



## Ciclo reproductor de *Sceloporus ochoterenae* en el estado de Morelos, México

### Reproductive cycle of *Sceloporus ochoterenae* from Morelos State, Mexico

María Guadalupe Bustos-Zagal<sup>1</sup>, Fausto R. Méndez-de la Cruz<sup>2</sup>, Rubén Castro-Franco<sup>1\*</sup>, Maricela Villagrán-Santa Cruz<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Chamipa 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

<sup>2</sup> Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

<sup>3</sup> Laboratorio de Biología de la Reproducción, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-515, 04510, México, D. F., México.

\*Correspondencia: castro@uaem.mx

**Resumen.** Se estudió el ciclo de reproducción de *Sceloporus ochoterenae* en una población que vive en un relict de selva baja caducifolia en el centro de Morelos. Los machos con longitud hocico-cloaca (LHC) promedio de  $49.53 \pm 2.40$  mm, son más grandes y más pesados ( $x = 3.66 \pm 0.68$  g) que las hembras (LHC  $46.37 \pm 2.08$  mm, peso  $3.34 \pm 1.23$  g), lo que revela dimorfismo sexual como ocurre en otras especies de lagartijas sceloporinas. Existen diferencias en los ciclos de reproducción entre los sexos, los machos inician la actividad reproductora en marzo con la máxima actividad en mayo, y las hembras al inicio de la temporada de lluvias (mayo), con el periodo de mayor actividad durante la temporada de lluvias (julio). La temperatura y precipitación están correlacionadas positivamente con los ciclos de reproducción de machos y hembras. El tamaño promedio de la nidada, fue de 5 huevos y se relaciona positivamente con el tamaño de las hembras. En contraste, el tamaño y peso de las hembras no tuvieron efecto significativo sobre la masa relativa de la nidada (promedio = 0.245). En general, las características reproductoras de la población de Morelos son diferentes a las observadas en Guerrero.

Palabras clave: dimorfismo sexual, reproducción, características reproductoras, *Sceloporus ochoterenae*, Morelos.

**Abstract.** We studied the reproductive cycle of *Sceloporus ochoterenae* from the population that occurs in a relict tropical deciduous forest in central Morelos. Males are significantly larger in snout vent-length (SVL)  $49.53 \pm 2.40$  mm, and heavier ( $x = 3.66 \pm 0.68$  g) than females (SVL  $46.37 \pm 2.08$  mm, weight  $3.34 \pm 1.23$  g), which indicate that this species, like many other sceloporines is sexually dimorphic. There are differences in reproductive cycles between sexes; males begin reproductive activity in March with maximum activity in May, whereas females start reproduction at the beginning of the rainy season (May), with highest period during the rainy season (July). Precipitation and temperature are correlated positively with the reproductive cycles of males and females. The average clutch was 5 eggs and was positively related to female size. In contrast, size and weight of females had no significant effect on relative clutch mass (mean = 0.245). In general, the reproductive characteristics of this Morelos' population are different from those observed in Guerrero.

Key words: sexual dimorphism, reproduction, reproductive characteristics, *Sceloporus ochoterenae*, Morelos.

### Introducción

La lagartija phrynosomatida, *Sceloporus ochoterenae*, es endémica de la cuenca del río Balsas, México, con distribución en varias localidades de Michoacán, Guerrero, Morelos, Puebla y Oaxaca (Davis y Dixon, 1961; Flores-Villela, 1993; Casas-Andreu et al., 1996; Pérez-Ramos et al., 2000; Canseco-Márquez et al., 2003, Castro-Franco y

Bustos, 2003). Un estudio previo sobre la reproducción en 2 localidades del estado de Guerrero, mostró variaciones locales en las características reproductoras, asociadas con variaciones en la morfología de las hembras (Smith et al., 2003). Sin embargo, la ausencia de datos de reproducción en otras localidades limita interpretaciones sobre la plasticidad de la especie cuando es expuesta a distintos ambientes. Usualmente, la variación en las condiciones ambientales locales, se asocia con cambios en la disponibilidad de recursos y éstos, a su vez, inducen variación en las características reproductoras de diversas especies, incluso dentro de una misma población en

distintos años (Tinkle et al., 1970; Ballinger, 1977; Marion, 1982; Vitt, 1983; Colli, 1991; Castillan y Bauwens, 2000; Rhen, 2002).

En este trabajo se estudió el ciclo reproductor de machos y hembras, el tamaño del cuerpo al que se alcanza la madurez, la masa relativa de la nidada y el tamaño y volumen del huevo de una población de *Sceloporus ochoterenae* que vive en la región centro de Morelos, México.

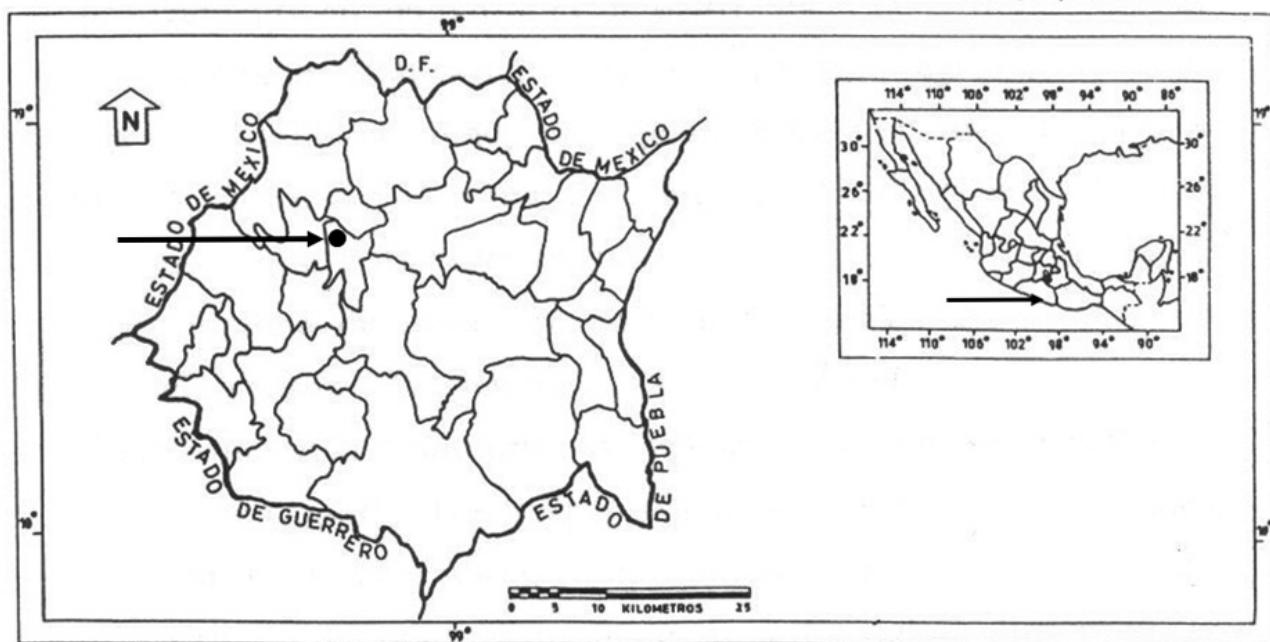
## Materiales y métodos

El área de estudio se ubica en el cerro Calera Chica ( $18^{\circ} 51' 21.90''$  N,  $99^{\circ} 11' 97''$  O, a 1 230 m snm) al sur del poblado de Jiutepec, en el centro de Morelos, México (Fig. 1); es un relictto de selva baja caducifolia (López y Barrera, 1976) con algunos elementos remanentes de *Ipomoea intrapilosa* (cazahuate), *Acacia cymbispina* (huisache) y *Guazuma ulmifolia*. El clima es del tipo cálido subhúmedo Awo" (i)g con lluvias en verano y porcentaje de lluvia invernal menor del 5 %. La precipitación media anual varía entre 800 y 1 000 mm, la temperatura media anual es de  $24.3^{\circ}$  C, y el cociente precipitación/temperatura es 33.5. La mayor precipitación ocurre en septiembre con 195 mm (190-200) y la mínima entre diciembre y marzo con menos

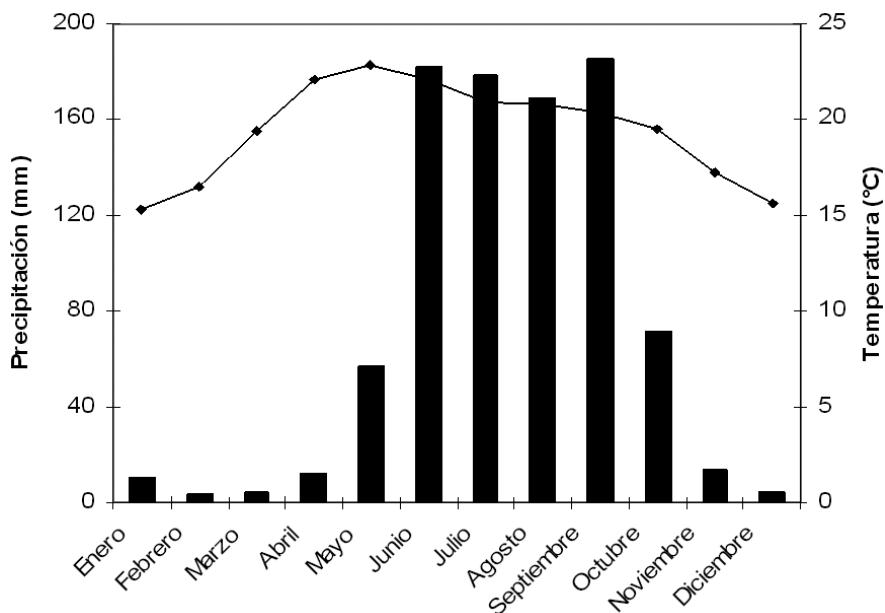
de 5 mm (Fig. 2). Las temperaturas más altas ( $27.8^{\circ}$  C) se presentan en mayo y las más bajas ( $20.5^{\circ}$  C) entre diciembre y enero (García, 1964).

Se realizaron salidas de campo durante el año de 1986, a razón de 2 salidas por mes, donde se obtuvieron 82 machos y 47 hembras adultas. Las capturas se realizaron utilizando ligas, cañas de pescar, y algunas veces las manos. Se tomó nota de sexo, fecha de captura y estación del año. Los ejemplares fueron sacrificados en el laboratorio con dosis pequeñas de pentobarbital sódico en inyección intraperitoneal o por congelamiento. Con el material en fresco y con la ayuda de un vernier digital (0.01 mm) y una balanza analítica (0.001 g) se determinó longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), y peso total en gramos (0.1g). Posteriormente, se examinaron los tractos reproductores para conocer el estadio de reproducción. En hembras, los ovarios fueron extraídos y revisados bajo el microscopio para determinar el estadio de desarrollo de los folículos, y se separaron en vitelogénicos y no vitelogénicos; se contaron y midieron con un vernier digital (0.01 mm). Los huevos en el oviducto también fueron contados, medidos (largo  $\times$  ancho) y pesados. En machos, la longitud y amplitud de ambos testículos fue determinada con un vernier (0.01 mm) y se pesaron con una balanza analítica (0.001 g).

De los datos de LHC, LC y peso se obtuvo el promedio, desviación estándar (DE), valores mínimo y máximo, y



**Figura 1.** El punto oscuro indica la ubicación geográfica del cerro Calera Chica al sur del poblado de Jiutepec, región centro oriente de Morelos, México.



**Figura 2.** Climograma de la zona de estudio. Las barras oscuras representan la precipitación y la línea la temperatura.

coeficiente de variación ( $CV = DE/\text{promedio} \times 100$ ). Las diferencias en LHC y peso de machos y hembras fueron estimadas con una prueba de *t*-student. Asimismo, se calculó un índice de dimorfismo sexual con el cociente LHC de machos/ LHC de hembras.

El tamaño de la nidada se obtuvo mediante 2 conteos: de folículos ováricos vitelogénicos preovulatorios y de huevos completamente formados en el oviducto, con el objeto de estimar posibles diferencias entre ambos, usando una prueba de *U* de Mann-Whitney. La masa relativa de la nidada (MRN) fue determinada con el cociente peso de los huevos / peso de las hembras sin huevos (Shine, 1992). El volumen de huevos y testículos, se estimó con la fórmula de un elipsoide  $V = 4/3\pi(\frac{1}{2}L)(\frac{1}{2}W)^2$ , donde L es la longitud mayor (largo) y W longitud menor (ancho). Los cambios mensuales y las diferencias entre los ciclos de reproducción en ambos sexos, fueron estimados con ANOVA de una vía y pruebas *post hoc* de Tukey (Zar, 1999).

Las diferencias entre los valores más altos de las variables respuesta volumen testicular y desarrollo folicular, entre machos y hembras, se estimaron con análisis de covarianza (ANCOVA), donde el mes determina la variación y la longitud hocico-cloaca (LHC) es la covariada (Zar, 1999).

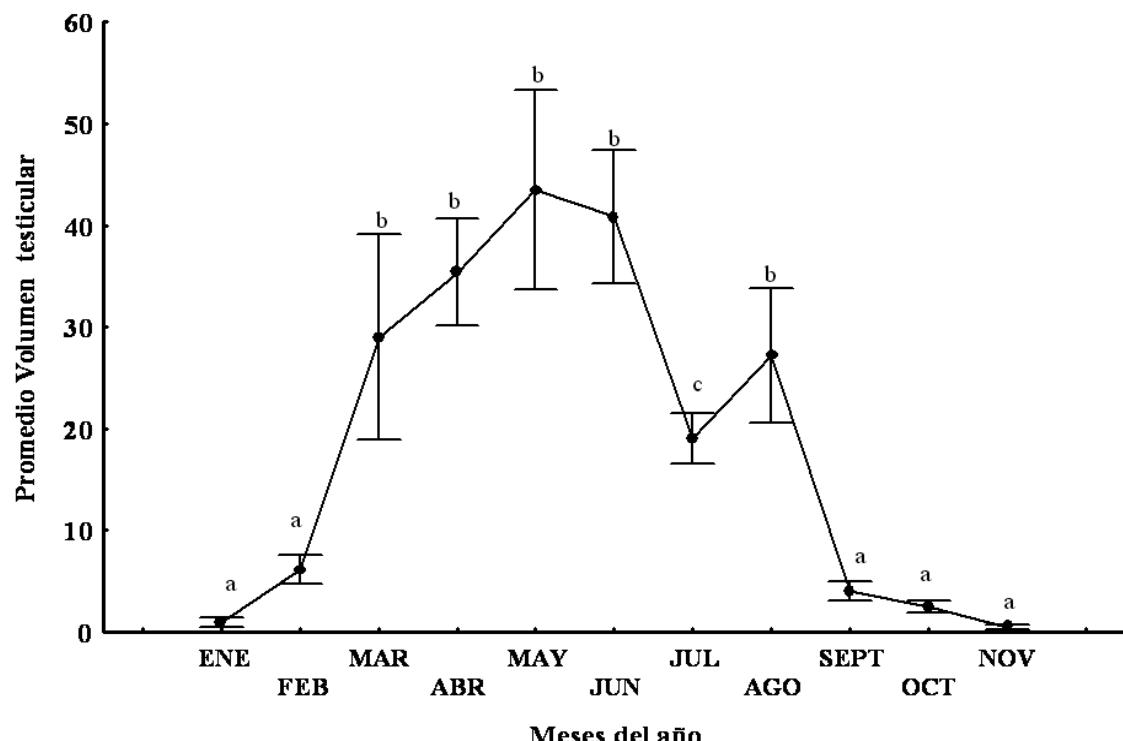
El efecto de los factores ambientales precipitación y temperatura de la zona de estudio, al inicio de la actividad reproductora en ambos sexos, se estimó con análisis de regresión múltiple. El efecto del tamaño de cuerpo (LHC)

y peso de las hembras, sobre el tamaño de la nidada, masa relativa de la nidada, tamaño y volumen de los huevos fue estimado con análisis de regresión lineal simple (Zar, 1999). Todos los análisis se procesaron con el software Statistica 6.0.

## Resultados

Los machos sexualmente maduros tienen un tamaño promedio de LHC de 49.53 mm ( $44.0-55.8 \pm 2.40$ ,  $CV=4.8\%$ ,  $n=69$ ), LC 79.98 mm ( $53.0-99.0 \pm 11.13$ ,  $n=69$ ) y peso de 3.66 g ( $2.61-5.38 \pm 0.68$ ,  $CV=18.57\%$ ,  $n=69$ ). Las hembras maduras tienen una LHC de 45.70 mm ( $31.0-66.0 \pm 7.44$ ,  $CV=16.28\%$ ,  $n=63$ ), LC 63.0 mm ( $41.0-111.0$ ,  $n=63$ ) y peso de 3.34 g ( $2.20-9.00 \pm 1.23$ ,  $CV=36.82\%$ ,  $n=63$ ), lo que muestra que los machos en promedio son 3.83 mm más grandes y 0.32 g más pesados que las hembras. Una prueba de *t*-student mostró que estas diferencias son suficientemente significativas para considerar dimorfismo en LHC ( $t=4.90$ ,  $P=0.000003$ ) y peso ( $t=2.07$ ,  $P=0.040693$ ) entre los sexos. El valor del índice de dimorfismo en tamaño de cuerpo en esta especie fue de 1.06.

El ciclo de reproducción de los machos se muestra en la figura 3. El primer incremento significativo (*Tukey* = 0.000219) del volumen testicular en el año, ocurre en marzo ( $x = 29.02 \pm 6.37$ ), y alcanza los picos más altos en mayo ( $x = 43.50 \pm 9.32$ ) y junio ( $x = 40.84 \pm 13.54$ ).



**Figura 3.** Cambios en el volumen testicular de *Sceloporus ochoterenae* a lo largo del año. Letras iguales indican similitud en el volumen entre los meses. Letras diferentes (a, b, c) representan diferencias significativas ( $P \leq 0.05\%$ ). Las líneas señalan el intervalo de confianza ( $P = 0.95\%$ ) y los puntos negros el promedio de cada mes.

En el mes de julio, el ciclo muestra una disminución no significativa ( $x = 19.02 \pm 3.01$ ); sin embargo, vuelve a incrementarse en el mes de agosto ( $x = 27.20 \pm 6.35$ ), para finalizar en septiembre, y volver a los niveles más bajos en el periodo de octubre a noviembre. El volumen testicular cuando inicia la actividad reproductora, se relaciona en forma positiva y significativa con la temperatura ( $r = 0.897, F = 114.81, P = 0.00000, R^2 = 0.8485, n = 44$ ), pero no con la precipitación ( $r = 0.040, P = 0.000037, n = 44$ ).

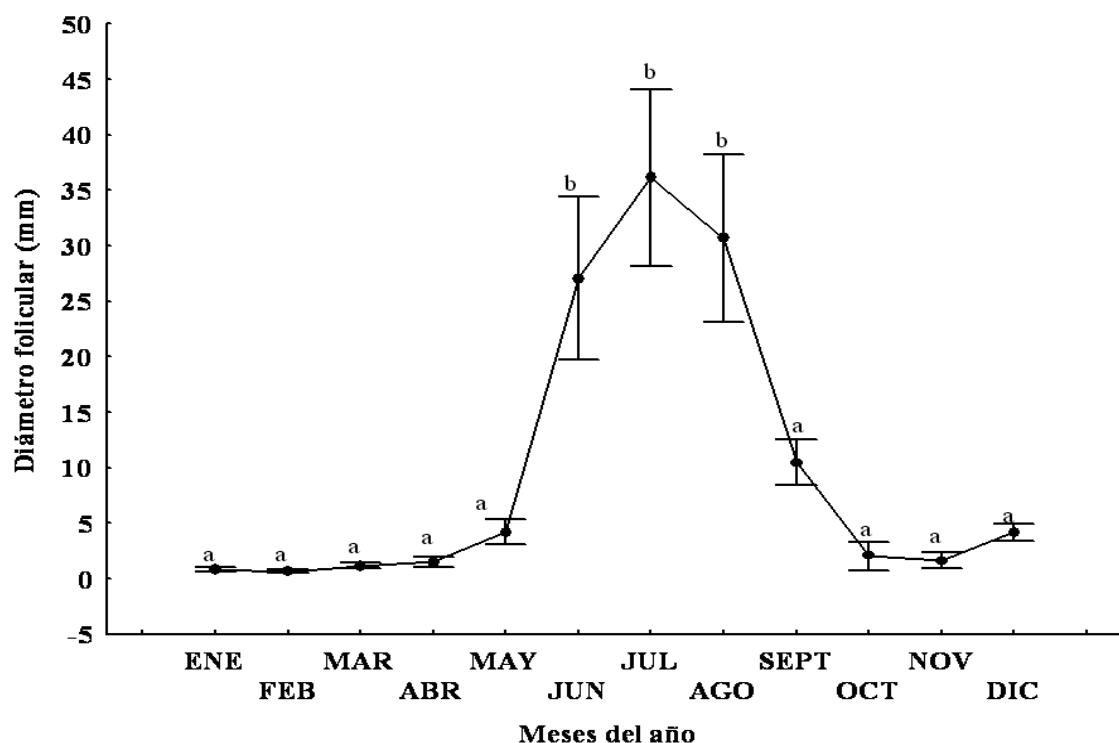
El ciclo de desarrollo folicular se muestra en la figura 4. Durante los primeros meses del año (marzo-abril), los folículos ováricos, miden en promedio 1.16 mm de diámetro ( $0.59 - 3.01 \pm 0.577, n = 155$  folículos). En mayo, cuando se presentan las temperaturas más altas, las hembras empiezan a depositar vitelo y el diámetro de los folículos se incrementa a 4.2 mm ( $1.50 - 4.67 \pm 1.2, n = 70$  folículos). El primer incremento significativo ( $Tukey = 0.000720$ ) en el diámetro folicular debido a la vitelogénesis ocurre en junio ( $x = 27.08 \pm 15.75$ ), con el pico más alto en julio ( $x = 36.12, 29.50 - 40.0 \pm 5.0$ ), y se mantiene alto hasta el mes de agosto ( $x = 30.66, 28.00 - 34.00 \pm 3.05$ ).

En septiembre ya ocurrió la ovulación en todas las hembras y el ovario permanece en quiescencia hasta

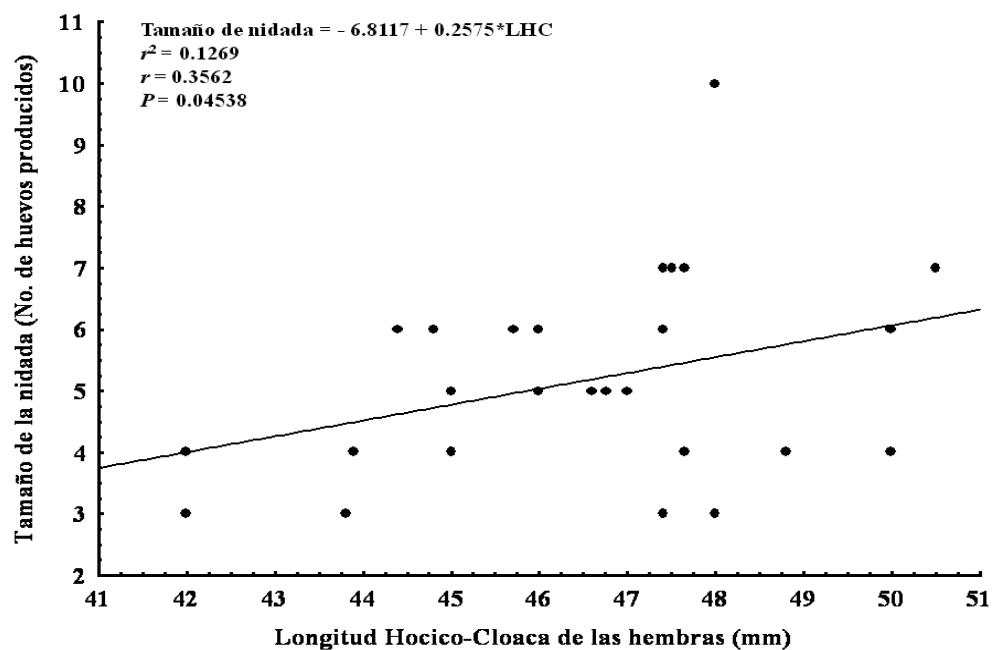
el mes de mayo. Durante los meses en que se inicia la actividad reproductora, el diámetro folicular se relaciona en forma positiva y significativa con la temperatura ( $r = 0.639, F = 29.02, P = 0.00000, R^2 = 0.5227, n = 27$ ), pero no con la precipitación ( $r = 0.133, P = 0.00000, n = 27$ ). El ANCOVA entre los picos de mayor actividad de los ciclos de reproducción mostró diferencias significativas ( $F = 9.044, P = 0.00354, n = 78$ ) entre los 2 sexos.

Las primeras crías fueron observadas en septiembre y presentaron una LHC promedio de 23.12 mm ( $17.0 - 27.0 \pm 3.27, n = 22$ ). El tamaño de la nidada fue de 5 huevos, estimado a partir de huevos en los oviductos ( $3-7 \pm 1.24, n = 10$  hembras) y no hubo diferencias significativas ( $F = 0.098, P = 0.75589$ ) con el tamaño de la nidada, estimado a partir de folículos ováricos ( $x = 5, 3-10 \pm 1.96, n = 22$  hembras). En consecuencia, la suma de los datos de huevos en los oviductos y folículos ováricos fue considerada para el análisis de regresión. Este análisis mostró un valor relativamente bajo, con efecto significativo de la LHC sobre el tamaño de la nidada ( $r = 0.356, F = 4.35, P = 0.04538, n = 32$ ) (Fig. 5). Sin embargo, el peso de las hembras no tuvo efecto ( $r = 0.2000, F = 1.25, P = 0.27162, n = 32$ ).

El tamaño promedio de los huevos calcificados fue de



**Figura 4.** Cambios en el diámetro folicular de *Sceloporus ochoterenae* a lo largo del año. Letras iguales indican similitud en el volumen entre los meses. Letras diferentes (a, b) representan diferencias significativas ( $P \leq 0.05\%$ ). Las líneas señalan el intervalo de confianza ( $P = 0.95\%$ ) y los puntos negros el promedio de cada mes.



**Figura 5.** Análisis de regresión del efecto de la longitud hocico-cloaca de las hembras sobre el tamaño de la nidada en *Sceloporus ochoterenae*.

9.30 mm de largo ( $6.0 - 11.8 \pm 1.42, n = 41$ ) y 5.60 mm de ancho ( $3.8-7.8 \pm 0.83, n = 41$ ), con volumen de  $159.69 \text{ mm}^3$  ( $46.77 - 365.57 \pm 65.42, n = 41$ ) y peso de 0.1474 g ( $0.0434 - 0.3397 \pm 0.061$ ). El peso de las hembras no tuvo efecto sobre el peso promedio de los huevos ( $r = 0.2902, F = 0.6439, P = 0.44866, n = 9$ ). La masa relativa de la nidada (MRN) tuvo un valor promedio de 0.245 ( $0.147-0.508 \pm 0.108, n = 9$ ) y no se relaciona significativamente con la LHC ( $r = 0.1944, F = 0.274, P = 0.6164, n = 9$ ) ni con el peso de las hembras ( $r = 0.100, F = 0.0698, P = 0.7991, n = 9$ ).

## Discusión

Nuestros resultados muestran la existencia de dimorfismo sexual en el peso y tamaño de cuerpo de *S. ochoterenae* como se ha registrado en varias especies del género *Sceloporus* (Fitch, 1978). El tamaño de cuerpo de machos ( $x = 49.53 \text{ mm}$ ) y hembras ( $x = 45.70 \text{ mm}$ ) de la población de Morelos fue mayor que el registrado en lagartijas del cañón del Zopilote (machos = 43.7 mm, hembras = 41.7 mm) y las montañas de Acatlán (machos = 47.8, hembras = 43.1), Guerrero (Smith et al., 2003). Estas diferencias en tamaño pueden ser atribuidas a las condiciones climatológicas regionales, particularmente a la aridez que en muchos casos limita el desarrollo de los organismos. Aunque Guerrero y Morelos forman parte de la cuenca del río Balsas, los regímenes de temperatura ( $21.9^\circ\text{C}$ ) y humedad (873.95 mm) anual promedio del cañón del Zopilote y Montañas de Acatlán son menores que los registrados en Jiutepec, Morelos (<http://smn.cna.gob.mx/>).

El fenómeno de machos más grandes que las hembras es común en varias especies de lagartijas (Copper y Vitt, 1989; Anderson y Vitt, 1990). Se ha planteado que esto ocurre porque con frecuencia los machos de tamaño grande tienen más éxito en encuentros agonísticos intrasexuales. La ventaja en la competencia por el apareamiento se traduce en mayor número de cópulas por parte de los machos grandes (Cox et al., 2003). Parece no haber duda en que el dimorfismo es producto de la selección sexual (Anderson, 1994); sin embargo, aunque se han realizado propuestas alternativas (divergencia intraespecífica del nicho-Shine, 1989; selección del tamaño de presa y costo de forrajeo-Schoener, 1967; Preest, 1994), no hay una explicación general para este fenómeno, por lo que se sugiere realizar más investigación en este campo.

*Sceloporus ochoterenae* tiene un ciclo de actividad reproductora estacional similar al observado en especies de ambientes de selva baja caducifolia como *S. graciosus*, *S. pyrocephalus* y *S. siniferus* (Davis y Dixon, 1961; Fitch,

1970; Fitch, 1978; Valdez-Gonzales y Ramírez-Bautista, 2002). Las hembras inician el desarrollo folicular en mayo, cuando se presentan las primeras lluvias del año. Este patrón de actividad reproductora, estrechamente asociado con la temporada de lluvias, se puede interpretar como una respuesta adaptativa en especies que viven en ambientes tropicales secos. El efecto de la lluvia como inductor en la producción de alimento y promotor de la formación de vitelo ha sido observado en *S. mucronatus* y *S. variabilis* (Méndez de la Cruz et al., 1992; Benabib, 1994).

Los machos inician el desarrollo testicular al inicio de la primavera, 2 meses antes que las hembras. Este fenómeno, que podría ser derivado de otro, conocido como protandria (Olsson et al., 1999), tiene como finalidad que los machos obtengan mayor adecuación, debido a la competencia intrasexual.

El tamaño de la nidada en la población de Morelos ( $5 \pm 1.24$ ) es diferente del tamaño observado en las poblaciones del cañón del Zopilote ( $4.2 \pm 0.6$ ) y montañas de Acatlán, Guerrero ( $8.3 \pm 0.4$ ) (Smith et al., 2003), lo que indica variación geográfica, como ha sido observado en varias especies de reptiles (Fitch, 1985). Sin embargo, además del factor geográfico, y a diferencia de lo observado en las poblaciones de Guerrero, el tamaño de la nidada de nuestra población tuvo efecto en el tamaño de cuerpo. Si bien es cierto que el tamaño de cuerpo y tamaño de la nidada o camada están asociados en varias especies de lagartijas (*S. formosus*-Guillette y Sullivan, 1985; *Calotes versicolor*- Shanbhag et al., 2000; *Cnemidophorus* (ahora *Aspidoscelis*) *communis*-Ramírez-Bautista y Pardo de la Rosa, 2002; *S. aeneus* y *S. bicarinatus*-Rodríguez-Romero et al., 2002), no está claro aún, por qué este tipo de relación no ocurre en otras especies (*S. gadoviae*-Lemos-Espinal, et al., 1999; *S. spinosus* y *S. horridus*-Valdez-Gonzales y Ramírez-Bautista, 2002; *Urosaurus b. bicarinatus*-Ramírez-Bautista et al., 1995).

En general, el tamaño de la nidada de *S. ochoterenae* en la población estudiada es similar al observado en *S. pyrocephalus*, *S. jalapae* y *S. graciosus* (Cuadro 1), especies de tamaño pequeño que pertenecen a diferentes grupos. Sin embargo, aunque un tamaño de nidada pequeño parece ser el patrón en lagartijas pequeñas que viven en ambientes tropicales secos, esto también ocurre con *S. bicarinatus* y *S. aeneus* de ambientes fríos de alta montaña y vida corta (Rodríguez- Romero et al., 2002). Se sugiere que además del factor tamaño de cuerpo, el estrés ambiental es una limitante que contribuye al desarrollo de este patrón.

Explicar los mecanismos que regulan las variaciones en el tamaño de la camada, masa relativa de la nidada, incluso de un año a otro y al interior de poblaciones locales,

sin duda es un tema interesante, y un desafío para dirigir investigación en este sentido, con el objeto de construir teorías de historias de vida más integradas.

### Agradecimientos

Este artículo se produjo durante la estancia de la primera autora (María Guadalupe Bustos Zagal) en el programa de posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México. El proyecto fue financiado por el Programa SUPERA de la Secretaría de Educación Pública, el cual otorgó una beca para concluir la fase de campo de esta investigación. Agradecemos los comentarios de los revisores anónimos que contribuyeron a mejorar este manuscrito.

### Literatura citada

- Anderson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey. 624 p.
- Anderson, R. A. y L. J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145-157.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628-635.
- Bell, E. L., H. M. Smith y D. Chiszar. 2003. An annotated list of the species-group names applied to the lizard genus *Sceloporus*. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 90:103-174.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical population of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8:160-180.
- Canseco-Márquez L., G. Gutiérrez-Máyen., H. M. Smith y D. Chilar. 2003. Geographic distribution *Sceloporus ochoterenae*. *Herpetological Review* 34:385
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez de la Cruz y J. L. Camarillo. 1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 69:1-35.
- Castro-Franco, R. y M. G. Bustos Z. 2003. Lagartijas de Morelos, México: distribución, hábitat y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 88:123-142.
- Castilla, A. M. y D. Bauwens. 2000. Reproductive characteristics of the lacertid *Proctorectes atrata*. *Copeia* 3:748-756
- Colli, G. R. 1991. Reproductive ecology of the *Ameiva ameiva* (Sauria: Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia* 4:1002-1012.
- Cooper, W. E. y L. J. Vitt. 1989. Sexual dimorphism of the head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist* 133:729-735.
- Cox, R. M., S. L. Skelly y H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptative hypothesis for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- Davis, W. B. y R. J. Dixon. 1961. Reptiles (exclusive of snakes) the Chilpancingo, region, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 74:37-56.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication* 52:1-247.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 51:441-461.
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication* 76:1-75.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Carnegie Museum of Natural History Special Publication* 17:1-73.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Instituto de Geografía, UNAM, México*, D. F. 246 p.
- Guillet, L. J. Jr. y W. P. Sullivan. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus formosus*. *Journal of Herpetology* 19:474-480.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. Ballinger. 1999. Reproduction in gadw's spiny lizard *Sceloporus gadoviae* (Phrynosomatidae), from arid tropical, México. *Southwestern Naturalist* 44:57-63.
- López, M. R. y A. Barrera. 1976. La vegetación de Morelos, México. Algunos elementos para la clasificación de sus tipos principales. *Analecta* 3:39-51.
- Marion, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38:26-39.
- Mayhew, W. W. 1963. Reproduction in the granite spiny lizard, *Sceloporus orcutti*. *Copeia* 1963:144-152.
- Méndez de la Cruz, F. R., G. Casas-Andreu y M. Villagrán-Santa Cruz. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *Southwestern Naturalist* 37:349-355.
- Olsson, M., T. Birkead y R. Shine. 1999. Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm? *Biological Journal of the Linnean Society* 66:159-170.
- Pérez-Ramos, E., L. Saldaña de la Riva y Z. Uribe-Peña. 2000. A checklist of reptiles and amphibians of Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 71:21-40.
- Preest, M. R. 1994. Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*. Why do females take smaller prey than males? *Journal of herpetology* 28:292-298.
- Ramírez-Bautista, A., A. L. Ortiz-Cruz, M. del Coro A. y J. Campos. 2005. Reproductive characteristics of two syntopic

- lizards species *Sceloporus gadoviae* and *Sceloporus jalapae* (Squamata: Phrynosomatidae), from Tehuacán Valley, Puebla, México. Western North American Naturalist 65:202-209.
- Ramírez-Bautista, A. y D. Pardo de la Rosa. 2002. Reproductive cycle and characteristics of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, México. Southwestern Naturalist 47:205-214.
- Ramírez-Bautista, A., V. H. Luja, C. Balderas-Valdivia y R. Ortiz-Pulido. 2006. Reproductive cycle of male and female spiny lizards, *Sceloporus melanorhinus*, in a tropical dry forest. Southwestern Naturalist 51:157-162.
- Ramírez-Bautista, A., Z. Uribe, P. y L. J. Guillette, Jr. 1995. Reproductive biology of the lizard *Urosaurus bicarinatus bicarinatus* (Reptilia: Phrynosomatidae) from Río Balsas Basin, México. Herpetologica 51:24-33.
- Rhen, T. y D. Crews. 2002. Variation in reproductive behavior within a sex: neural systems and endocrine activation. Journal of Neuroendocrinology 14:517-531.
- Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez de la Cruz, C. R. García. y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 85:181-188.
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in the size in the lizard *Anolis conspersus*. Science 155:474-477.
- Shanbhag B. A., R. S. Radder y S. K. Saidapur. 2000. Maternal size determines clutch mass, whereas breeding timing influences clutch and egg size in the tropical lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). Copeia 2000:1062-1067.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. Quarterly Review of Biology 64:419-461.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? Evolution 46:828-83.
- Smith, G. R., J. A. Lemos-Espinal y R. E. Ballinger. 2003. Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard *Sceloporus ochoterenae*. Southwestern Naturalist 48:123-126.
- StatSoft, Inc. 2001. Statistica, versión 6·0. www.statsoft.com
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutional strategies in lizard reproduction. Evolution 24:55-74.
- Valdez-Gonzales M. A. y A. Ramírez-Bautista. 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. Journal of Herpetology 36:36-43.
- Vitt, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. Copeia 1983:359-366.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis, 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 663 p.