifying phylogenetically structured
869 environmental variation. Evolution, 57: 2647 – 2652.
- 870 • Díaz, J. A. 2002. El Método Comparativo en Biología Evolutiva. ETOLOGUIA, 19-20 (2001-2002):
871 37- 82.

- 872 • Du, W., J. Xiang and R. Shine. 2005. Does body volume constrain reproductive output in lizards?
873 Biol. Lett., 1: 98 – 100.
- 874 • Dunham A.E. and D.B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate: the
875 effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*, 126: 231 – 257.
- 876 • Dunham, A.E., B.W. Grant, & K.L. Overall. 1989 Interfaces between biophysical and physiological
877 ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiol. Zool.* 62:335-355.
- 878 • Dunham, A.E., D.B. Miles and D.N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles.
879 Chapter 7 (pp. 441-522) in Gans, C. and R.B. Huey (eds.) *Biology of the Reptilia*, Volume 16,
880 Ecology B. Defense and Life History. Alan R. Liss, Inc., New York.
- 881 • Erixon, P., B. Svennblad, T. Britton, and B. Oxelman. 2003. Reliability of bayesian posterior
882 probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Systematic Biology*, 52: 665-673.
- 883 • Estes, R. 1975. Lower vertebrates from the Fort Union Formation, Late Paleocene, Big Horn Basin,
884 Wyoming. *Herpetologica*, 31(4): 365-385.
- 885 • Estes, R., K. de Queiroz, and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata; 119–
886 281 in R. Estes and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford
887 University Press, Stanford.
- 888 • Evans, M. E. K., D. J. Hearn, W. J. Hahn, J. M. Spangle, and D. L. Venable. 2005. Climate and life–
889 history evolution in evening primroses (*Oenothera*, *Onagraceae*): A phylogenetic comparative
890 analysis. *Evolution*, 59(9): 1914 – 1927.
- 891 • Felsenstein, J. 1985a. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*
892 39:783-791.
- 893 • Felsenstein, J. 1985b. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 125: 1 – 15.
- 894 • Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat.*
895 *Hist.* 52: 1-247.
- 896 • Ford, N. B., and R. A. Seigel 1994. An experimental study of the trade-offs between age and size at
897 maturity: effects of energy availability. *Functional Ecology* 8:91–96
- 898 • Forsman, A. & Shine, R. 1995. Sexual size dimorphism in relation to frequency of reproduction in
899 turtles (*Testudines: Emydidae*). *Copeia* 1995: 727-729.
- 900 • Gauthier, J. A. 1982. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch
901 Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contributions to Geology*,
902 University of Wyoming 21:7–54.
- 903 • Griffiths, M. E. and M. J. Lawes. 2006. Biogeographic, environmental, and phylogenetic influences
904 on reproductive traits in subtropical forest trees, South Africa. *Ecography*, 29: 614 – 622.
- 905 • Griffiths, P.E. 1996. The historical turn in the study of adaptation. *Br. J. Phil. Sci.*, 47: 511 – 532.
- 906 • Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*
907 51:1341-1351.
- 908 • Hansen, T. F. and E. P. Martins. 1996. Translating between microevolutionary process and
909 macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution* 50:1404–
910 1417.
- 911 • Harvey, P.H., and M.D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ.
912 Press, Oxford, U.K.
- 913 • Hillis, D. M. and J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing
914 confidence in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.*, 42: 182-192.
- 915 • Housworth, E. A., E. P. Martins, and M. Lynch. 2004. The phylogenetic mixed model. *American*
916 *Naturalist* 163:84-96.
- 917 • Huelsenbeck, J. P. and F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny.
918 *Bioinformatics*, 17: 754-755.
- 919 • Huey, R.B. & E.R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.

- 920 • Huey. R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137: S91 –
921 S115.
- 922 • Jordan, M.A. & H.L. Snell. 2002. Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction
923 of Galápagos java lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia* 130: 44-52.
- 924 • King, W. and F.G. Thompson. 1968. A review of the American lizard of the genus *Xenosaurus* Peters.
925 *Bulletin Florida State Museum Biological Sciences*, 12(2): 93 – 123.
- 926 • Kozak, K. H. and J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in
927 north american salamanders. *Evolution*, 60(12): 2604 – 2621.
- 928 • Leaché, A. D. and T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard (*Sceloporus*
929 *undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood and Bayesian approaches. *Syst. Biol.*, 51: 44-
930 68.
- 931 • Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2003b. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a
932 knob-scaled lizards from Oaxaca, México. *J. of Herpetology*, 37: 192-196.
- 933 • Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2004. Aspects of the ecology of a distinct
934 population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia*, 25:204–210.
- 935 • Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a
936 crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History*, 5: 181 – 186.
- 937 • Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, and R.E. Ballinger. 2003a. Diets of three species of knob-scaled
938 lizards (genus *Xenosaurus*) from México. *The Southwestern Naturalist*, 48(1): 119 – 122.
- 939 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 1996. Natural history of the Mexican knob-scaled
940 lizard, *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetol. Nat. Hist* 4: 151–154.
- 941 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a
942 crevice-dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetol. Nat. Hist*. 5: 181–186.
- 943 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 1998. Thermal ecology of the crevice-dwelling
944 lizard, *Xenosaurus newmanorum*. *J. Herpetol.* 32: 141–144.
- 945 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 2003a. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a
946 knob- scaled lizard from Oaxaca, México. *J. Herpetol.* 37: 192–196.
- 947 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 2003b. Diets of three species of knob-scaled
948 lizards (genus *Xenosaurus*) from México. *Southwest. Nat.* 48: 119–122.
- 949 • Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 2003c. Variation in growth and demography of a
950 knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment
951 in México. *Biotropica*.
- 952 • Lessells, C.M. 1991. The evolution of life histories. En: Krebs J.R. & N. B. Davies (Ed.). *Behavioral*
953 *ecology. An evolutionary approach*. 3th. Edition. Blackwell Science. Oxford.
- 954 • Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine, D. DeNardo, G. Naulleau and M. Guillon. 2002. Capital-breeding
955 and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. *J.*
956 *Animal Ecol.*, 71: 470 – 479.
- 957 • Lynch, M. 1991. Methods for analysis of comparative data in evolutionary biology. *Evolution*, 45:
958 1065 – 1080.
- 959 • Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2006. MESQUITE: A modular system for evolutionary
960 analysis, Version 1.12. (<http://mesquiteproject.org>).
- 961 • Madisson, D. R. and W. P. Madisson. 2005. MacClade 4.0 PPC. Sinauer Associates, Inc. Sunderland,
962 Massachusetts.
- 963 • Marquis, O., M. Massot, and J. F. Le Galliard. 2008. Intergenerational effects of climate generate
964 cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology*, 89(9): 2575 – 2583.
- 965 • Martins, E. P. 1999. Estimation of ancestral states of continuous characters: A computer simulation
966 study. *Systematic Biology*, 48:642-650.

- 967 • Martins, E. P. 2004. COMPARE, version 4.6b. Computer programs for the statistical analysis of
 968 comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of
 969 Biology, Indiana University, Bloomington IN.
- 970 • Martins, E. P. and J. Lamont. 1998. Estimating ancestral states of a communicative display: a
 971 comparative study of *Cyclura* rock iguanas. *Animal Behaviour*, 55:1685-1706.
- 972 • Martins, E. P. and T. F. Hansen. 1996. A microevolutionary link between phylogenies and
 973 comparative data. IN: *New Uses for New Phylogenies* (P. Harvey, J. Maynard-Smith, and A.
 974 Leigh-Brown, eds.). Oxford University Press.
- 975 • Martins, E. P. and T. F. Hansen. 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and
 976 evaluation of phylogenetic comparative methods. IN: *Phylogenies and the Comparative Method*
 977 in *Animal Behavior*. Oxford University Press (E. Martins, ed). Oxford University Press.
- 978 • Martins, E. P. and T. Garland, Jr. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of
 979 continuous characters: a simulation study. *Evolution*, 45: 534-557.
- 980 • Martins, E.P. and T.F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach
 981 to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.*, 149:
 982 646–667.
- 983 • Martins, E.P., A. Labra, M.P. Halloy and J.T. Thompson. 2004. Large-scale patterns of signal
 984 evolution: An interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*, 68:
 985 453-463.
- 986 • Miles, D.B. and A.E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history
 987 patterns of iguanid reptiles. *The American Naturalist*, 139(4): 848–869.
- 988 • Miles, D.B. and A.E. Dunham. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the
 989 use of phylogenetic comparative analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 587 – 619.
- 990 • Morales, E. 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach.
 991 *Evolution*, 54: 475 – 484.
- 992 • Nieto-Montes de Oca, A., J. A. Campbell and O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus*
 993 (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Herpetologica*,
 994 57(1): 32–47.
- 995 • Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life history variation in lizards. En: *Lizard ecology,*
 996 *historical and experimental perspectives*. Vitt, L. J. & Pianka, E.R. (eds.). 29-47 pp. Princeton
 997 University Press New Jersey.
- 998 • Niewiarowski, P.H. and A.E. Dunham. 1994. The evolution of reproductive effort in Squamate
 999 reptiles: cost, trade-offs and assumptions reconsidered. *Evolution*, 48(1): 137 – 145.
- 1000 • Niewiarowski, P.H., M.J. Angilletta Jr and A.D. Leache. 2004. Phylogenetic comparative analysis of
 1001 life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: an example and
 1002 prognosis. *Evolution*, 58(3): 619 – 633.
- 1003 • Olsson and Shine. 1997. The limits to reproductive output: offspring size versus number in the sand
 1004 lizard (*Lacerta agilis*). *Am. Nat.* 149:179-188.
- 1005 • Ord, T.J. and E.P. Martins. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic
 1006 approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71:1411-1429
- 1007 • Pagel, M. & P.H. Harvey. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *Q. Rev.*
 1008 *Biol.* 63:413-440.
- 1009 • Pagel, M.D. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401: 877 – 884.
- 1010 • Partridge, L and P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241:
 1011 1449 - 1455.
- 1012 • Pérez-Ramos, E., L. Saldaña de la Riva and J. A. Campbell. 2000. A new allopatric species of
 1013 *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, México. *Herpetologica*, 56: 500 – 506.
- 1014 • Pianka, E. R. and Vitt, L. J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of
 1015 California Press, 348 pp

- 1016 • Pianka, E. R. and W. S. Parker . 1975. Age-specific reproductive tactics. *American Naturalist* 109:
1017 453-464.
- 1018 • Pianka, E.R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards: Analyses of the ecological niche and community*
1019 *structure*. Princenton University Press., Princenton New Jersey.
- 1020 • Posada, D. and K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution.
1021 *Bioinformatics* 14, 817-818.
- 1022 • Roff, D.A. 1992. The evolution of the life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New
1023 York.
- 1024 • Rojas-González, I. R., C. Jones, J. J. Zúñiga-Vega and J. A. Lemos-Espinal. 2008a. Demography of
1025 *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate
1026 populations. *Amphibia-Reptilia*, 29(2): 245-256.
- 1027 • *Amphibia-Reptilia*, 29(2): 245-256.
- 1028 • SAS Institute, Inc., 2000. JMP 4.02. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- 1029 • Sears, M. W. and M. J. Angilletta. 2004. Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms
1030 and demographic constraints. *Integrative and Comparative Biology* 44: 433-442
- 1031 • Shine R. and L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards.
1032 *Am. Nat.* 139:1257-1269.
- 1033 • Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive
1034 investment constrained or optimized? *Evolution*, 46(3): 828 - 833.
- 1035 • Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
1036 *Systematics*. 36: 23-46.
- 1037 • Shine, R. and L. Schwarzkopf. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes.
1038 *Evolution*, 46: 62-75.
- 1039 • Sinervo B. and D. F. De Nardo. 1996. Cost of reproduction in the wild: Path analysis of natural
1040 selection and experimental test of causation. *Evolution*, 50(3): 1299 - 1313.
- 1041 • Sinervo B. and P. Licht. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size number, and total
1042 clutch mass in lizards. *Science*: 1300 - 1302.
- 1043 • Smith, H. M. and J. B. Iverson. 1993. A new species of knob-scaled lizard (Reptilia: Xenosauridae)
1044 from México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 29(2): 51 – 66.
- 1045 • Sokal and Rohlf 1995
- 1046 • Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology*, 5: 233-241.
- 1047 • Stearns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39(7):436-445.
- 1048 • Stearns, S. C. 1992 *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, pp. 249.
- 1049 • Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, 51: 3 - 47.
- 1050 • Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history
1051 traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123:56-72.
- 1052 • Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects. *Naturwissenschaften*,
- 1053 • Swofford, D. L. 2001, PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony. Version 4.0: Sinauer,
1054 Sunderland, MA.
- 1055 • Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970 Evolutionary strategies in lizard reproduction.
1056 *Evolution* 24:55-74.
- 1057 • Tinkle D.W., A.E. Dunham, and J. D. Congdon. 1993 Life history and demographic variation in the
1058 lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology* 74:2413-2429.
- 1059 • Van Noordwijk A. J. and G. De Jong. 1986 Acquisition and allocation of resources: their influence
1060 on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128: 137-142.
- 1061 • Via, S. and R. Lande. 1985. Genotype–environment interaction and the evolution of phenotypic
1062 plasticity. *Evolution*, 39: 505 – 522.
- 1063 • Vitt, L.J. & E.R. Pianka. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press.

- 1064 • Vitt, L.J. & H.J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants in the relative clutch mass in
1065 lizards. *Herpetologica* 38;237-255.
- 1066 • Vitt, L.J. & S.R. Goldberg. 1983 Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurud*
1067 *torquatus* and *Platynotus semitaenianus*. *Copeia* 1983:131-141.
- 1068 • Vitt, L.J. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am.*
1069 *Nat.* 117: 506-514.
- 1070 • Webb et al. 2003 Foraging mode influence LH traits
- 1071 • Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of
1072 species. *Evolution*, 58: 193 – 197.
- 1073 • Wilcox, T. P., D. J. Zwickl, T. A. Heath and D. M. Hillis. 2002. Phylogenetic relationships of the
1074 dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Mol.*
1075 *Phy. Evol.*, 25: 361–371.
- 1076 • Yang, Z. and B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov
1077 chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 717-724.
- 1078 • Yang, Z. and B. Rannala. 2005. Branch-length prior influences Bayesian posterior probability of
1079 phylogeny. *Systematic Biology*, 54: 455-470.
- 1080 • Zamora-Abrego, J.G., J.J. Zúñiga-Vega and A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in
1081 reproductive traits whitn the lizard genus *Xenosaurus*. *J. of Herpetology*, 41: 629 – 636.
- 1082 • Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed., Prentice Hall, New Jersey, 929p.
- 1083 • Zúñiga-Vega, J.J. T. Valverde, R. I. Rojas-González and J.A. Lemos-Espinal. 2007. Analysis of the
1084 population dynamics o fan endangered lizard (*Xenosaurus grandis*). *Copeia*, 2007: 324-335.
- 1085 • Zúñiga-Vega, J.J., R.I. Rojas-González, J.A. Lemos-Espinal and E. Pérez-Trejo. 2005. Growth
1086 ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *J. Herpetology*, 39(3): 433 – 443.
- 1087

1088

1089

APPENDIX I

1090 Mean values of average size of reproductive females (SVL), minimum size at maturity (minimum value in
1091 the range column within the SVL section), litter size, size at birth, and relative clutch mass (RCM) for the
1092 13 studied populations of xenosaurid lizards. Size of adult females and size at birth are shown in mm
1093 SVL. Minimum and maximum values for each trait and type locality followed by the corresponding
1094 Mexican state are also shown. Standard errors and sample size are shown within parentheses. * = data
1095 obtained from Ballinger et al. (2000a) and ** = data obtained from Rojas-González (unpubl. data).

1096 **Zamora-Abrego et al. 2007. Table 1.**

1097

1098

1099

APPENDIX II

1100 Historical records (average 20 years) were used to calculate means for total annual precipitation,

1101 minimum, maximum and average temperature for each population included in our analyses,

1102 according to Sistema Metereológico Nacional de México.

1103

Taxa	Altitude	Precipitation			Temperature			Habitat
		Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	
<i>X. platyceps</i>	1200	926	50	1057	22.9	8.9	34.9	Oak forest
<i>X. newmanorum</i>	780	2732	50	3385	19.1	13.1	31.2	Perennial tropical forest
<i>X. sp Tilaco</i>	1184	698	11	775	20.9	7.4	33.9	Oak forest
<i>X. sp Zoquitlán</i>	2000	1890	50	2969	14.5	8.6	28	Cloud forest
<i>X. grandis</i>	1100	2472	800	2800	20	18	29	Tropical rain forest
<i>X. sp Puente de Fierro</i>	1108	2556	83	970	18.0	15.6	26.3	Tropical rain forest
<i>X. sp Sierra de Juárez</i>	1750	1481	30	585	16.4	13.5	18.4	Cloud forest
<i>X. agrenon</i>	724	1602	31	581	18.9	17.4	20.3	Tropical deciduous forest
<i>X. pbalaroanthereon</i>	2130	1372	12	290	16.6	12.4	20.3	Oak-pine forest
<i>X. rectocollaris</i>	2200	848	5	1242	21.1	8.7	35.5	Xeric tropical scrub
<i>X. sp Concepción Pápalo</i>	2097	775	4	201	16.0	13.1	18.9	Oak-pine forest
<i>X. sp Sn Lucas Camotlán</i>	1800	2556	83	970	18.0	15.6	26.3	Cloud forest
<i>X. rackhami</i>	838	1200	900	3500	25	18	35	Tropical deciduous forest

1104

1105

1106

1107

APPENDIX III

1108 Species used in the phylogenetic analysis, their museum numbers, Gen Bank accession numbers and
 1109 localities. Acronym: MZFC, ANMO, AZR, JADE, JJW, FMQ, MMM, UOGV, UPGH, WSB, EPR, PH
 1110 = Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” Facultad de Ciencias UNAM; UTACV, JAC = Collection of
 1111 Vertebrate University of Texas Arlington; EB-UAP, LCM, LLR = Escuela de Biología de la Benemérita
 1112 Universidad Autónoma de Puebla

Taxa	Vouchers	Accession Number ND4 + tRNAs	Locality
Ingroup			
1. <i>X. platyceps</i>	JJW 528	XXX	Ciudad Victoria, Tamaulipas
2. <i>X. newmanorum</i>	AZR 003	XXX	Xilitla, San Luís Potosí
3. <i>X. newmanorum</i>	WSB 141	XXX	Xilitla, San Luís Potosí
4. <i>X. sp</i> Tilaco	FMQ 3104	XXX	Tilaco, Querétaro
5. <i>X. sp</i> Tilaco	FMQ 2564	XXX	Tilaco, Querétaro
6. <i>X. sp</i> Zoquitlán	UOGV 577	XXX	Zoquitlán, Puebla
7. <i>X. sp</i> Zoquitlán	UOGV 578	XXX	Zoquitlán, Puebla
8. <i>X. grandis</i>	WSB 581	XXX	Cuatlapán, Veracruz
9. <i>X. grandis</i>	UOGV 579	XXX	Cuatlapán, Veracruz
10. <i>X. sp</i> Puente de Fierro	ANMO 947	XXX	Puente de Fierro, Oaxaca
11. <i>X. sp</i> Puente de Fierro	LCM 096	XXX	Puente de Fierro, Oaxaca
12. <i>X. sp</i> Sierra de Juárez	JAC 10284	XXX	La Esperanza, Sierra de Juárez
13. <i>X. sp</i> Sierra de Juárez	EPR 017	XXX	La Esperanza, Sierra de Juárez
14. <i>X. agrenon</i>	ANMO 945	XXX	San Gabriel Mixtepec, Oaxaca
15. <i>X. agrenon</i>	MMM 1748	XXX	Peñas Negras, Oaxaca
16. <i>X. phalaroanthereon</i>	WSB 689	XXX	San Juan Acaltepec, Oaxaca
17. <i>X. phalaroanthereon</i>	PH 310	XXX	Santo Tomas Teipan, Oaxaca
18. <i>X. rectocollaris</i>	JADE 029	XXX	Chapulco, Puebla
19. <i>X. rectocollaris</i>	UOGV 1021	XXX	Zapotitlán de las Salinas, Puebla
20. <i>X. sp</i> Concepción Pápalo	LLR 073	XXX	Concepción Pápalo, Oaxaca
21. <i>X. sp</i> Concepción Pápalo	UOGV 437	XXX	San Lorenzo Pápalo, Oaxaca
22. <i>X. rackhami</i>	FMQ 2889	XXX	Selva El Ocote, Chiapas
23. <i>X. rackhami</i>	WSB 571	XXX	Laguna Bélgica, Chiapas
24. <i>X. sp</i> San Lucas Camotlán	UOGV 414	XXX	Sierra Mixe, Oaxaca
25. <i>X. sp</i> San Lucas Camotlán	UOGV 416	XXX	Sierra Mixe, Oaxaca
Outgroup			
26. <i>Gerrhonotus infernalis</i>	UPGH 212	XXX	Querétaro

1113

1114

FIGURES

1115

1116

1117 **FIGURE 1.** Geographical distribution of the genus *Xenosaurus*. Sampled localities that
1118 we examined here are identified by arrows and species' names (listed in Appendix III).
1119 Shaded area represents the distribution of the genus.

1120

1121 **FIGURE 2.** Phylogenetic relationships among genus *Xenosaurus*. Majority consensus
1122 tree obtained with Bayesian inference. Branch support values are shown as posterior
1123 probabilities/bootstrap values. Clades are identified by gray bars in front of phylogeny.
1124 Samples collected in the type locality for each taxon are indicated with number
1125 according in Appendix III.

1126

1127 **FIGURE 3.** Reproductive traits versus environmental factors of genus *Xenosaurus*.

1128

1129 **FIGURE 4.** Relationships between contrasts for reproductive traits and contrasts for
1130 environmental factors of genus *Xenosaurus*.

1131

1132 **FIGURE 5.** Correlations between reproductive traits: A) mean adult female body size
1133 and size at maturity and, B) litter size and offspring body size.

1134

1135 **FIGURE 6.** Maximum–likelihood reconstructions of litter size and offspring body size
1136 on the genus *Xenosaurus*, using MESQUITE (A) and COMPARE (B) software. The
1137 pie graph indicates the ML support for the ancestral state at each node. Numbers at
1138 each node are the estimated (\pm SE) ancestral state for that node. Up arrows indicate
1139 increases, whereas down arrows indicate decreases.

1140

1141

TABLES

1142

TABLE 1. Correlations between reproductive traits and environmental factors

1143

estimated by tow different approaches: non–phylogenetic analysis (TIPS), and

1144

Felsenstein’s Independent Contrasts (FIC) in the genus *Xenosaurus*.

1145

REPRODUCTIVE TRAIT	COM. METHOD	ENVIRONMENTAL FACTORS		
		Altitude	Precipitation Mean	Temperature Mean
♀ SIZE AT MATURITY	TIPS	0.195	0.664	- 0.612
	FIC	0.607	0.415	- 0.840
MAX SIZE ADULT ♀	TIPS	- 0.451	0.558	0.047
	FIC	- 0.603	0.412	0.617
MEAN SIZE ADULT ♀	TIPS	- 0.117	0.617	- 0.266
	FIC	0.067	0.578	- 0.217
LITTER SIZE	TIPS	- 0.037	0.532	- 0.144
	FIC	- 0.094	0.449	0.120
OFFSPRING BODY SIZE	TIPS	- 0.123	- 0.262	0.155
	FIC	- 0.305	- 0.220	0.410
RELATIVE LITTER MASS	TIPS	- 0.167	0.473	0.131
	FIC	- 0.305	0.516	0.354

1146

1147

1148 **TABLE 2. Correlations between reproductive traits estimated by tow different**
 1149 **approaches: non-phylogenetic analysis (TIPS), and Felsenstein’s Independent**
 1150 **Contrasts (FIC).**
 1151

	COM. METHOD	REPRODUCTIVE LIFE–HISTORY TRAITS				
		MAX SIZE ADULT ♀	MEAN SIZE ADULT ♀	LITTER SIZE	OFFSPRING BODY SIZE	RELATIVE LITTER MASS
♀ SIZE AT MATURITY	TIPS	0.277	0.658	0.466	- 0.346	- 0.113
	FIC	- 0.442	0.546	0.078	- 0.439	- 0.332
MAX SIZE ADULT ♀	TIPS		0.670	0.109	0.370	0.134
	FIC		0.421	0.132	0.576	0.561
MEAN SIZE ADULT ♀	TIPS			0.168	0.140	- 0.156
	FIC			- 0.024	0.262	0.019
LITTER SIZE	TIPS				- 0.767	0.355
	FIC				- 0.634	0.218
OFFSPRING BODY SIZE	TIPS					- 0.187
	FIC					0.196

1152
 1153

1154 **TABLE 3. Summary of results of principal components analysis using non–**
 1155 **phylogenetic (TIPS) and phylogenetic (FIC) data, after removal of the effects of body**
 1156 **size among reproductive traits of genus *Xenosaurus*.**
 1157

	TIPS			FIC		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	2.499	1.013	0.362	1.985	1.317	0.625
% of Variance	0.62	0.25	0.09	0.50	0.31	0.16
Cumulative %	0.62	0.87	0.96	0.50	0.81	0.97
Size at Maturity	0.339	0.934	- 0.004	0.980	-0.009	- 0.138
Litter Size	0.915	0.240	0.251	0.071	0.979	0.143
Offspring Body Size	- 0.795	- 0.542	- 0.037	- 0.766	- 0.611	- 0.022
Relative Litter Mass	0.155	- 0.001	0.986	- 0.096	0.122	0.987

1158
 1159

1160 TABLE 4. Estimates of phenotypes for hypothetical ancestors within the genus
 1161 *Xenosaurus* calculated using models of phenotypic evolution that assume either linear
 1162 or exponential relationships between phenotypic and phylogenetic divergences for two
 1163 reproductive traits. * Significations levels obtained through Student t test.
 1164

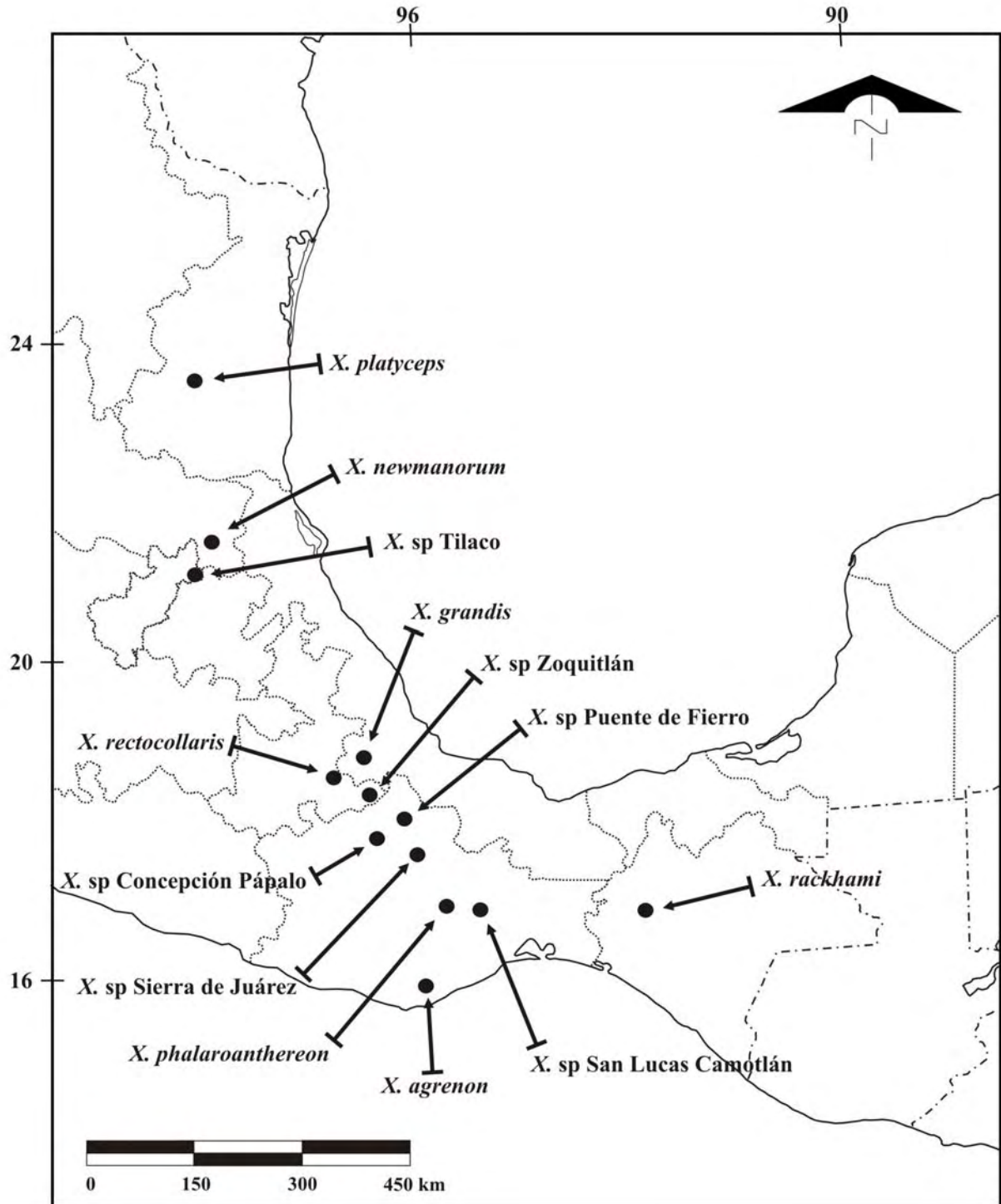
SPECIES	REPRODUCTIVE LIFE–HISTORY TRAITS			
	Litter Size		Offspring Body Size	
	Value Extant	Hypothetical Ancestor	Value Extant	Hypothetical Ancestor
<i>X. platyceps</i>	2.50 (0.10)		51.10 (0.23)	
<i>X. newmanorum</i>	2.60 (0.16)	2.66 (3.52)	50.00 (0.13)	50.16 (15.99)
<i>X. sp Tilaco</i>	2.10 (0.09)	2.80 (2.89)	51.60 (0.35)	49.57 (13.11)
<i>X. sp Zoquitlán</i>	4.30 (0.33)	4.86 (3.87)	47.90 (0.13)	47.76 (17.58)
<i>X. grandis</i>	5.10 (0.11)		49.00 (1.72) *	
<i>X. sp P. de Fierro</i>	4.60 (0.45)	4.92 (3.09)	45.70 (0.10)	45.67 (14.02)
<i>X. sp Sierra de Juárez</i>	5.70 (0.33)	5.18 (3.87)	40.60 (0.29) *	43.26 (17.56)
<i>X. agrenon</i>	2.70 (0.14)		47.00 (0.42)	
<i>X. phalaroanthereon</i>	2.30 (0.24)	2.86 (3.16)	51.10 (0.53) *	47.68 (14.35)
<i>X. rectocollaris</i>	2.60 (0.10)		47.20 (0.45)	
<i>X. sp C. Pápalo</i>	2.40 (0.18)	2.91 (2.76)	47.90 (0.45)	47.19 (12.51)
<i>X. sp S. L. Camotlán</i>	5.00 (0.58)		41.40 (0.29)	
<i>X. rackhami</i>	4.50 (0.30)	4.60 (3.91)	44.50 (0.44) *	43.51 (17.55)

1165

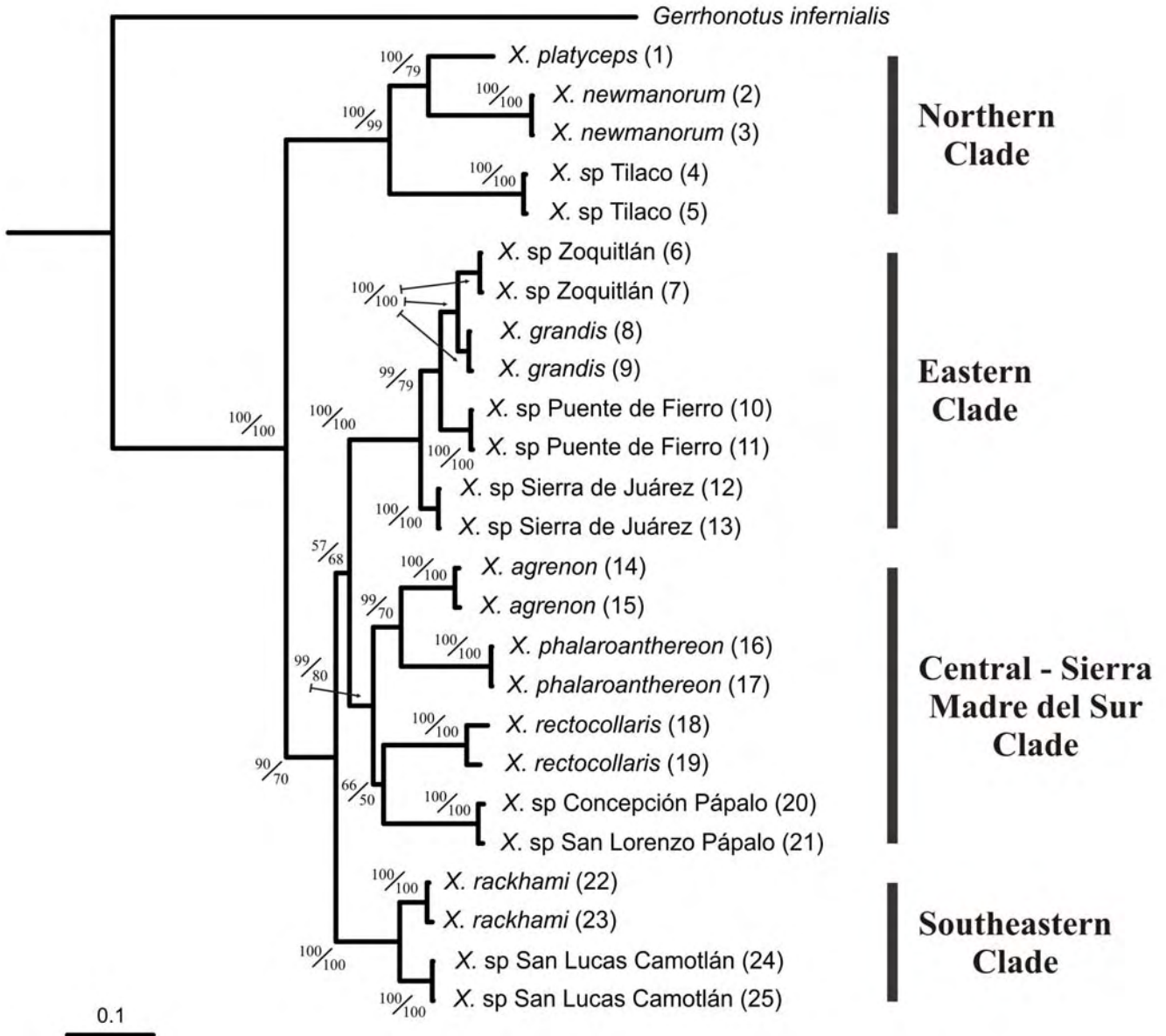
1166

1167
1168
1169
1170
1171

FIGURE 1.



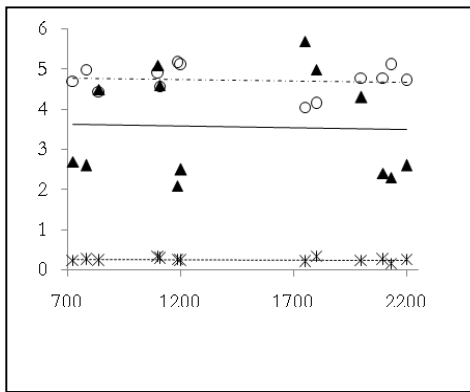
1172 **FIGURE 2.**
 1173
 1174



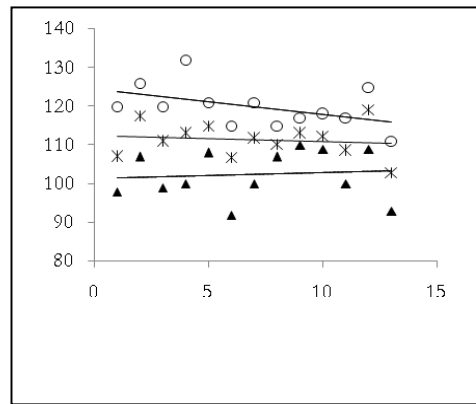
1197
1198
1199
1200
1201
1202
1203
1204
1205
1206
1207
1208
1209
1210
1211
1212
1213
1214
1215
1216
1217
1218
1219
1220
1221
1222
1223
1224
1225
1226
1227
1228
1229
1230
1231

FIGURE 3.

Altitude

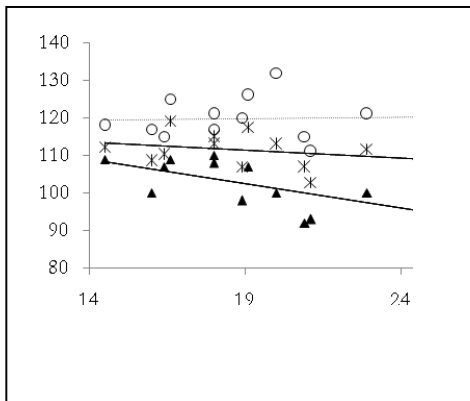


Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO

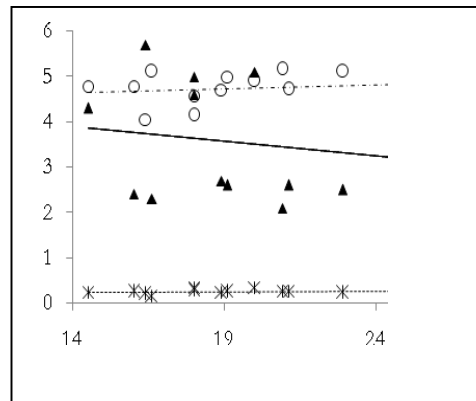


Litter Size▲ Neonato Size○ RMC*

Environmental Temperate

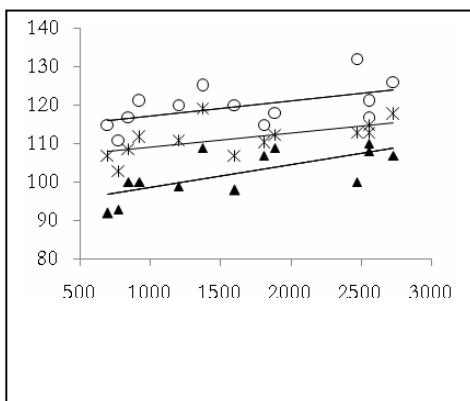


Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO

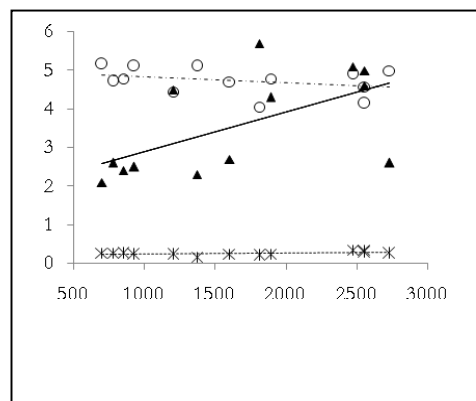


Litter Size▲ Neonato Size○ RMC*

Rainfall



Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO

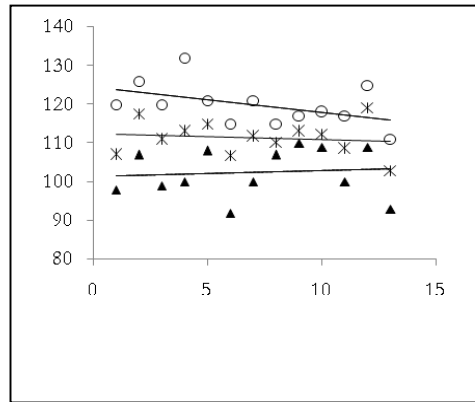
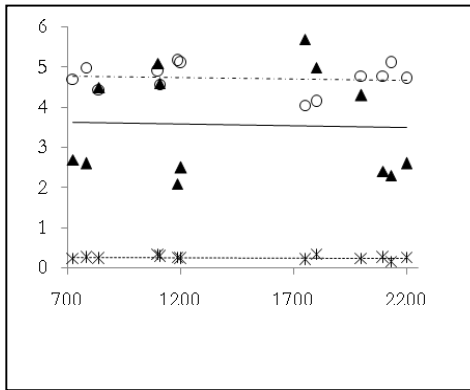


Litter Size▲ Neonato Size○ RMC*

1232 **FIGURE 4.**

1233
1234

Altitude



1235

1236

1237

1238

1239

1240

1241

1242

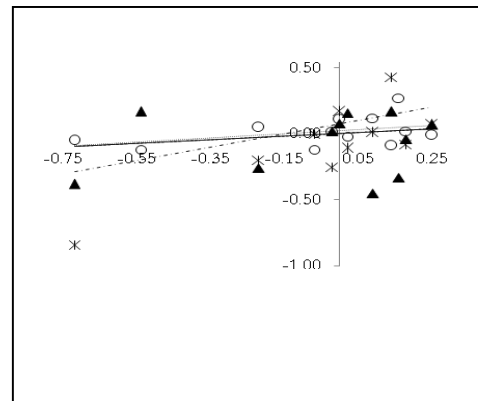
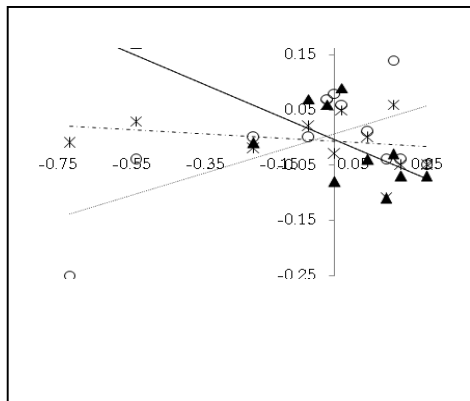
1243 **Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO**

1243 **Litter Size▲ Neonato Size○ RMC***

1244

Environmental Temperate

1245



1246

1247

1248

1249

1250

1251

1252

1253

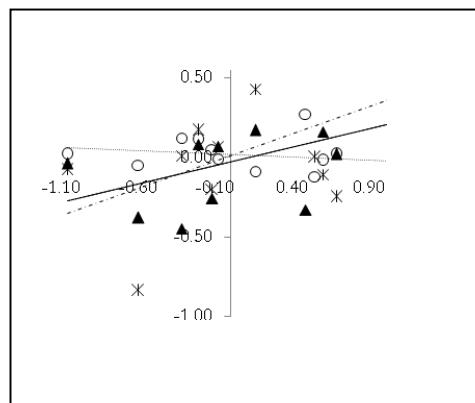
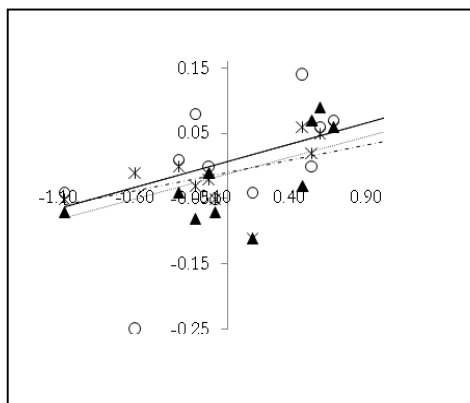
1254 **Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO**

1254 **Litter Size▲ Neonato Size○ RMC***

1255

Rainfall

1256



1257

1258

1259

1260

1261

1262

1263

1264

1265 **Min SVL▲ SVL mean* Max SVLO**

1265 **Litter Size▲ Neonato Size○ RMC***

1266

1267

1268 **FIGURE 5A.**

1269

1270

1271

1272

1273

1274

1275

1276

1277

1278

1279

1280

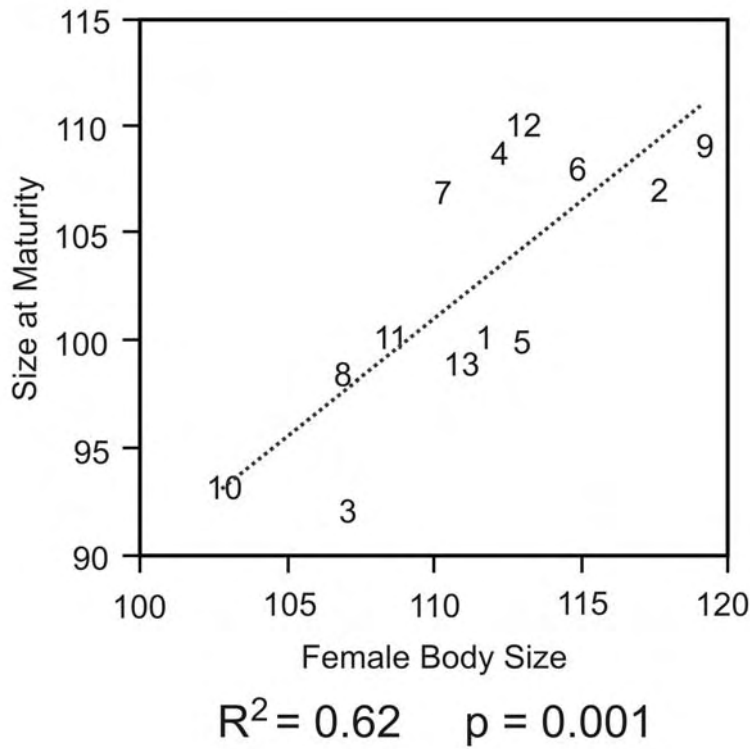
1281

1282

1283

1284

1285



1286 **FIGURE 5B.**

1287

1288

1289

1290

1291

1292

1293

1294

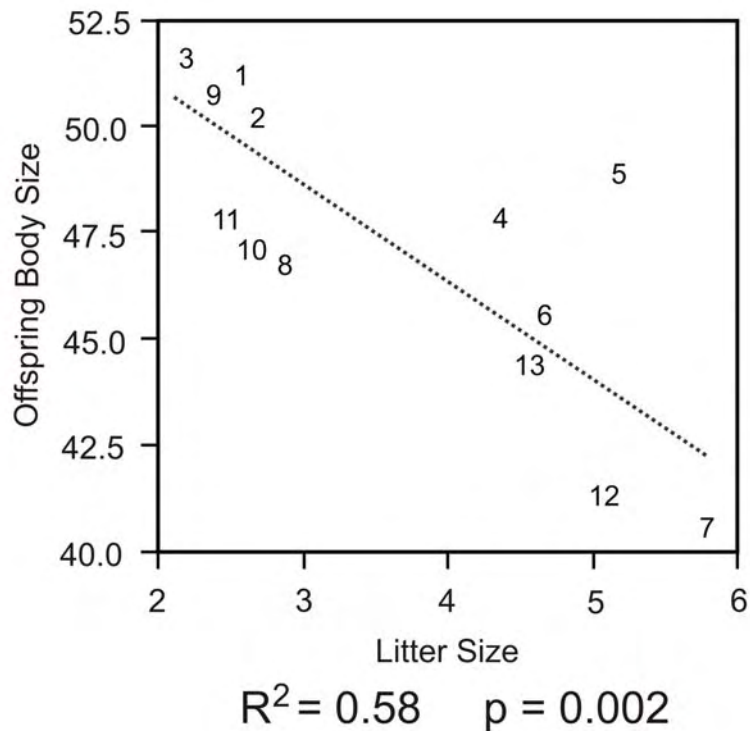
1295

1296

1297

1298

1299



1300 **FIGURE 6A.**

1301

1302

1303

1304

1305

1306

1307

1308

1309

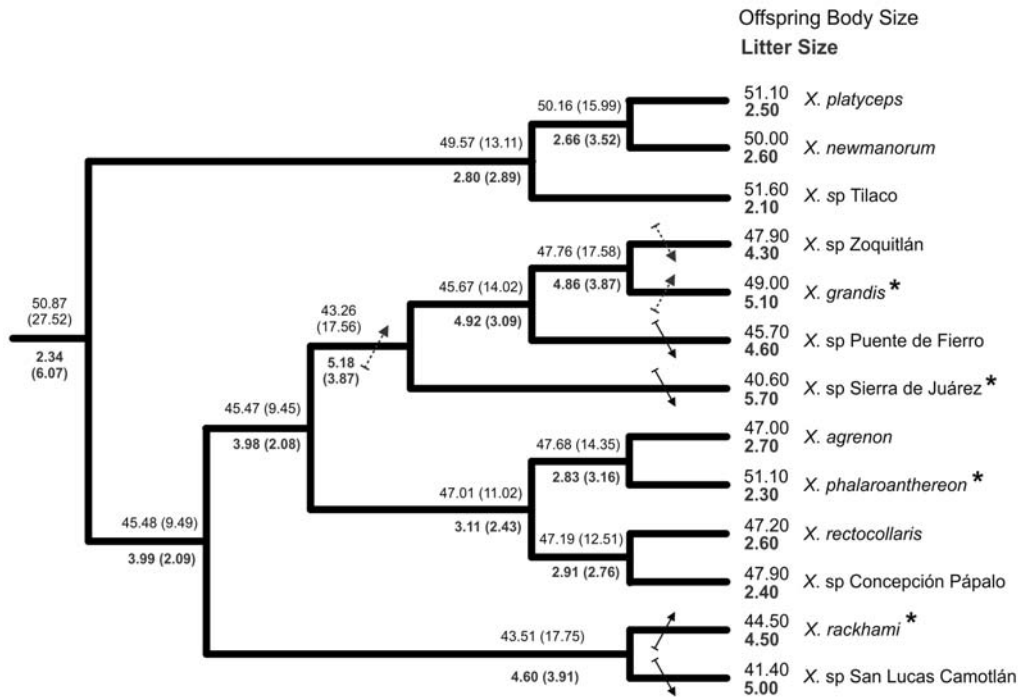
1310

1311

1312

1313

1314



1315 **FIGURE 6B.**

1316

1317

1318

1319

1320

1321

1322

1323

1324

1325

1326

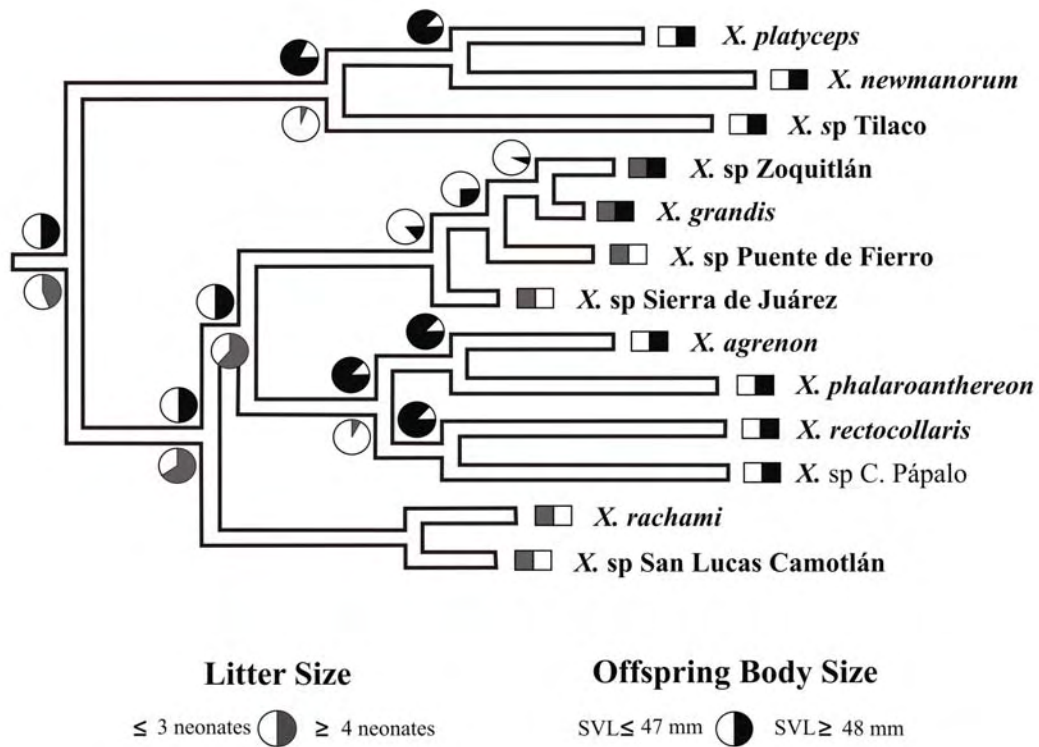
1327

1328

1329

1330

1331



DISCUSIÓN GENERAL

Avances en la Teoría

El principal objetivo de este trabajo, fue probar que los caracteres reproductivos de las especies del género *Xenosaurus* incluidos en este estudio, tienen un valor adaptativo dado por el ambiente donde habitan, y que cada especie estudiada presenta estrategias reproductivas que han evolucionado de manera independiente.

Los resultados obtenidos en este trabajo, demuestran que el tamaño corporal de las hembras (LHC) y la masa relativa de la camada (MRC) son afectados en mayor proporción por causas próximas, mientras que el tamaño de la camada y el tamaño de las crías parecen estar considerablemente influenciados por la filogenia. En cuanto al tamaño corporal de las hembras, trabajos realizados en reptiles escamados han mostrado que el tamaño corporal, disminuye al aumentar la altitud, y tiende a aumentar conforme se incrementa la temperatura (Angilletta *et al.* 2004, Ashton 2004, Sears y Angilletta 2004). En el caso de los miembros estudiados del género *Xenosaurus*, el tamaño de las hembras parece estar también influenciado por la temperatura ambiental, por lo que es posible observar un patrón general en que a menor temperatura ambiental, menor será el tamaño corporal de estas lagartijas. Por ejemplo, las hembras de *X. rectocollaris* que habitan a 2200 m. presentaron una LHC promedio de 102.9 mm; mientras que la LHC promedio de las hembras de *X. newmanorum* fue de 117.6 mm, que habita a los 780 m. (Zamora–Abrego *et al.* 2007). No obstante, también fue posible observar hembras de mayor tamaño corporal habitando a grandes altitudes; por ejemplo *X. phalaroanthereon* que habita a 2130 m., presentó LHC promedio de 119.2 mm. Esto podría deberse a que hembras de mayor talla pueden llegar conservan mejor el calor en ambientes templados (Ashton y Feldman 2003), tomando en cuenta que estas lacertilios son vivíparos y han sido determinados como termoconformistas (Ballinger *et al.* 1995, 2000, Lemos–Espinal *et al.* 1996, 1997, 1998, 2003; Lemos–Espinal y Rojas–González 2000). Estos resultados sugieren que el tamaño corporal en estos organismos ha evolucionado de manera independiente como probable respuesta a diferentes presiones de selección.

Con respecto a la MRC, es sabido que en lagartijas existe variación dependiendo del fotoperíodo. En zonas tropicales y subtropicales donde el fotoperíodo es más largo, los periodos de actividad son mucho más prolongados y el patrón reproductivo generalmente es continuo a través del año y por lo tanto, presentan mayor inversión reproductiva (Fitch 1970,

Lourdais *et al.* 2002). Por otro lado, en las zonas templadas el fotoperiodo es más corto y la estación reproductiva está limitada a unos cuantos meses, por lo que las hembras tienden a reproducirse anualmente o bianualmente, con baja inversión reproductiva (Fitch 1970, Stebbins 1985, Tinkle *et al.* 1993). En el caso de las lagartijas del género *Xenosaurus*, se observaron al menos dos patrones distintos. Las especies de clima tropical presentaron alta inversión reproductiva (*p. ej.*, *X. grandis*: MRC = 0.35); mientras que especies de climas templados, presentaron baja inversión reproductiva (*p. ej.*, *X. phalaroanthereon*: MRC = 0.16), resultado que apoya el patrón reconocido para lagartijas.

Por otra parte, el tamaño de la camada y el tamaño de las crías presentaron considerable inercia filogenética¹. Asimismo, la relación entre el tamaño de la camada y el tamaño de las crías parece presentar una fuerte restricción filogenética². Esto último puede deberse a conflictos o disyuntivas adaptativos, que es cuando la selección actúa sobre una característica que impide la evolución adaptativa en otra característica (Burt 2001).

En reptiles escamados, la relación tamaño/número de crías se ve afectada básicamente por tres causas: 1) *fluctuaciones ambientales*, que suelen tener un impacto sobre la mortalidad de las crías debido a factores como disponibilidad de alimento, estabilidad ambiental e intensidad de depredación (Niewiarowski 1992, 1994, Ji y Wang 2005); 2) *estructura morfológica*, particularmente la capacidad que tienen las hembras de almacenar internamente a las crías, determinada a su vez por restricciones físicas como el volumen máximo disponible para almacenarlas y el diseño corporal (Condgon y Gibbons 1987, Shine 1992, Du *et al.* 2005). En este sentido, tanto el número como el tamaño de las crías pueden encontrarse limitados en aquellos casos en los que un incremento en el tamaño o el peso de la hembra, conllevaría un aumento en el riesgo de morir (Forsman y Shine 1995, Sinervo y DeNardo 1996); y 3) *historia evolutiva del grupo* (Stearns 1984, Dunham y Miles 1985, Miles y Dunham 1993), que tiene como consecuencia que la selección natural actúe sobre tamaños fijos de camada, de tal manera que la producción de menos crías se compensa mediante un tamaño individual más grande. El hecho que la correlación entre el tamaño de la camada y el tamaño de las crías se ha mantenido a través de la historia evolutiva del género *Xenosaurus*, puede atribuirse básicamente a tres factores:

¹ Es la cantidad de variación explicada por similitud filogenética (Cheverud *et al.* 1985, Diniz-Filho *et al.* 1998, Lynch 1991, Morales 2000)

² Es la propiedad que puede poseer un carácter (posiblemente adaptativo en el ambiente en el que surgió), que limita el surgimiento de un nuevo estado de carácter (Blomberg y Garland 2002)

1) Retraso de tiempo evolutivo, es decir que el tiempo de divergencia de dos o más taxones cercanamente emparentados no ha sido el suficiente para que cada uno responda a las nuevas variables ambientales a las que están sujetas (Diniz–Filho *et al.* 1998, Wiens 2004). Sin embargo, este no podría ser el caso en este género de lagartijas, ya que es un grupo considerablemente antiguo (Estes 1975, Gauthier 1982, Estes *et al.* 1988, Vidal y Hedges 2005) y que ha presentado suficiente tiempo de divergencia entre las principales especies que lo conforman.

2) Selección estabilizadora, que opera para mantener sin cambio un carácter (*p. ej.*, el tamaño de la camada) en cada taxón representado a lo largo de la filogenia del grupo (Ridley 1996, Burt 2001). No obstante, para poder probar esta hipótesis, sería necesario realizar experimentos o pruebas de laboratorio para observar de que manera esta actuando la selección sobre una o varias características de historia de vida.

3) Conservatismo del nicho ecológico, cuando la selección de un hábitat determinado (*p. ej.*, el uso de grietas en el género *Xenosaurus*) puede limitar la respuesta (adaptación) a las variaciones ambientales, debido a que los individuos no pueden adaptarse a las condiciones para los cuales no están expuestos (Desdevises *et al.* 2003, Wiens 2004). Este último factor, sería el más probable debido a que todos los miembros de este género comparten el mismo uso de microhábitat, al ser habitantes estrictos de grieta de roca. No obstante, todavía haría falta investigar como afecta el microhábitat sobre la historia de vida de este género.

Líneas de investigación a futuro

Los caracteres reproductivos de cualquier especie, son el resultado de una combinación de factores entre los que se encuentran los ecológicos, los evolutivos y los compromisos entre caracteres (Stearns 1992, Roff 2002). Entender la contribución relativa de cada uno de estos factores, podría requerir de diferentes metodologías para poder explicar por qué hay determinadas estrategias reproductivas en especies cercanamente o lejanamente emparentadas. La teoría de evolución de historias de vida, esta basada en que existen al menos cuatro elementos combinados que pueden explicar la variación en estas estrategias (Stearns 1992, Roff 2002). Estos modelos teóricos son: 1) demografía, 2) genética cuantitativa y normas de reacción, 3) compromisos de historias de vida, y 4) efectos específicos del linaje. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo solo pueden ser discutidos bajo un contexto filogenético, debido a que no se emplearon los otros métodos que incluyen experimentos y

observaciones a largo plazo, para comprobar la hipótesis adaptativa. Esto deja un área de conocimiento muy amplia para el estudio de las historias de vida en este grupo de lagartijas.

En cuanto a la filogenia del grupo, existen dos aspectos que deben ser retomados en futuros trabajos. Primero, para el análisis de la evolución de los caracteres de historia de vida, sólo se tomó en cuenta un par de secuencias por especie estudiada, así como un solo gen mitocondrial (ND4); por lo que las relaciones entre los principales Clados no quedaron bien apoyadas en ambos análisis (MP y Bayesianos), tal como ocurrió en el primer Capítulo (*ver resultados*), que a pesar de incluir un mayor número de secuencias y otro gen mitocondrial (ND1), las relaciones entre los principales Clados también quedaron débilmente apoyadas. Esto es de suma importancia, ya que al aumentar la información al análisis filogenético (*p. ej.*, datos morfológicos o genes nucleares), se podría fortalecer los resultados obtenidos.

Posteriormente, incluir un mayor número de especies en los análisis, debido a que ni el **Clado B** (*Xenosaurus* sp Huehuetla + *X.* sp La Mojonera), ni el **Clado C** (*X. g. arboreus*) fueron incluidos en este trabajo. Así como en el **Clado F**, que contiene al menos siete especies de las cuales faltaron por estudiar a *X.* sp El Tejocote, *X.* sp Altamira Monteverde y *X. penai*; y del **Clado D**, que además de contener a *X. g. sanmartinensis* que tampoco fue incluido en el estudio, *X. g. rackhami* presenta una gran cantidad de poblaciones geográficamente distribuidas, que podrían presentar suficiente variabilidad intra-específica como lo reportado para *X. platyceps* (Rojas–González *et al.* 2008a, 2008b), tampoco fueron incluidos en este trabajo. Asimismo, todavía haría falta por resolver el *status* taxonómico de las poblaciones de las Sierras Negra y Huautla (Zoquitlán y Puente de Fierro, respectivamente), asignadas provisionalmente a “*cf. X. g. grandis*”. De esta manera se podría evidenciar de manera más clara los patrones obtenidos para las diferentes características reproductivas analizadas.

Dentro del contexto mismo de las historias de vida, futuros estudios deben considerar las posibles co-relaciones que tienen los caracteres reproductivos con otros componentes básicos de la adecuación, como por ejemplo la sobrevivencia y el crecimiento (Dunham *et al.* 1988, Stearns 1992, Roff 2002). Se ha demostrado que el tamaño a la madurez sexual está estrechamente relacionado con la sobrevivencia adulta (Shine y Charnov 1992, Charnov 2005), el tamaño de camada o nidada con la tasa el crecimiento poblacional (Clobert *et al.* 1998), y la inversión reproductiva, ya sea como frecuencia de puestas o masa relativa de la camada o nidada, con futuras reproducciones (Charnov 2002, Charnov *et al.* 2007); por lo que estos en conjunto, determinan cual es la estrategia de historias de vida de un organismo en un ambiente o

lugar determinado (Stearns 1992, Roff 2002). En este sentido, todavía es interesante estimar y analizar la sobrevivencia y el crecimiento, componentes que pueden ser obtenidos a través de análisis demográficos, con los cuales se podría cuantificar la importancia relativa de cada uno de los procesos demográficos desde un punto de vista más inclusivo, y así poder incluir estos resultados en el estudio comparativo, lo cual nos ayudaría a entender de mejor manera qué factores son importantes en la evolución de las historias de vida en el género *Xenosaurus*.

Finalmente, en este trabajo no se consideró el tipo de microhábitat utilizado como un factor determinante sobre la evolución de los caracteres de historia de vida, aunque es bien reconocido que en especies de hábitos fosoriales y saxícolas, su papel como modelador de estas características (Huey *et al.* 1974, Pianka 1986, Chapple 2003, Ashton 2005). Si bien, los resultados obtenidos en este trabajo demuestran el impacto que puede tener la historia evolutiva compartida sobre la evolución de los caracteres reproductivos, estos apuntan a que la historia de vida del género *Xenosaurus*, podría estar influenciado por el uso de grietas, como ocurre en otras especies saxícolas. En general, estas especies tienden a ser más longevas, con maduración tardía, presentan baja frecuencia reproductiva, con un periodo de apareamiento por año, una sola puesta/camada por año, con tamaños pequeños de puesta/camada (Ashton 2005, Chapple 2003), similar a lo reportado en los pocos miembros estudiados del género *Xenosaurus* (Lemos–Espinal *et al.* 2003, Zúñiga–Vega *et al.* 2005, 2007, Zamora–Abrego *et al.* 2007, Rojas–González *et al.* 2008a, 2008b). Sin embargo, debido a que todos los *Xenosaurus* son habitantes estrictos de grietas, la dirección de los cambios solo podría ser determinada con ayuda de grupos externos, tanto cercanamente como lejanamente emparentados, como por ejemplo especies pertenecientes a los géneros *Abronia*, *Lepidophyma*, *Xantusia*, *Tropidurus* y *Platynotus*, entre otras, que también son de hábitos saxícolas.

Literatura Citada

- Angilletta, M. J., T. D. Steury, and M. W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integr. Comp. Biol.* 44:498-509
- Ashton, K. G. and C. R. Feldman. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163
- Ashton, K.G. 2004. Comparing phylogenetic signal in intraspecific and interspecific body size datasets. *J. Evol. Biol.*, 17: 1157 – 1161.
- Ashton, K.G. 2005. Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. *J. Herpetology*, 39: 389 – 395.
- Ballinger R.E., J.A. Lemos-Espinal and G.R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna and Environ.*, 35: 179–183.
- Ballinger, R.E., J.A. Lemos-Espinal, S. Sanoja Sarabia and N.R. Caody. 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica*, 27(1): 128–132.
- Blomberg, S.P. and T. Garland Jr. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.*, 15: 899 – 910.
- Burt, B.B. 2001. Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary patterns. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72: 509 – 517.
- Chapple, D.G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian Scincid genus *Ergenia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs*, 17: 145 – 180.
- Charnov, E. L. 2002. Reproductive effort, offspring size, and benefit/cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4:749–758.
- Charnov, E. L. 2005. Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span. *Evolutionary Ecology Research* 7:1221–1222.
- Charnov, E. L. R. Warne, and M. Moses. 2007. Lifetime reproductive effort. *American Naturalist*, 170(6): E129 – E142.
- Cheverud, J.M., M. Dow and W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 39: 1335 – 1351.
- Clobert, J., T. Garland, Jr., 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.
- Congdon, J. D. and J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size—a challenge to optimal egg size theory. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 84:4145-4147
- Desdevises, Y., P. Legendre, L. Azouzi and S. Morand. 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution*, 57: 2647 – 2652.
- Diniz-Filho, J.A.F., C.E.R. de Sant’Ana and L.M. Bini. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52: 1247 – 1262.
- Du, W., J. Xiang and R. Shine. 2005. Does body volume constrain reproductive output in lizards? *Biol. Lett.*, 1: 98 – 100.
- Dunham A.E. and D.B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*, 126: 231 – 257.
- Dunham, A.E., D.B. Miles and D.N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Chapter 7 (pp. 441-522) in Gans, C. and R.B. Huey (eds.) *Biology of the Reptilia*, Volume 16, Ecology B. Defense and Life History. Alan R. Liss, Inc., New York.

- Estes, R. 1975. Lower vertebrates from the Fort Union Formation, Late Paleocene, Big Horn Basin, Wyoming. *Herpetologica*, 31(4): 365-385.
- Estes, R., K. de Queiroz, and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata; 119–281 in R. Estes and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Stanford.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* 52: 1-247.
- Forsman, A. & Shine, R. 1995. Sexual size dimorphism in relation to frequency of reproduction in turtles (Testudines: Emydidae). *Copeia* 1995: 727-729.
- Gauthier, J. A. 1982. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contributions to Geology*, University of Wyoming 21:7–54.
- Huey, R.B., E.R. Pianka, M.E. Egan and L.w. Coons. 1974. Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*). *Ecology*, 55: 304 – 316.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith and R. E. Ballinger. 1996. Natural history of the mexican knob-scaled lizard, *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetol. Nat. Hist.* 6: 151-153.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith and R. E. Ballinger. 1996. Neonate-female associations in *Xenosaurus newmanorum*: a case of parental care in a lizard?. *Herpetol. Rev.* 28: 22-23.
- Lemos-Espinal, J.A. and R.I. Rojas-González. 2000. Observations on neonate size and litter sex ratio of the crevice dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetological Review*, 31: 153.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History*, 5: 181 – 186.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. 2003. Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica*.
- Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine, D. DeNardo, G. Naulleau and M. Guillon. 2002. Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. *J. Animal Ecol.*, 71: 470 – 479.
- Lynch, M. 1991. Methods for analysis of comparative data in evolutionary biology. *Evolution*, 45: 1065 – 1080.
- Miles, D.B. and A.E. Dunham. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 587 – 619.
- Morales, E. 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteracea): a comparative approach. *Evolution*, 54: 475 – 484.
- Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. Chapter 2 (pp. 31-49) in L.J. Vitt and E.R. Pianka (eds.) *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton Univ. Press.
- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards: Analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press., Princeton New Jersey.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. 2nd edn. Blackwell Science, Cambridge, M.A.
- Roff, D.A. 2002. *The evolution of the life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Rojas-González, I. R., C. Jones, J. J. Zúñiga-Vega and J. A. Lemos-Espinal. 2008a. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia*, 29(2): 245-256.
- Shine R. and L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *Am. Nat.* 139:1257-1269.

- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution*, 46(3): 828 - 833.
- Shine, R., and E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist* 139:1257–1269.
- Sinervo B. and D. F. De Nardo. 1996. Cost of reproduction in the wild: Path analysis of natural selection and experimental test of causation. *Evolution*, 50(3): 1299 - 1313.
- Stearns, S. C. 1992 *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, pp. 249.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123:56-72.
- Tinkle D.W., A.E. Dunham, and J. D. Congdon. 1993 Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology* 74:2413-2429.
- Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58: 193 – 197.
- Zamora-Abrego, J.G., J.J. Zúñiga-Vega and A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits whitn the lizard genus *Xenosaurus*. *J. of Herpetology*, 41: 629 – 636.
- Zúñiga-Vega, J.J. T. Valverde, R. I. Rojas-González and J.A. Lemos-Espinal. 2007. Analysis of the population dynamics o fan endangered lizard (*Xenosaurus grandis*). *Copeia*, 2007: 324-335.
- Zúñiga-Vega, J.J., R.I. Rojas-González, J.A. Lemos-Espinal and E. Pérez-Trejo. 2005. Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *J. Herpetology*, 39(3): 433 – 443.