

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

CAMPUZ IZTACALA

**EL MEDIO AMBIENTE TÉRMICO Y LA
EFECTIVIDAD DE LA TERMORREGULACIÓN EN
RELACIÓN CON LA EVOLUCIÓN DEL TIPO DE
PARIDAD DE LAS LAGARTIJAS *Sceloporus*
bicanthalis Y *Sceloporus aeneus***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

FRANCISCO JAVIER TRUJILLO CORNEJO

**DIRECTOR DE TESIS: DRA. MIRIAM BENABIB NISENBAUM
INSTITUTO DE ECOLOGÍA UNAM**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNAM IZTACALA

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA
JEFATURA DE LA CARRERA DE BIOLOGIA



2001.

DR. FELIPE TIRADO SEGURA
DIRECTOR
PRESENTE.

Atención Lic. América Landa Romero
Jefa de la Unidad de Administración Escolar.

Los abajo firmantes, miembros de la Comisión Dictaminadora del trabajo de
(X) Tesis de Investigación Tesis de experiencia Profesional ()
Titulado "El Medio Ambiente térmico y la Efectividad de la Termorregulación en relación con la
Evolución del tipo de paridad de las lagartijas *Sceloporus bicanthalis* y *Sceloporus aeneus*"

Que presenta el pasante de Biología **FRANCISCO JAVIER TRUJILLO CORNEJO**
Para obtener el título de Biólogo.

Informan que después de haber revisado cuidadosamente el trabajo, consideramos que reúne las
características de calidad académica que se requieren para aspirar a la obtención del título citado, razón por la
cual otorgamos nuestros votos aprobatorios para la presentación del examen profesional correspondiente.

GRADO	NOMBRE	FIRMA	CARGO
DR.	JULIO LEMOS ESPINAL	<i>Julio Lemos</i>	Presidente
DRA.	MIRIAM BENABIB NISENBAUM	<i>Miriam Benabib</i>	Vocal
M EN C	MARTIN MARTINEZ TORRES	<i>[Firma]</i>	Secretario
BIOL.	ENRIQUE GODINEZ CANO	<i>[Firma]</i>	Suplente
BIOL.	DANIEL MUÑOZ INIESTRA	<i>[Firma]</i>	Suplente

Con base en lo anterior solicito su autorización para que los profesores que otorgan los votos aprobatorios
funjan como sinodales del examen profesional en el cargo anotado, y a la Administración Escolar otorgue la
fecha para la Réplica Oral del trabajo presentado.

Atentamente
"Por mi raza hablará el espíritu"

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO
CAMPUS IZTACALA



JEFATURA DE
BIOLOGIA

[Firma]
Dr. Sergio Vaca Pacheco
Jefe de la Carrera

[Firma]
VoBo Dr Felipe Tirado Segura
Director

Dedicatorias.

A mis padres Paulina Blanca Cornejo Ríos
y Francisco Javier Trujillo Linares, por
darme todo cuanto han podido, y sobre
todo por continuar dándome todo su amor
y confianza. Gracias por todo su esfuerzo
para que continuara superándome.

LOS SUPER RECONTRA ULTRA AMO

A mis hermanos David, Hugo y Lalo, en
realidad no se como agradecerles el apoyo
incondicional que me han dado durante
toda mi vida. No son sólo mis hermanos
son también mis mejores amigos. Los
quiero un chin.....

A mis Tios: Chino, Margarita, Max,
Sonia, Ismael, Poncho, Ana, Blanca,
Mica, Narciso y Pili.

A mis amigos: Fabian, Jose Luis, Belém, ,
Norma, Chayo, Felipe, Miguel, Fausto,
Corina, Richard, Tom, Gricelda y Jose

Al tiempo

Porque el tiempo se mide, no se cuenta,
su luz a la distancia sobrevive,
el aire pierde espacio en la tormenta
y en el suelo extraño se percibe.

Porque el tiempo se goza, no se cuenta
La secreta aventura que se vive,
Burlas de horror y sed nos alimenta
Y en alta noche amor su mano escribe.

Agradecimientos.

Con gratitud, afecto y respeto a la Dra. Miriam Benabib, por su apoyo, guía, tiempo y paciencia en la realización de este trabajo. Y gracias por proporcionarme el tema de tesis.

Al los Biól. Enrique Godínez Cano y Amaya González Ruiz por haberme dado la oportunidad de entrar al maravilloso mundo de los anfibios y reptiles.

Al Dr. Julio Lemos Espinal, M. En C. Martín Martínez, Dr. Rodolfo García Collazo y Biól. Daniel Iniestra Muñoz, por sus acertadas críticas y comentarios para presentar un mejor trabajo.

Al Biól. Daniel Iniestra por haberme brindado su ayuda y su laboratorio para el estudio de los suelos.

Al Físico Samuel Meráz por su paciencia y ayuda en las pruebas estadísticas.

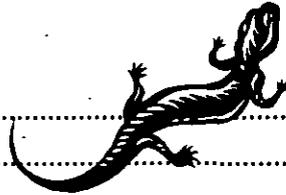
A todos aquellos que contribuyeron en la toma de datos e hicieron del trabajo de campo no sólo recolección de datos sino toda una aventura: Fabián, Mi hermano Hugo, David y Lalo, José, El Pomo, Lupita, Mi papá, Gerardo, Chibebo, Belém, Tabito, José Luis, Oscarillo, Minerva, Alma, Griselda, Ivan, Cristina, Leticia, Mi primo Fredy, Anabel, Walter y a todos aquellos que en este momento no recuerdo.

A mi prima Vanesa por haberme dado hospedaje durante mis visitas a Hidalgo.

A Pablo (El Obsidiano) y a toda su familia por haberme brindado su amistad, su casa y su comida, cuando visité Nopalillo, Hidalgo.

Índice

Dedicatorias	I
Agradecimientos	II
Resumen	3
Introducción	4
1 Antecedentes	9
2 Objetivos	14
3 Descripción de las áreas de estudio	
Cuicatlán, Oaxaca.....	15
Nopalillo, Hidalgo.....	16
Calimaya, Edo. De México.....	15
Milpa Alta, D.F.	17
4 Materiales y Métodos	20
5 Resultados	
Ambiente térmico	
Altitud.....	29
Temperatura ambiente.....	31
Suelos.....	52
Vegetación.....	54
Temperatura en microhábitats.....	55
Termorregulación	
Temperaturas Preferidas.....	71
Temperaturas corporales.....	78
Temperaturas operativas nulas.....	79
Efectividad de la Termorregulación.....	80
Sitios y Posturas de Termorregulación.....	89
Efectos de la Termorregulación sobre el tipo reproductivo.....	94
Desempeño de las crías al nacer	
Velocidad máxima de escape.....	100



Datos sobre reproducción.....	107
6 Discusión	
Ambiente térmico	
Altitud.....	110
Temperatura ambiente.....	113
Suelos.....	121
Vegetación.....	129
Temperatura en microhábitats.....	131
Termorregulación	
Temperaturas Preferidas.....	137
Temperaturas corporales.....	141
Temperaturas operativas nulas.....	146
Efectividad de la Termorregulación.....	149
Sitios y Posturas de Termorregulación.....	156
Efectos de la Termorregulación sobre el tipo reproductivo.....	166
Desempeño de las crías al nacer	
Velocidad máxima de escape.....	173
Datos importantes sobre reproducción.....	177
Conclusiones	
Ambiente Térmico.....	180
Termorregulación.....	181
Efectos de la Termorregulación.....	182
Desempeño de las crías.....	183
Literatura citada	185



Resumen.

La hipótesis del clima frío ha sido utilizada frecuentemente como explicación de la evolución de la viviparidad en los reptiles, señalando principalmente a las altas elevaciones y latitudes por su relación con climas fríos, como las presiones de selección responsables de la aparición de la viviparidad debido al beneficio térmico de la retención del embrión en el útero materno, en comparación con la temperatura que podrían tener los huevos en los nidos. Por lo que objetivo del trabajo fue conocer y caracterizar el ambiente térmico y la efectividad de la termorregulación que se encuentran asociados con el tipo de paridad de dos especies de lagartijas. El estudio se realizó de mayo de 1997 a julio de 1999 con visitas mensuales de 2 a 3 días por sitio, en dos localidades donde habita la lagartija vivípara *Sceloporus bicanthalis* (Cuicatlán, Oaxaca y Nopalillo, Hidalgo) y en dos localidades donde se encuentra la lagartija ovípara *Sceloporus aeneus* (Calimaya, Edo. de México y Milpa Alta D.F.). Este trabajo mostró que la altitud, la temperatura ambiente (T_a) media anual y la T_a media mensual no tuvieron correlación con el tipo de paridad de las lagartijas. En cambio, la T_a durante el día se mantuvo ya sea más baja o igual pero por periodos de tiempo más cortos en las localidades vivíparas que en las ovíparas. Donde había lagartijas vivíparas se observó una gama mayor de temperaturas en los microambientes (T_m) en donde normalmente se encontraban las lagartijas y en las temperaturas operativas nulas (T_o), que mostraron intervalos más amplios que en las localidades ovíparas. Además existió una mayor variación de la temperatura a lo largo del día. Los suelos fueron más arcillosos, limosos y oscuros; y el periodo de lluvias fue más largo, típico de los sitios donde crecen especies de pino comunes a ambientes constantemente fríos y húmedos como *Pinus hartwegii*, *P. patula* y *P. rudis*. La temperatura corporal (T_b) de las lagartijas vivíparas fue menor que la de las ovíparas. Sin embargo en todas las localidades la T_{set} (temperatura corporal preferida) fue más alta en los machos (M) y en las hembras preñadas (HP) que en las hembras no preñadas (HNP), aunque ligeramente superior en vivíparas que en ovíparas. En las localidades vivíparas se encontraron HP durante prácticamente todo el año (11 meses). En cambio, en las localidades ovíparas, el periodo reproductivo se restringió a una temporada más corta de 6 meses. En todas las poblaciones estudiadas, las dos especies mostraron ser termorreguladores activos según el modelo de termorregulación de Hertz *et al.* (1993), el cual mostró que las lagartijas ovíparas son mejores termorreguladoras que las vivíparas, aunque este resultado debe tomarse con muchas reservas, ya que el modelo también demostró que el ambiente térmico fue más heterogéneo en las localidades vivíparas que en las ovíparas y el modelo sólo cuantifica la efectividad de la termorregulación sin involucrar directamente como comparación al ambiente térmico entre localidades. Ambas especies termorregularon más activamente en la mañana y en la tarde. A medio día, *S. aeneus* solía ocultarse en refugios para no sobrecalentarse, mientras que *S. bicanthalis* sólo se refugió cuando las temperaturas altas fueron constantes durante el día o por varios días; ambas especies utilizaron las rocas grandes al final del día para aumentar su temperatura por conducción. La convección fue usada más frecuentemente en las localidades vivíparas que en las ovíparas debido al calor que suele generarse por la alta humedad en estas zonas, ocasionado por las características físicas de estos suelos al calentarse. Debido a que la viviparidad implica mejores condiciones de temperatura en el vientre materno debido al beneficio de la termorregulación, el desempeño de las crías al nacer podría ser ventajoso sobre especies ovíparas. El desempeño fue medido como la velocidad máxima de escape de las crías, que fueron incubadas a diferentes temperaturas durante su desarrollo embrionario. En las lagartijas vivíparas la velocidad no fue diferente en los crios incubados a diferentes temperaturas (mantenimiento de las madres a diferentes temperaturas) y la velocidad entre poblaciones vivíparas fue muy similar. La velocidad de las crías de *S. aeneus* fue menor que las de *S. bicanthalis* y varió dependiendo de la temperatura de incubación, en donde la velocidad más alta se obtuvo de las crías incubadas a 32°C. *S. bicanthalis* se encontró constantemente en ambientes térmicamente variables y estresantes debido a la humedad en suelos, temperaturas frías a lo largo del día, vientos y condiciones de variabilidad térmica; en cambio *S. aeneus* se desarrolló en ambientes más homogéneos térmicamente. Probablemente éstas son algunas de las condiciones que permiten que se mantenga uno u otro tipo de paridad, aunque no necesariamente son las presiones de selección que originaron el tipo de paridad.

Introducción.

Se reconocen dos tipos principales de reproducción en los reptiles, la ovípara y la vivípara (Blackburn, 1982). La reproducción ovípara es la condición primitiva que permanece como el tipo más común entre los reptiles existentes. Guillette (1993) define viviparidad como la retención del embrión dentro de útero hasta el término de su desarrollo. En este caso la madre provee un ambiente uterino adecuado para el intercambio de gas, agua y nutrientes para apoyar el desarrollo embrionario (Shine y Bull, 1979). Por lo tanto, en los reptiles vivíparos se presenta una placenta con distintos grados de desarrollo, aunque en la mayoría de los casos, dicha placentación sea relativamente lecitotrófica, es decir, no revela una especialización para la transferencia de nutrientes (Blackburn, 1992). La viviparidad ha evolucionado repetidas veces en los escamados, calculándose aproximadamente 100 orígenes independientes en diferentes linajes de un total de más de 5500 especies de serpientes, lagartijas y anfisbenios. Algunos estudios revelan que la retención de los huevos en el oviducto se ha encontrado en alrededor del 21% de todas las especies, la oviparidad en el 46% de las especies y la viviparidad en el 33 % de todas las especies. Cerca de un 71% de las especies vivíparas pertenecen a las familias de lagartijas Iguanidae y Scincidae y a las familias de serpientes Colubridae y Viperidae (De Fraipont *et al.*, 1996).

Debido a que muchas de las especies vivíparas habitan en altas latitudes o altas elevaciones varios autores (Tinkle y Gibbons 1977; Guillette 1985; Shine y Guillette 1988; Guillette 1993; Zug 1993), han sugerido que la evolución de la viviparidad en reptiles escamados se encuentra asociada con el clima frío, ya que las temperaturas frías en los nidos podrían favorecer la retención de huevos y eventualmente la viviparidad, debido a que las hembras preñadas pueden mantener relativamente alta su temperatura corporal por medio de un comportamiento termorregulatorio cuando están activas (Blackburn, 1982; Shine y Guillette 1988; Mathies y Andrews 1995; De Fraipont *et al.*, 1996). Además, el beneficio térmico de la retención de los huevos provee a los embriones mejores condiciones óptimas para su desarrollo en situaciones térmicamente adversas (Shine y Bull, 1979; Guillette 1982; Guillette 1985; Shine 1985; Mathies y Andrews 1995). Aparte de la hipótesis del clima

frío, se han mencionado como agentes selectivos en la evolución de la viviparidad en los reptiles, otros factores del ambiente asociados con la evolución de la retención de huevos. Algunos ejemplos de estos factores son los ambientes con temperaturas extremosas, la alta depredación de los huevos, las estaciones reproductivas cortas, las condiciones excesivamente xéricas en los nidos y ambientes con suelos muy húmedos que favorecen la invasión de los nidos por bacterias y hongos (Shine y Bull, 1979; Guillette 1985; Guillette 1993). También Guillette (1985) sugiere que la retención de los huevos en el oviducto de las hembras podría ser una respuesta al estrés generado por altas temperaturas ambientales. Igualmente se dice que la incubación a bajas temperaturas se encuentra asociada con una alta mortalidad y desarrollo de anomalías (Keith 1986; Mathies y Andrews 1995). Entonces, las condiciones ambientales adversas pueden afectar directamente el tiempo que requieren los embriones para llegar al estado apropiado para la ovoposición, así como el tiempo total de desarrollo. Por esto, la retención de huevos en el cuerpo de la hembra promueve mejores condiciones para los embriones, sobre todo si la hembra puede termorregular.

Hasta los años 40's generalmente se suponía que la temperatura corporal de los reptiles seguía el camino pasivo del medio ambiente; esta afirmación suele ser correcta sólo en ambientes con temperaturas uniformes. Sin embargo, los ambientes terrestres raramente son uniformes. En estos ambientes la convección y la conducción afectan fuertemente el balance térmico de los ectotermos como los reptiles, aún con una pobre insolación (Bogert 1949; Bartholomew 1982; Gans y Pough 1982; Zug 1993; Muth 1980; Grant 1990). Las investigaciones pioneras de Cowles *et al.* (1958) en los 30's y 40's demuestran que los reptiles pueden controlar su temperatura corporal por explotación selectiva de las variaciones térmicas en el ambiente, manipulando conductualmente el flujo térmico que afecta a sus cuerpos (Bogert 1949; Rose 1981; Bartholomew 1982; Gordon *et al.* 1982; Tracy 1986; Grant 1990; Hertz 1992). La duración del periodo de actividad, la postura del cuerpo, la orientación hacia el sol y la selección de diferentes microambientes, son las actividades conductuales termorregulatorias más comunes (Muth 1980; Rose 1981; Huey 1982; Gans y Pough 1982; Shine 1985; Tracy 1986; Adolph 1990; Grant 1990; Zug, 1993; Hertz *et al.* 1993). La importancia de las actividades termorregulatorias de las lagartijas en ambientes extremosos, es fundamental para que se lleven a cabo todos los procesos que les garanticen su sobrevivencia, como es la reproducción, la alimentación, el crecimiento y el escape de depredadores. También se

ha demostrado que la homeostasis térmica puede ser lograda por otros mecanismos de termorregulación, como son las adaptaciones fisiológicas y las adaptaciones morfológicas.

Varias especies de lagartijas del género *Sceloporus* y *Anolis* pueden retener los huevos durante algunos periodos en que las condiciones ambientales son adversas. Algunos estudios del género *Sceloporus* han indicado que la retención de huevos se presenta en algunas especies que se encuentran en medios ambientes extremos y en latitudes muy al norte o a altas elevaciones. Por lo tanto, se sugiere que en este género, la viviparidad no surgió solamente como una adaptación a altas elevaciones sino también a altas latitudes (Guillette *et al.*, 1980; Guillette 1985; Adolph 1990; De Fraipont *et al.*, 1996). De las 75 especies de lagartijas del género *Sceloporus*, 30 son vivíparas (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). Hembras de altas altitudes de *Sceloporus scalaris* muestran temperaturas corporales más bajas que hembras de altitudes bajas (Shine y Guillette 1988; Mathies y Andrews 1995). La lagartija vivípara *Sceloporus bicanthalis* presenta nidadas mucho más pequeñas y un periodo de incubación más largo, que especies similares como *Sceloporus aeneus*, que se encuentra a elevaciones menores que *S. bicanthalis* (Tinkle y Gibbons 1977; Guillette 1982; Mathies y Andrews 1995). Pero uno de los argumentos más complejos que apoyan el modelo del clima frío es que genera variaciones intraespecíficas en los tipos reproductivos. Por ejemplo, en especies que tienen poblaciones con diferente tipo de paridad como *Lacerta vivipara* y *Lerista bougainvillii*, las poblaciones vivíparas se encuentran a mayores elevaciones o altitudes en comparación con las poblaciones ovíparas (Tinkle y Gibbons 1977; Guillette *et al.*, 1980; Guillette 1982; Guillette 1985; Mathies y Andrews 1995).

Por otro lado existen costos y beneficios relacionados a la viviparidad. Por un lado, el beneficio térmico de la retención de los huevos y de la viviparidad en climas fríos, surge de la capacidad termorregulatoria de las hembras, ya que los embriones en el útero pueden estar más calientes que embriones en los nidos de climas fríos. Pero existen también marcadas desventajas, como son: el mayor peso de las hembras grávidas resultado de la masa corporal durante la gestación puede reducir la habilidad locomotora y puede disminuir también la habilidad en el forrajeo y/o aumentar la probabilidad de ser depredadas (Charland, 1995). Además, como la velocidad del desarrollo de los embriones es dependiente de la temperatura, entonces la retención de huevos por hembras cuando las condiciones son desfavorables podría aumentar la proporción de

embriones en desarrollo debido al beneficio térmico en el útero; y mantenerlos así, hasta etapas avanzadas del desarrollo hasta la ovoposición, lo que podría aumentar el porcentaje de críos eclosionados y vivos, en comparación con huevos en los nidos (Méndez De la Cruz *et al.*, 1998). Además, muchos de los críos de las especies vivíparas y varias de las ovíparas nacen con el comienzo de la temporada de lluvias, que es cuando hay una mayor abundancia de alimento (Shine, 1984; Van Wyk y Mouton, 1996), lo que beneficia el crecimiento de las crías. Entonces, el estudio de la regulación de la temperatura en los reptiles podría ayudar a conocer la ecología de la viviparidad, tomando como base la hipótesis del clima frío.

Para la evaluación de la termorregulación se han empleado varios métodos y seguido varias tesis, por ejemplo: 1) Una pequeña variación de la temperatura corporal de los reptiles tradicionalmente ha sido interpretada como evidencia de una cuidadosa termorregulación (Hertz *et al.*, 1993); 2) La variación de la temperatura corporal promedio por hora comparada con la variación de la temperatura promedio del aire ha sido un indicativo para calcular la compensación de la termorregulación (Bogert, 1949; Hertz y Huey, 1981), pero la temperatura del aire es una medición inadecuada de ambientes complejos (Hertz y Huey, 1981); 3) La curva de regresión de la temperatura corporal (T_b) contra la temperatura del aire ha sido uno de los métodos más usados (Wikramanayake y Dryden, 1993), en donde una curva de cero sugiere termorregulación perfecta, mientras que una curva cercana a uno sugiere termoconformidad (Heath, 1964;); 4) También se han utilizado tesis en donde la temperatura corporal obtenida en el campo y las observaciones del comportamiento termorregulatorio se han comparado con los datos de las temperaturas de modelos nulos (Heath, 1964), para demostrar cuánto termorregulan los reptiles al ser comparados con objetos inanimados ectotérmicos.

Los estudios biofísicos ecológicos usando modelos microclimáticos y matemáticos de transferencia de calor han sido de gran valor para entender los procesos fisiológicos que determinan la temperatura corporal o el metabolismo termorregulatorio (Bakken, 1992). Sobre todo al considerarse que la temperatura del aire es independiente de la temperatura de los reptiles, ya que la temperatura de aire es sólo uno de muchos factores biofísicos que actúan sobre la temperatura corporal de los ectotérmicos, además las temperaturas corporales obtenidas en el campo no necesariamente reflejan termorregulación. Más recientemente Hertz y sus colaboradores (1993),

propusieron métodos cuantitativos para contestar preguntas como: ¿Qué tan efectiva es la termorregulación de los reptiles?. Para ello realizaron estudios ecofisiológicos de campo con el fin de cuantificar la termorregulación, utilizando datos de la temperatura corporal (T_b), que es la temperatura que realmente experimenta un animal, las temperaturas operativas nulas (T_e), que son las temperaturas que potencialmente podrían experimentar en el lugar de estudio modelos inanimados de animales no termorreguladores y las temperaturas corporales preferidas (T_{set}), obtenidas en un gradiente de temperaturas en el laboratorio y que representan la temperatura ideal que los animales alcanzan cuando las circunstancias no impiden la selección de la temperatura por otras variables ajenas a ésta (Hertz *et al.*, 1993; Christian y Weavers, 1996).

En los últimos años ha resurgido el interés en la evolución de la viviparidad en los reptiles. La mayoría de estos estudios se han enfocado en los requerimientos ecológicos y morfológicos necesarios para la aparición de la viviparidad y son pocos los autores que han tomado en cuenta los mecanismos fisiológicos conjuntamente con los ecológicos para explicar la evolución de la viviparidad. A pesar de la fuerte asociación teórica existente entre estos mecanismos hay poca evidencia en la literatura respecto a los patrones de la termorregulación asociados con la viviparidad.

Antecedentes.

El grupo *Sceloporus* consiste de los géneros *Sator*, *Sceloporus Urosaurus* y *Uta*. El género *Uta* contiene seis especies distribuidas en las zonas áridas y semiáridas del oeste de los Estados Unidos de Norteamérica y México. *Urosaurus* contiene once especies desde el sureste de Wyoming hasta el sureste de México. El género *Sator* contiene dos especies en las islas de Cerralvo, Santa Cruz y San Diego en el Golfo de California (ver Wiens, 1993), y el género *Sceloporus* contiene aproximadamente 75 especies que se distribuyen desde Canadá hasta Panamá, y de éstas, 30 especies (Tabla A) son vivíparas (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). La viviparidad en *Sceloporus* se encuentra establecida en cinco grupos (Figura A): *grammicus*, *torquatus*, *formosus*, *megalepidurus* y en el grupo *scalaris*, el cual presenta ambos tipos reproductivos. Las observaciones de Godínez Cano (1985) de que *Sceloporus megalepidurus* es actualmente vivíparo y no ovíparo como previamente se conocía (Guillette *et al.*, 1980) resuelve el problema descrito por Sites *et al.*, (1992), que especulaba una probable reversión de la viviparidad a la oviparidad que podría ocurrir si *S. megalepidurus* fuese ovíparo, ya que este grupo tiene una estrecha relación con los grupos *torquatus* y *grammicus* (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). En el complejo *scalaris* parece ser que la viviparidad se desarrolló dos veces: una en *S. goldmani* dentro del clado del grupo norteño formado por *S. scalaris*; *S. chaneyi* y *S. goldmani* y la otra en *S. bicanthalis*, incluido dentro del grupo sureño formado por *S. bicanthalis* y *S. aeneus* (Benabib *et al.*, 1997). En los recientes análisis de Weins y Reeder (1997) el género *Sceloporus* parece tener un antecesor común (Figura A), desarrollándose la viviparidad en cuatro momentos diferentes: Una vez en el grupo *formosus*, otra en el linaje que incluye a los grupos *torquatus*, *grammicus* y *megalepidurus* y dos veces en el grupo *scalaris* (Benabib *et al.*, 1997; Mink y Sites, 1996).

Grupo	Especie	Tipo reproductivo			
			<i>undulatus</i>	<i>S. undulatus</i>	O
				<i>S. woodi</i>	O
<i>Variabilis</i>	<i>S. chrysostrictus</i>	O		<i>S. occidentalis</i>	O
	<i>S. variabilis</i>	O		<i>S. virgatus</i>	O
	<i>S. teapensis</i>	O		<i>S. exul</i>	O
	<i>S. cozumelae</i>	O		<i>S. cautus</i>	O
	<i>S. couchii</i>	O	<i>olivaceus</i>	<i>S. olivaceus</i>	O
	<i>S. parvus</i>	O	<i>spinosus</i>	<i>S. spinosus</i>	O
<i>utiformis</i>	<i>S. utiformis</i>	O		<i>S. horridus</i>	O
<i>siniferus</i>	<i>S. siniferus</i>	O		<i>S. rufidorsum</i>	O
	<i>S. carinatus</i>	O	<i>fomosos</i>	<i>S. formosus</i>	V
	<i>S. squamosus</i>	O		<i>S. adleri</i>	V
<i>merriami</i>	<i>S. merriami</i>	O		<i>S. stejnegeri</i>	V
<i>maculosus</i>	<i>S. maculosus</i>	O		<i>S. tanneri</i>	V
<i>gadoviae</i>	<i>S. gadoviae</i>	O		<i>S. malachiticus</i>	V
<i>jalapae</i>	<i>S. jalapae</i>	O		<i>S. acanthinus</i>	V
	<i>S. ochoteranae</i>	O		<i>S. lunaei</i>	V
<i>pyrocephalus</i>	<i>S. nelsoni</i>	O		<i>S. internasalis</i>	V
	<i>S. pyrocephalus</i>	O		<i>S. taeniatus</i>	V
<i>graciosus</i>	<i>S. graciosus</i>	O	<i>lundelli</i>	<i>S. lundelli</i>	O
<i>scalaris</i>	<i>S. subniger</i>	O	<i>edwardtaylori</i>	<i>S. edwardtaylori</i>	O
	<i>S. aeneus</i>	O	<i>clarkii</i>	<i>S. clarkii</i>	O
	<i>S. scalaris</i>	O		<i>S. melanorhinus</i>	O
	<i>S. bicarthalis</i>	V	<i>magister</i>	<i>S. magister</i>	O
	<i>S. goldmani</i>	V		<i>S. orcutti</i>	O
	<i>S. cheneyi</i>	O		<i>S. hunsakeri</i>	O
<i>megalapidurus</i>	<i>S. megalapidurus</i>	V		<i>S. licki</i>	O
<i>torquatus</i>	<i>S. dugesii</i>	V			
	<i>S. bulleri</i>	V			
	<i>S. torquatus</i>	V			
	<i>S. insignis</i>	V			
	<i>S. prezygus</i>	V			
	<i>S. serrifer</i>	V			
	<i>S. jarrovi</i>	V			
	<i>S. macdougalli</i>	V			
	<i>S. mucronatus</i>	V			
	<i>S. poinsettii</i>	V			
	<i>S. cyanogenys</i>	V			
	<i>S. ornatus</i>	V			
<i>grammicus</i>	<i>S. gramicus</i>	V			
	<i>S. asper</i>	V			
	<i>S. heterolepis</i>	V			
	<i>S. shannonorum</i>	V			
	<i>S. palaciosi</i>	V			

Cuadro A. Las especies de *Sceloporus* que son conocidas con su tipo reproductivo: O = ovíparo, V = vivíparo, (tabla obtenida de Méndez de la Cruz *et al.*, 1998)

Ahora bien, la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus* apoya la hipótesis del clima frío, ya que el número total de especies vivíparas con respecto al total de *Sceloporus* se incrementa con la elevación (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). Según Guillette (1980), la viviparidad es el tipo reproductivo dominante a altitudes mayores de 1500 m; pero en un estudio altitudinal en el eje Transvolcánico Central de México, *S. aeneus* fue encontrado a elevaciones hasta los 3000 msnm y *S. bicarthalis* se encontró entre los 2000 y 4000 msnm (Benabib *et al.*, 1997; Camarillo, 1990).

Hasta 1974, el grupo *scalaris* era conocido como el complejo "*Sceloporus aeneus*" con tres subespecies: *S. aeneus aeneus*, *S. aeneus bicanthalis* y *S. aeneus subniger* (Smith y Hall, 1974). Después de cinco años, los estudios de Guillette (1981a; 1981b; 1982) confirmaron la existencia de dos especies y dos tipos reproductivos, siendo este último aspecto el que definiera bien a las especies. Posteriormente, Guillette y Smith (1985) redefinieron a las especies basándose en la coloración, número de escamas y ciclos reproductivos principalmente. Actualmente *Sceloporus aeneus* es reconocida como ovípara y *S. bicanthalis* como vivípara (Camarillo, 1990; Mink y Sites, 1996). Ambos lacertilios habitan entre los macollos de los bosques de pino-encino de las montañas del centro de México. *S. aeneus* habita en las montañas de la parte oeste del Eje Neovolcánico Transversal y *S. bicanthalis* en la parte este del mismo grupo de montañas (Guillette, 1982).

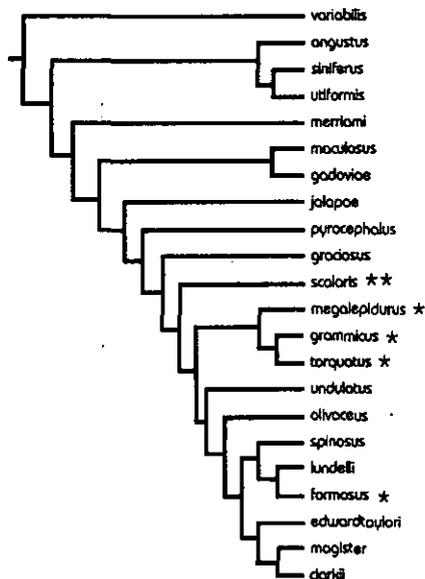


Figura A. Relaciones filogenéticas entre los grupos de especies de *Sceloporus* (figura obtenida de Weins y Reeder, 1997)

(*) Grupos vivíparos

(**) Grupo con ambos tipos reproductivos

En ambas especies, el ambiente frío en el que habitan y el tipo reproductivo que mantienen ha sido uno de las causas más importantes para el estudio sobre la evolución de la viviparidad, debido a la relación que existe con la hipótesis del clima frío y el camino intermedio hacia la viviparidad, debido a la retención de huevos que experimenta *S. aeneus* y su relación filogenética tan estrecha con *S. bicanthalis*. Por tanto, es basta la documentación que existe referente a estas dos especies y al grupo que pertenecen en relación con la evolución de la viviparidad en climas fríos (Newlin, 1976; Guillette, 1981a; 1981b; 1982; Guillette y Smith, 1985; Ortega y Barbault, 1986; Camarillo, 1990; Manríquez-Moran, 1995, Méndez De la Cruz *et al.*, 1995; 1998; Mink y Sites, 1996; Benabib *et al.*, 1997). Para tratar de resolver la relación de la termorregulación con el tipo de ambiente térmico se han venido haciendo una serie de preguntas como son: ¿cómo mantienen los reptiles su temperatura corporal cuando las condiciones del ambiente térmico son desfavorables?, ¿qué ambientes utilizan los reptiles para mantener su temperatura corporal en un intervalo estrecho cuando la temperatura ambiente varía?, ¿acaso su temperatura corporal se mantiene paralela a la temperatura del aire?

Para contestar estas preguntas los científicos han elaborado y seguido vastas y diferentes tesis. Por ejemplo, varios autores han medido y comparado la temperatura corporal de diferentes especies de lagartijas y de individuos de la misma población para conocer la relación de la temperatura corporal con el estatus reproductivo (Beuchat, 1986) y/o correlacionar estas temperaturas con factores específicos de ambientes diferentes como Andrews *et al.* (1999), Andrews y Mathies (1995) y Adolph (1990). Otros autores han mapeado el ambiente térmico de los reptiles con el fin de conocer cuáles son los mejores sitios para que estos ectotermos puedan mantener temperaturas corporales óptimas (Tracy y Christian, 1986 y Bakken, 1989). También se han hecho estudios traspasando individuos que viven en climas más o menos calientes a sitios con temperaturas bajas y viceversa (Qualls, 1997). Este mismo concepto se ha aplicado con los huevos de diferentes especies de lagartijas ovíparas, que se ha demostrado en trabajos previos que retienen facultativamente los huevos dentro del útero, hasta que las condiciones sean favorables para los huevos (Christian *et al.*, 1986; DeMarco, 1992). Pocos han sido los trabajos en referencia a las temperaturas corporales preferidas (T_{set}), como Villamar-Duque (1998), que nos brindan un panorama de las temperaturas corporales ideales de ciertas especies. Los estudios que hacen mención de las tolerancias a las temperaturas bajas de algunos reptiles como en Lemos-Espinal y

Ballinger (1992), han ayudado a delimitar las especies con potenciales a la viviparidad, debido a las características en su termorregulación, y a las características propias en referencia a los límites térmicos de la actividad diaria de los reptiles. Además, nos ayudan para conocer en qué intervalo de temperaturas los ectotermos se encuentran activos (Rose, 1981; Manjarrez y Drummond, 1996; Christian y Weavers, 1996).

Existen también algunos trabajos dedicados a valorar la termorregulación con tres diferentes criterios, principalmente: (1) La poca variabilidad de la T_b en ambientes extremos sugiere que los animales están cuidadosamente manteniendo su temperatura corporal y por ende, están llevando a cabo una efectiva termorregulación (Huey y Pianka, 1977), y esta variación en la temperatura corporal se ha comparado con variación promedio por hora de la temperatura ambiental. (2) La pendiente de la regresión de T_b contra T_e ha sido otra medida cuantitativa de la termorregulación (Bakken, 1992; Andrews y Mathies, 1995), en la que una pendiente de cero sugiere termorregulación perfecta, mientras que una pendiente de uno ó cercana a uno significa termoconformidad. (3) El índice de termorregulación de Hertz *et al.*, 1993 es un protocolo de cuantificación de la temperatura corporal que utiliza datos sobre la temperatura corporal (T_b); datos sobre las temperaturas operativas nulas, es decir datos de las temperaturas de ectotermos no termorreguladores que podrían potencialmente experimentar en el campo (T_e), y datos de las temperaturas corporales preferidas (T_{set}), como representación del "blanco ideal de temperaturas corporales". Estos tres tipos de datos en conjunto y correlacionados en el índice de termorregulación dan como resultado un valor cuantitativo de termorregulación (Hertz *et al.*, 1993), siendo este protocolo el utilizado en el presente estudio.

Objetivo General.

Determinar cuáles son los factores del medio ambiente térmico y la efectividad de la termorregulación que se encuentran asociados con el tipo de paridad de las lagartijas *Sceloporus bicanthalis* (vivípara) y *Sceloporus aeneus* (ovípara).

Objetivos Particulares.

Conocer el medio ambiente térmico que rodea a las lagartijas y su relación con el tipo de paridad.

Estimar las temperaturas corporales (T_b), temperaturas operativas nulas (T_e) y las temperaturas preferidas (intervalo de temperaturas seleccionadas = T_{set}), tanto para las lagartijas ovíparas como para las vivíparas.

Determinar la efectividad de la regulación de la temperatura (E) de *Sceloporus aeneus* (ovípara) y *Sceloporus bicanthalis* (vivípara) y su relación con el tipo de paridad.

Determinar el tipo de suelo de los sitios en donde habitan las especies estudiadas y su relación con el tipo reproductivo.

Determinar si existe relación entre la temperatura a la cual se desarrollan los embriones de las lagartijas, tanto vivíparas como ovíparas, con su desempeño al nacer (medido como velocidad máxima de escape).

Descripción de las áreas de Estudio.

Cuicatlán, Oaxaca.

La zona de estudio se encuentra a 800 m de la intersección a Peña Verde del municipio de Santa María Pápalo, en la región de la Cañada-Cuicatlán, en el Estado de Oaxaca. El área de muestreo se encuentra en los límites pertenecientes a la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán en los 17°49'49" y 17°50'03" latitud norte y los 96°46'31" y 98°46'45" longitud oeste.

La zona de estudio pertenece a la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur y a la Subprovincia de las Sierras Orientales. En la localidad confluyen varios sistemas geológicos de diferentes eras y periodos. La zona de estudio y hacia el norte principalmente, data de la Era Paleozoica y está formado principalmente por rocas metamórficas; al sur, teniendo contacto con la localidad, la geología de la zona data de la Era Precámbrica formada por rocas metamórficas; hacia el este de la zona se encuentra un sistema geológico formado principalmente de rocas sedimentarias de la Era Cenozoica del periodo Terciario; al oeste la formación data del Triásico-Jurásico de la Era Mesozoica formada por rocas sedimentarias y al sureste las formaciones ígneas extrusivas datan del periodo terciario de la era Cenozoica. El tipo climático predominante es el Templado húmedo con lluvias en verano, C (W), aunque en las partes altas se encuentra el tipo Semifrio subhúmedo con lluvias en verano, C (E)(W). La temperatura media anual según la estación meteorológica Nochixtla localizada a varios kilómetros al este es de 16.0°C (1981-1995), la del año más frío 15.0°C y la del año más caluroso es de 16.4°C. La precipitación media anual (figura C) según la estación meteorológica Valle Nacional localizada a 3 Km al oeste es de 3798 mm (INEGI, 1999).

El principal tipo de vegetación es el bosque de pino y encino arbustivo. El aprovechamiento de los recursos por el hombre incluye la recolecta de hongos, plantas medicinales y leña.

Nopalillo, Hidalgo.

La zona de estudio se encuentra a 3.5 Km al noreste del Km 18 de la carretera Federal Pachuca - Tulancingo. Perteneció al municipio de Epazoyucan, en el Estado de Hidalgo y se encuentra entre los 20°04'24" y 24°04'37" latitud norte y los 98°34'29" y 98°34'43" longitud oeste.

La zona de estudio pertenece a la Provincia Fisiográfica del Eje Neovolcánico y a la Subprovincia de Llanuras y Sierras de Querétaro e Hidalgo. La localidad data del Terciario Superior de la Era Cenozoica y está formado principalmente por tobas ácidas y rocas ígneas extrusivas. Una de las elevaciones principales de la zona de estudio es el Cerro de las Navajas con una altura de 3180 msnm. El tipo climático predominante es el Semifrío subhúmedo con lluvias en verano, C (E)(W), aunque en las partes bajas se encuentra el tipo templado húmedo con lluvias en verano, C (W). La temperatura media anual es de 12.8°C (1972-1995), la del año más frío 11.1°C y la del año más caluroso es de 14.6°C (figura C). La precipitación media anual es de 700 a 800 mm (INEGI, 1998b).

El principal tipo de vegetación es el bosque de pino, encontrándose cuatro especies principales: *Pinus p. teocote*, *P. montezumae*, *P. patula* y *P. rudis*. Creciendo sobre los pinos se encuentran plantas parásitas conocidas como "injertos de ocote", *Arceuthobium globosum* y *A. vaginatu*. En el estrato herbáceo se encuentra *Hedeoma piperitum* (Instituto Hidalguense de Cultura, 1997). El aprovechamiento de los recursos por el hombre está dado fundamentalmente de la recolecta de hongos y leña, y de la explotación en pequeña escala de las minas de obsidiana verde, aunque clandestinamente la tala va ganando terreno poco a poco.

Calimaya, Edo. De México.

La zona de estudio se encuentra a 2.1 Km al suroeste del Zoológico de Zacango, en el municipio de Metepec, Estado de México. El área se encuentra localizada entre los 19°09'21" y 19°09'31" latitud norte y los 99°42'24" y 99°42'38" longitud oeste.

La zona de estudio pertenece a la Provincia Fisiográfica del eje Neovolcánico y a la Subprovincia de Lagos y Volcanes de Anáhuac. La localidad data del Terciario de la Era Cenozoica y está formada principalmente por rocas ígneas extrusivas. La elevación principal es el Nevado de Toluca con una altura de 4680 msnm. El tipo climático predominante es el Semifrio subhúmedo con lluvias en verano, C (E)(W), por encima de los 3000 msnm; y por debajo de esta altura se encuentra el clima Templado húmedo con lluvias en verano, C (W) y en la parte más alta del Nevado el clima es el Frio, E (T). La temperatura media anual es de 13.5°C (1962-1992), la del año más frío 12.2°C y la del año más caluroso es de 14.5°C (figura C); la precipitación media anual es de 737.6 mm (INEGI, 1998a).

El principal tipo de vegetación es el bosque de pino y encino. Por encima de los 3100 msnm el encino desaparece y la fisonomía del lugar está dada por el bosque de pino. El lugar es importante en el sentido forestal, debido a la tala indiscriminada de los encinares y algunos pinos. Después de la tala, el suelo es utilizado para el pastoreo de ganado ovino y caprino principalmente. La caza del teporingo (conejo endémico de la zona) sigue predominando en el lugar y la agricultura sobre todo en las faldas es un problema grande. Por otro lado cada día se van expandiendo más las minas de arena y grava.

Milpa Alta, D F.

Esta zona de estudio está localizada en la Delegación Milpa Alta, en el kilómetro 31 aproximadamente de la carretera federal Número 42 a Oaxtepec, al sureste del Distrito Federal, en el límite de la Delegación Milpa Alta y el municipio de Chalco, en el Estado de México, con coordenadas 19° 8' 22" de latitud norte y 98° 58' 0" de longitud oeste a una altura de 2700 msnm (Manríquez, 1995).

En lo referente a la geología, los afloramientos más comunes están constituidos por rocas volcánicas de composición basáltica y por andesitas basálticas de derrames lávicos, así como por rocas ígneas extrusivas de la Era Cenozoica, del periodo Cuaternario y Terciario. Milpa Alta forma parte de la cuenca de México en la provincia fisiográfica del eje Neovolcánico y de la

Subprovincia de Lagos y Volcanes de Anáhuac. Los suelos de Milpa Alta han sido clasificados como Andosoles, que son suelos derivados de cenizas volcánicas recientes. El clima que presenta es el tipo C (W2) (w), templado subhúmedo con lluvias en verano, e invierno seco. La temperatura media anual es de 15.6° C y la precipitación anual de 785.9 mm (figura C). Durante el invierno, se presentan heladas ocasionales (INEGI, 1998c).

La vegetación original del área es la característica del bosque boreal y se compone de un substrato arbóreo en el que predomina el oyamel (*Abies sp.*) y el pino (*Pinus sp.*). Un estrato construido principalmente de matorrales y un subpiso constituido por zacatonos (*Mulhenbergia virescens*, y *Festuca sp.*, aunque la mayor parte de la vegetación de la zona está compuesta por cultivos agrícolas (Manríquez, 1995).



Figura B. Localización geográfica de las zonas de estudio en la República Mexicana.

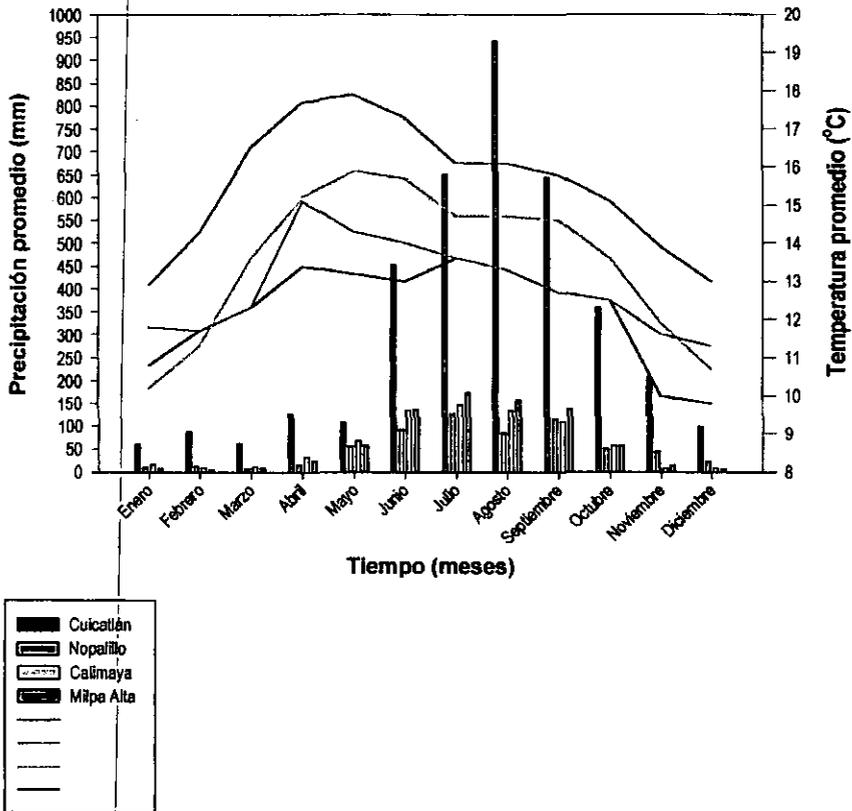


Figura C. Las barras muestran la precipitación promedio y las líneas la temperatura media mensual de cada una de las localidades, según las estaciones meteorológicas de Nochixtlán: Cuicatlán; Real del Monte: Nopalillo; Toluca: Calimaya y Tacubaya: Milpa Alta (INEGI, 1998^a, 1998b, 1998c, 1999).

Materiales y Método

Trabajo de campo.

El trabajo de campo se llevó a cabo de mayo de 1997 a julio de 1999 en las cuatro localidades anteriormente descritas. En Calimaya y Milpa Alta se encontraron lagartijas ovíparas (*S. aeneus*) y en Nopalillo y Cuicatlán se encontraron lagartijas vivíparas (*S. bicanthalis*). Las visitas al campo se realizaron cada mes con una duración de dos ó tres días por localidad.

En cada localidad se tomaron datos de la altitud, realizando mediciones con un altímetro digital cada hora durante dos días; las repeticiones en la toma de datos de la altitud se realizaron por sugerencia de ingenieros del observatorio de Tacubaya, México, D.F., ya que para tener datos "exactos" de altitud en cualquier zona, ellos realizan dichas repeticiones debido a los cambios de la presión atmosférica que ocurren incluso durante el día. También se tomaron datos del tipo de suelo y forma del sustrato, para obtener estos datos edafológicos se realizó un perfil edafológico que consistió en cavar una fosa de 2 x 2 m, a una profundidad de 2 m, ó hasta encontrar la roca madre. El estudio del perfil, además de darnos datos taxonómicos del suelo, nos brindó un panorama más amplio de la historia geológica y fisonómica del lugar, así como características físicas del suelo particularmente importantes para entender los procesos de intercambio de calor y humedad en los nidos de estas lagartijas. En el perfil edafológico se tomaron los datos de color, abundancia de raíces, y abundancia y tipo de incrustaciones de roca en cada capa del suelo; posteriormente se obtuvieron 2.5 Kg de muestra de cada capa u horizonte para cada perfil y se llevaron al laboratorio para su análisis. El número de capas u horizontes fue de 6 en Nopalillo, 7 en Cuicatlán, 4 en Milpa Alta y 6 en Calimaya. Se registró la temperatura ambiente (T_a) se midió cada mes y durante dos días, con intervalos de una hora, con un termómetro de medición ambiental conectado a un termómetro digital y medido a la altura del pecho [Nopalillo (n= 272), Cuicatlán (n= 363), Milpa Alta (n= 164) y Calimaya (n= 280)]. Paralelamente se realizaron observaciones sobre el ambiente tales como presencia de humedad en la vegetación, si la vegetación estaba seca (observación del ambiente terrestre); entrada de vientos, formación y movimiento de nubes, neblina y días de lluvia (observación del ambiente aéreo, obteniéndose 294, 371, 178 y 298 observaciones tanto del

ambiente aéreo como terrestre en Nopalillo, Cuicatlán, Milpa Alta y Calimaya respectivamente. Igualmente se colectaron muestras de las diferentes especies de plantas que dan origen a las principales comunidades vegetales según Rzedowski y Rzedowski (1991), para conocer la relación del desarrollo de estas comunidades vegetacionales dependiendo de las características ambientales con relación al establecimiento de las poblaciones de lagartijas estudiadas y su relación con el tipo de paridad.

Se utilizaron modelos de cobre, con la forma, tamaño y color del animal en estudio para obtener los datos sobre de las T_o (temperaturas operativas nulas; Bakken, 1992; Hertz *et al.*, 1993). Cada modelo se encontraba equipado con un termopar dentro de su estructura (Bakken, 1992; Hertz *et al.*, 1993). Dichos modelos fueron colocados en diferentes lugares del hábitat de las poblaciones en estudio y se tomaron los datos de las temperaturas de los modelos cada hora (Nopalillo $n= 2940$, Cuicatlán $n= 3094$, Milpa Alta $n= 1860$ y Calimaya $n= 2952$). Los lugares seleccionados para colocar los modelos fueron escogidos tomando en cuenta: la historia natural de los organismos (comportamiento, sitios para escapar a los depredadores, sitios seleccionados por los animales para asolearse, hábitat, orientación para asolearse, lugares preferidos por individuos dominantes). Se utilizaron todos los sitios donde probablemente pudiera perchar o permanecer una lagartija (Bakken, 1989), exceptuando aquellos lugares que por alguna razón diferente de la temperatura sean perjudiciales para los individuos como la abundancia de depredadores, sitios inundados, etc.

También se tomaron datos de las temperaturas corporales (T_b) de todos los individuos capturados en cada localidad realizando una sólo observación por individuo, obteniendo un total de: $n= 174$ en Nopalillo (machos $n= 63$, hembras no preñadas $n= 58$, hembras preñadas $n= 51$ y hembras juveniles $n= 1$); $n= 164$ en Cuicatlán (machos $n= 72$, hembras no preñadas $n= 58$, hembras preñadas $n= 32$ y hembras juveniles $n= 1$); $n= 150$ en el caso de Milpa Alta (machos $n= 66$, hembras no preñadas $n= 55$ y hembras preñadas $n= 29$) y $n= 198$ en Calimaya (machos $n= 106$, hembras no preñadas $n= 101$ y hembras preñadas $n= 45$). La temperatura se obtuvo introduciendo un termómetro de medición rápida en la cloaca de cada lagartija, anotándose la hora de la toma de los datos. Sin embargo, entre los datos de aquellas lagartijas que se consideró que se invertía demasiado tiempo en su (más de 30 segundos), ya no se tomaba la temperatura, ya que se consideraba muy probable que la temperatura del animal podría haber cambiado. En forma paralela

a la temperatura corporal (T_b) de cada individuo, se anotó su estado fisiológico y condiciones físicas, por ejemplo: si era macho adulto dominante, si era un macho no dominante, si era un macho juvenil, una hembra preñada, una hembra no preñada, o una hembra juvenil; si presentaba algún daño físico, problemas locomotores, etc. (Adolph, 1990). Se registró la temperatura del microhábitat (T_m), donde se encontró a la lagartija, medida a una distancia de 0.5 cm del sustrato en el que se encontró cada individuo (Huey, 1974), [Nopalillo ($n= 162$), Cuicatlán ($n= 164$), Milpa Alta ($n= 150$) y Calimaya ($n= 198$)]. Se tomaron los datos morfométricos (peso, longitud hocico-cloaca, longitud de la cola, longitud de la cola regenerada y ancho de la cabeza) de cada individuo capturado y cada lagartija fue marcada por medio del corte de falanges y con una clave de formas y colores en el dorso cerca de la cola para su posterior identificación y observación de las conductas termorregulatorias.

Paralelamente a la toma de datos se realizaron observaciones del comportamiento de termorregulación de los individuos en el campo, como es la duración de los periodos de asoleo, orientación, lugares preferidos para asolearse, microhábitats elegidos en el campo y cambios de posición durante el asoleo, obteniéndose un total de 1469 observaciones (Nopalillo, $n= 409$; Cuicatlán, $n= 333$; Milpa Alta, $n= 299$ y Calimaya, $n= 428$).

Trabajo de Laboratorio.

Ya en el laboratorio y con las lagartijas capturadas en el campo, se obtuvieron datos sobre el intervalo de temperaturas preferidas (set-point: T_{set}), que según Pough y Gans (1982) es el intervalo de temperaturas corporales seleccionadas o la temperatura corporal mantenida por un ectotermo en un gradiente de temperaturas en el laboratorio o equivalente. Para obtener dichas temperaturas se utilizó una caja de madera de 2.30 m de longitud x 0.40 m de ancho x 0.40 m de alto, con un foco en uno de sus extremos para que a lo largo de ésta se formen gradientes térmicos y con termómetros colocados a lo largo de la caja cada 15 cm. Fue introducida cada lagartija en la caja por un tiempo máximo de 15 minutos (Christian y Weavers, 1996) y un mínimo de 10 minutos en cuatro diferentes horarios (0800 a 1100, 1101 a 1400, 1401 a 1700 y de 1701 a 1900 h), con intervalos iguales para cada individuo entre cada toma de datos con el fin obtener las temperaturas preferidas (T_{set}) a lo largo del día. Por ejemplo, una lagartija fue medida el primer día en el primer

horario y en el tercer horario; al segundo día la misma lagartija se midió en el segundo horario y en el último, cuando se colectaron pocas lagartijas. Cuando había que medir muchas lagartijas porque se habían capturado muchas en el campo, cada lagartija se midió en un horario diferente cada día, con el fin de obtener datos de cada individuo en cada horario en un máximo de cuatro días después de la captura. Se obtuvo un total de 1356 mediciones de T_{set} . Nopalillo (machos $n= 128$, hembras no preñadas $n= 108$ y hembras preñadas $n= 168$), Cuicatlán (machos $n= 108$, hembras no preñadas $n= 84$ y hembras preñadas $n= 104$), Milpa Alta (machos $n= 104$, hembras no preñadas $n= 92$ y hembras preñadas $n= 104$) y Calimaya (machos $n= 116$, hembras no preñadas $n= 104$ y hembras preñadas $n= 136$). Cada dato obtenido de cada individuo se tomó como independiente basándose en primer lugar a que los ectotermos se mueven entre intervalos de temperaturas corporales y no en un sólo temperatura, además las temperaturas corporales preferidas fueron tomadas en diferentes días (ver Charland, 1995). Por otro lado, si se hubiesen tomado sólo los promedios por lagartija para construir los intervalos de las T_{set} , se perderían datos importantes y disminuirían los intervalos reales de temperaturas corporales seleccionadas en las que se mueven las lagartijas.

Las hembras preñadas fueron llevadas al laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM. Se formaron cuatro grupos de lagartijas que se mantuvieron en el laboratorio a diferentes temperaturas hasta el nacimiento de las crías. Las temperaturas seleccionadas fueron 24 ± 1 , 28 ± 1 , 32 ± 1 y 36 ± 1 ° C. En el caso de las lagartijas ovíparas, una vez puestos los huevos se mantuvieron a la temperatura correspondiente. Fueron utilizados encierros de vidrio de 40 litros ($50\times 26\times 29$ cm), equipados con materiales que simulaban el hábitat de las lagartijas: piedras, troncos, tierra y/o arena (Daut y Andrews, 1993), un termómetro y un foco cuyo voltaje dependía de la temperatura a la que se deseaba mantener el encierro: foco de 25 W para 28°C, a una altura de 2 cm por encima de la tapa del encierro; foco de 40 W para 32°C, a una altura de 4 cm por encima de la tapadera y foco de 60W para 36°C, a una altura de 10 cm por encima del encierro. Para la temperatura de 24°C se utilizó un cuarto que fue mantenido a esa temperatura. En cada terrario se colocaron 2 lagartijas preñadas. Cada encierro se revisó diariamente y no se realizó manipulación alguna, permitiendo que las lagartijas ovíparas ovopositaran (DeMarco, 1992) y que nacieran las crías de las hembras vivíparas. El substrato utilizado en los encierros de *S. aeneus* fue traído directamente de sus respectivas localidades y en los de *S. bicanthalis* el substrato consistió de grava y arena. Inmediatamente después de la ovoposición los huevos fueron trasladados a recipientes de

plástico que contenían un substrato de vermiculita húmeda en una proporción de vermiculita – agua de 3:1 (comunicación personal de Amaya González Ruíz) en diferentes incubadoras para mantener los huevos a las diferentes temperaturas ya mencionadas. Desde el momento que fueron trasladadas las hembras preñadas al laboratorio y acondicionadas a las diferentes temperaturas de mantenimiento se comenzó a medir el tiempo que tardan en ovopositar (T_0) ó parir (T_N) en las diferentes temperaturas. En el caso de *S. aeneus*, después de la ovoposición comenzó a medirse el periodo de incubación a las diferentes temperaturas (Tiempo de incubación: T_I).

Inmediatamente después del nacimiento se tomaron los datos del desempeño de las crías (tomando la velocidad máxima a la que podían correr). Además, las crías fueron medidas (longitud hocico-cloaca: LHC; longitud cola: LC; Ancho de la cabeza: Aca;) y pesadas (g). para obtener una estimación del impacto fisiológico de la temperatura de incubación en lagartijas con cada tipo de paridad, lo que puede ser interpretado como juveniles mejor adaptados y con mayor velocidad de escape de sus depredadores. Cada medición fue tomada cada quince días. Para obtener la velocidad máxima se fabricó una pista de 2 m de longitud y 10 cm de ancho, con paredes de acrílico, con dos detectores de movimiento en ambos extremos de la pista, conectados a un cronómetro; así en el momento en que se colocó a la lagartija en el carril para que corriera, al pasar por el primer detector se activó el cronómetro y al pasar por el segundo receptor se paró el cronómetro, midiendo así el tiempo y obteniendo por consiguiente la velocidad, ya que se conoce la distancia ($v = d / t$). Se midió la velocidad de cada cría cada quince días por un periodo de seis meses, cuando las crías llegaron a esa edad. Los datos en la velocidad de las crías en donde se observó que se detuvieron, se dirigieron a las orillas del carril, ó simplemente se observó alguna deficiencia en la carrera, no se tomaron en cuenta para el trabajo. Con los resultados obtenidos se determinó la posible relación que existe entre la velocidad máxima que alcanzaban los juveniles y la temperatura a la cual se desarrollaron los embriones, así como la posible diferencia entre individuos vivíparos y ovíparos.

Durante el tiempo en que se mantuvo en cautiverio a las lagartijas, la dieta consistió de "gusanos de la harina" (*Tenebrio molitor*), "grillos domésticos" (*Achaeta sp.*), "gusano de la cera" (Waxworm), "gorgojo del frijol" (*Zabrotes subfasciatus*), "gorgojo del garbanzo" (*Callosobruchus sp.*) y larvas del "cogollero del maíz" (*Cotesia sp.*). El alimento fue proporcionado de 2 a 3 veces por semana en el caso de lacertilios adultos y suministro diario para las crías. La humedad y la

temperatura de los encierros se revisó periódicamente (Villamar-Duque, 1998). La humedad se revisó verificando que el sustrato tuviese agua sin llegar a la saturación.

Con los datos obtenidos de las T_b , T_e y las T_{set} se obtuvieron las d_b y d_e . La d_b es la diferencia en número absoluto entre la T_b y el límite inferior o superior de T_{set} (individual). Para una T_b dentro del intervalo de T_{set} , d_b es igual a cero. El valor \bar{d}_b es por tanto la medida de la temperatura promedio de todas las d_b . En cambio la d_e individual es la desviación en número absoluto entre la T_e y la T_{set} ; la media \bar{d}_e que es el promedio de todas las d_e , es por tanto un indicador cuantitativo del promedio térmico de un hábitat desde la perspectiva de los organismos. Hábitats con un \bar{d}_e igual a cero son térmicamente ideales. Una \bar{d}_b alta implica una falta de regulación de la temperatura. Posteriormente, con los resultados obtenidos se calculó la efectividad de la termorregulación (E) con la siguiente ecuación: $E = 1 - (\bar{d}_b / \bar{d}_e)$, en donde una $E = 0$ ó cercana a 0, se refiere a organismos que no están termorregulando, y que se están comportando como termoconformistas. En cambio, una E cercana a 1 se refiere a organismos que son activamente termorreguladores (Hertz *et al.*, 1993).

En el laboratorio de Edafología de la Unidad de Biología y Prototipos de la UNAM, campus Iztacala, se llevaron a cabo las pruebas para la determinación del tipo de suelo en las cuatro localidades. Para dicho estudio se requirió de las siguientes pruebas edafológicas: color del suelo, textura, densidad aparente, densidad real, pH del suelo y materia orgánica. Se hicieron 3 repeticiones para cada prueba edafológica de cada horizonte en cada localidad.

Para la determinación del color del suelo se utilizó la técnica de comparación con las Tablas de Color de Munsell (Munsell Soil Color, 1975), que reduce las diferencias de apreciación personal. Estas tablas presentan varios colores, expresados por un número y un código, basándose en letras, en función del matiz o tono (hue), brillo (value) y de la saturación o pureza (chroma). El método consistió en tomar una muestra de suelo de cada capa u horizonte, la cual estaba previamente seca y semida a través de un matiz de malla No. 10. Se colocó en una placa de porcelana y se comparó el color del suelo con las Tablas Munsell; posteriormente se volvió a realizar la comparación pero esta vez con el suelo húmedo (Muñoz, 2000).

Para la determinación de la textura del suelo se utilizó el método del Hidrómetro de la Fracción Fina del Suelo (partículas menores a 2 mm), desarrollado por Bouyoucos (Manual de Edafología, 1997), el cual consistió en pesar 50 g de suelo de cada horizonte previamente seco y semido a través de una malla No. 10; después se colocó en el vaso de un agitador mecánico y se agregó 5 ml de solución de metasilicato de sodio y 5 ml de solución de oxalato de sodio, se aforó con agua corriente y se agitó durante 10 minutos; posteriormente se vació el contenido en una probeta de 1000 ml y se aforó con agua corriente a 1000 ml, se agitó durante un minuto y se dejó reposar durante 40 segundos. Se procedió a tomar la primera lectura con un hidrómetro y paralelamente se midió la temperatura; se dejó reposar durante dos horas y se volvió a tomar una segunda lectura con el hidrómetro y una segunda medición de temperatura. Por último se realizaron los cálculos con las siguientes fórmulas:

$$\% \text{ de limos} + \% \text{ de arcillas} = \text{primera lectura} / \text{g de suelo} \times 100$$

$$\% \text{ de arenas} = 100 - (\% \text{ de limos} + \% \text{ de arcillas})$$

$$\% \text{ de arcillas} = \text{segunda lectura} / \text{g de suelo} \times 100$$

$$\% \text{ de limos} = (\% \text{ de limos} + \% \text{ de arcillas}) - \% \text{ arcillas}$$

Con los porcentajes obtenidos se determinó la clase textural que correspondió de acuerdo al triángulo de texturas (Tomado de Arteta, 1991). De acuerdo con los valores de temperatura obtenidos, se agregó 0.2 a las lecturas por cada grado centígrado después de 20°C, o restárselos en caso contrario).

Para calcular la densidad aparente que es la medida del peso del suelo por unidad de volumen (g/cm³) consistió en pesar una probeta vacía, después se agregó a ésta el suelo previamente seco y semido a través de una malla No. 10 hasta completar 10 ml y se golpeó ligeramente la probeta con el suelo con el fin de compactarlo. Posteriormente se le agregó nuevamente suelo hasta completar 10 ml; se pesó la probeta más el suelo y se le restó el peso de la probeta vacía y se sustituyó en la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad Aparente} = \frac{\text{Peso del suelo}}{\text{volumen}}$$

Para calcular la densidad real que se define como el peso de las partículas del suelo por unidad de volumen (g/cm³), el método consistió en pesar previamente un matraz que contenía agua destilada y hervida hasta el aforo; después se desalojó parte del agua del matraz y se le agregó 5 g de suelo, se agitó éste y se dejó reposar la solución 15 minutos; se volvió a llenar el matraz hasta el aforo con agua destilada y se pesó; se sustituyeron los datos en la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad Real} = \frac{\text{Peso del suelo (5g)}}{(\text{peso del suelo} + \text{peso del agua sin matraz}) - \text{peso de la mezcla del suelo y el agua hasta el aforo}}$$

Para calcular el pH se utilizó el método del potenciómetro para determinar el pH real (Desarrollado por Bates, 1954; Willard, Merrit y Dean, 1958). El método consiste en pesar 10 g de suelo, colocarlos en un vaso de Precipitado, agregar 25 ml de agua destilada, agitar y dejar reposar 30 minutos para después leer en el potenciómetro el pH.

Para la medición de la materia orgánica se utilizó el método de oxidación con ácido crómico y ácido sulfúrico. En este método la materia orgánica del suelo se oxida mediante el calor de la reacción del dicromato de potasio en presencia de ácido sulfúrico, formando ácido crómico cuyo exceso es valorado por titulación del sulfato ferroso y el indicador bariosulfonato de difenilamina. Además, se adiciona ácido fosfórico para eliminar la acción enmascaradora de los ácidos de hierro y como contribuyente al viraje de la solución. El método consiste en pesar 0.5 g de suelo, colocarlos en un matraz Erlen meyer, agregar 5 ml de dicromato de potasio, agregar 10 ml de ácido sulfúrico, agitar durante un minuto y dejar reposar 30 minutos más. Posteriormente agregar 100 ml de agua destilada, 5 ml de ácido fosfórico y 5 gotas de indicador de difenilamina. Titular con sulfato ferroso y sustituir los resultados en la siguiente fórmula:

$$\text{Materia orgánica: } \frac{5 - (\text{ml de FeSO}_4 \times N \times \text{F.C.})}{\text{g de muestra}} \times 0.69$$

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el paquete estadístico SIGMA-STAT para Windows versión 2.03 (1992 - 1997) con un índice de confiabilidad del 95%, y las gráficas se hicieron con el paquete MICROSOFT EXCEL 97 Y SIGMA-PLOT para Windows versión 4.01 (1986 - 1997).

RESULTADOS.

Ambiente Térmico.

Altitud.

Tanto Cuicatlán (*S. bicanthalis*) como Milpa Alta (*S. aeneus*) son sitios con pendientes pronunciadas, lo que se muestra a través de los errores estándar de las medias en ambas localidades (tabla 1). En éstas dos localidades no se presentaron diferencias estadísticamente significativas en el promedio de altitud. Nopalillo (*S. bicanthalis*) y Calimaya (*S. aeneus*) presentaron los promedios más altos de altitud y entre estas dos localidades no se encontraron tampoco diferencia significativas en sus promedios. En Nopalillo, Hidalgo y Cuicatlán, Oaxaca, encontramos sitios dentro las mismas zonas de estudio con alturas mayores que en las localidades donde se encontraron *S. aeneus* (figura 1). Esto no significa que las localidades donde vive *S. bicanthalis* se encuentren a elevaciones mayores que donde vive *S. aeneus*, ya que lo que se obtuvieron fueron promedios en altitud debido a las variaciones que existían en cada localidad.

Tabla 1. Estadística descriptiva de las altitudes medidas en cada localidad; sólo se tomaron en cuenta aquellas mediciones altitudinales en donde no hubo intervención del clima que modificara la presión atmosférica (D. E. = desviación estándar; E. E.= error estándar).

Localidad	N	Media	D. E	E. E.
Nopalillo	5	2845	7.906	3.536
Cuicatlán	7	2766.429	37.718	14.256
Milpa Alta	5	2765	14.577	6.519
Calimaya	6	2806.667	6.831	2.789

Una prueba de ANOVA demostró que hubo diferencias significativas entre las medias de la altitud en las cuatro localidades ($F_{3,19} = 15.076$, $P = < 0.001$). La prueba de Tukey mostró que entre Nopalillo, Hidalgo y Calimaya, Edo. De México no existieron diferencias significativas en altitud, al igual que entre Cuicatlán, Oaxaca y Milpa Alta, D. F.

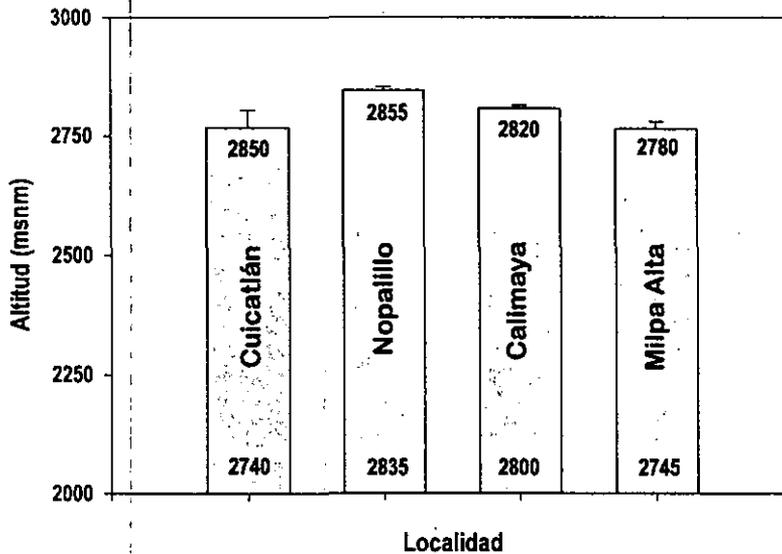


Figura 1. Las barras muestran la altitud promedio en metros sobre el nivel del mar en cada localidad; el número que se encuentra en la parte superior de las barras es la altitud máxima para cada lugar y el número que se encuentra en la zona inferior de cada columna es la altitud mínima en cada lugar.

Tabla 2. Resultados de la prueba de Tukey para comparar la elevación de las localidades de trabajo.

Comparación	Diferencia de medias	p	q	P	P < 0.05
Nopalillo vs. Milpa Alta	80.000	4	7.849	< .001	Diferencias
Nopalillo vs. Cuicatán	78.571	4	8.326	< .001	Diferencias
Nopalillo vs. Calimaya	38.333	4	3.928	0.054	Sin Diferencias
Calimaya vs. Milpa Alta	41.667	4	4.270	0.033	Diferencias
Calimaya vs. Cuicatán	40.238	4	4.488	0.024	Diferencias
Cuicatán vs. Milpa alta	1.429	4	0.151	1.000	Sin Diferencias

Temperatura Ambiente.

En Cuicatlán, la temperatura media anual estuvo por debajo de la de las localidades ovíparas, no así para el caso de Nopalillo, en donde la temperatura media anual se encontró exactamente a la mitad de las T_a anuales de Milpa Alta y Calimaya (Figura 2 y tabla 3). Cabe mencionar que Nopalillo, Hgo., presentó más semejanza en la T_a de Milpa Alta y Calimaya que la similitud entre éstas dos localidades, y aún más que entre Cuicatlán y el resto de las zonas de estudio (tabla 4).

Los factores principales que provocaron el descenso de la temperatura en las zonas de estudio fueron las nubes y los vientos provenientes del norte y del Golfo de México (noreste), característica de las altas altitudes (Beuchat, 1986). Aunque la temperatura del aire (T_a) y la velocidad del viento regularmente son independientes, la combinación de éstas dos con los procesos de convección influyen en el intercambio calórico entre un organismo y su ambiente (Tracy y Christian, 1986). Cuicatlán y Calimaya fueron las zonas en donde la T_a promedio anual estuvo por debajo de la temperatura de las otras localidades en su respectivo tipo reproductivo (Tabla 3), y ambas se encuentran en cadenas montañosas. Cuicatlán se encuentra inmerso en la Sierra de Oaxaca en donde se observó gran formación de nubes que además suelen quedarse sobre el lugar debido a esas cadenas montañosas. Calimaya se encuentra en las faldas del Nevado de Toluca. Las nubes provenientes del Nevado solían ser muy constantes y ligeras pero aún más en la mayoría de los casos después de las 16:00 horas, que era cuando descendía la temperatura del aire. Por su parte, Nopalillo se encuentra rodeada por cadenas montañosas en la parte norte y oeste, a una distancia promedio de 300 m hasta 800 m del lugar. La formación de nubes proveniente de estos lugares montañosos fue constante a lo largo del día, al igual que en Cuicatlán. Milpa Alta es una zona que se encuentra en la ladera este de un cerro, tiene forma de hoz, y la formación y paso de las nubes fue disipado por los vientos que provenían constantemente del norte, por lo que la baja de temperatura a lo largo del día se debía más que nada a los factores de baja insolación cuando caía la tarde además, por la forma de la zona de estudio, la influencia de los vientos y el paso de las nubes no repercutían considerablemente en la temperatura (observación de campo). Y aunque la influencia de vientos era constante, por su localización geográfica, es decir la zona más baja de la cadena montañosa y enfrente a ésta una zona abierta los vientos eran muy ligeros y el paso de

nubes era muy rápido. Milpa Alta fue la zona de estudio con la temperatura más homogénea. En Nopalillo y Cuicatlán la influencia de los vientos provenientes del norte fue muy constante a lo largo del año y durante el día, y su influencia sobre la temperatura ambiente fue primordial. En estas zonas había cadenas montañosas que detuvieron la influencia de vientos y de la neblina, no como en el caso de Calimaya y Milpa Alta (Figura D). La zona de estudio en Calimaya pertenece a una pequeña cuenca en las faldas del Nevado de Toluca, en donde la influencia de los vientos fue casi nula y Milpa Alta se encuentra en las faldas de una pequeña cadena montañosa en la ladera este (Ver figura E).

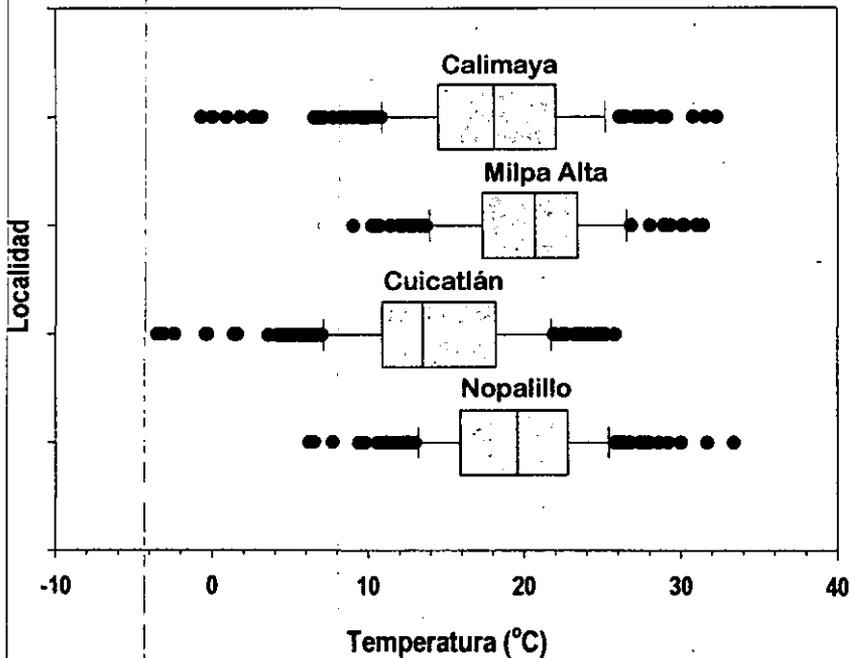


Figura 2. El diagrama de caja representa los registros de la temperatura ambiente (T_a) medida en grados centígrados en cada localidad.

Tabla 3. Estadística descriptiva de la T_a (°C) en cada localidad; El promedio obtenido define también a la temperatura media anual medida en las horas de actividad de los lacertilios estudiados (0900 a 1900 h.). (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar)

Localidad	N.	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Cuicatlán	300	15.18	4.94	0.29	25.8	-0.3	14.60	11.60	18.85
Nopalillo	263	19.61	4.63	0.29	33.4	6.2	19.80	16.20	23.00
Calimaya	252	18.79	4.91	0.31	32.3	2.8	18.85	15.30	22.45
Milpa Alta	159	20.44	4.79	0.38	31.4	9	20.80	17.40	23.40

Un análisis de análisis de varianza (ANOVA) mostró que había diferencias significativas entre la temperatura media anual de las cuatro localidades ($F_{3,969} = 59.211$, $P = <0.001$).

Tabla 4. La prueba estadística de comparación múltiple SNK (Student-Newman-Keuls) mostró que no hubo diferencias significativas entre Nopalillo y Calimaya respecto a la temperatura media anual.

Comparación	Diferencia de x	p	q	P	P < 0.05
Milpa Alta vs. Cuicatlán	5.262	4	15.703	< .001	Diferencias
Milpa Alta vs. Calimaya	1.651	3	4.773	0.002	Diferencias
Milpa Alta vs. Nopalillo	0.829	2	2.414	0.088	Sin Diferencias
Nopalillo vs. Cuicatlán	4.433	3	15.347	< .001	Diferencias
Nopalillo vs. Calimaya	0.822	2	2.728	0.054	Sin Diferencias
Calimaya vs. Cuicatlán	3.611	2	12.371	< .001	Diferencias

En Milpa Alta y Calimaya donde habita *Sceloporus aeneus* la época reproductiva estuvo restringida a un tiempo más corto (Figura 9 y 10), que se conjugó con la temporada de temperaturas más altas igual que menciona Daut y Andrews (1993), para diversas especies de lagartijas. Las temperaturas máximas y mínimas durante la época reproductiva fueron también más altas que en el resto del año (Figura 5 y 6) lo que contribuyó aumentar la probabilidad de acortar tiempo que los huevos eran retenidos dentro del cuerpo de la madre; ya que la temperatura más alta acelera el desarrollo, lo que también permitiría una segunda puesta en el caso de lagartijas ovíparas. En las comunidades vivíparas las temperaturas máximas fueron menores que en las localidades ovíparas, sobre todo en Cuicatlán (Figura 5), Andrews *et al.*, (1999) encontró que las temperaturas (T_a) máximas fueron más altas en Milpa Alta, Distrito Federal a 2800 msnm (población de *Sceloporus aeneus*) que en dos poblaciones donde habitaba *S. bicanthalis* (Nevado de Toluca, Edo. de México a 4100 msnm y Río Frío, Zoquiapan, Edo de México a 3200 msnm; y las temperaturas mínimas

fueron menores que en las zonas ovíparas (Figura 6). Esto demuestra que Cuicatán y Nopalillo tienden a presentar temperaturas más frías que Calimaya y Milpa Alta, siendo el último sitio el más caliente como en Andrews *et al.*, (1999). En un estudio de *Lerista bougainvilli* con poblaciones vivíparas y ovíparas, se observó que las temperaturas de las zonas frías donde habitaban poblaciones vivíparas seguían el mismo patrón que en nuestro estudio (Qualls, 1997). En las poblaciones de *S. bicanthalis* la época reproductiva se extendió durante más tiempo (Figura 7 y 8). Los meses de mayor temperatura promedio mensual (Figura 3 y tabla 7) coincidieron con la temporada en la que se observó un mayor porcentaje de hembras preñadas (Figura 7) sobre todo en Nopalillo. En la localidad de Nopalillo las temperaturas máximas a lo largo del año (Figura 5 y tabla 7) (de febrero a noviembre) coincidieron con la temporada reproductiva (Figura 7). En Cuicatán se encontraron hembras preñadas durante la mayor parte del año (Figura 8) y en todos los meses se observaron crías recién nacidas (Figura 11), lo que podría indicar que en esta localidad la época reproductiva ocupó todo el año. En las localidades de Nopalillo y Cuicatán (*Sceloporus bicanthalis*) (Figura 7, 8 y 11) probablemente tienen la capacidad de reproducirse todo el año (Figura F). El comportamiento de las condiciones térmicas durante todos los meses se observaron muy semejantes (Figura 3, 5 y 6 y tabla 8). Las bajas temperaturas durante todo el año podrían aumentar la probabilidad de que las hembras de *Sceloporus bicanthalis* en Cuicatán se encuentren en continuo estrés térmico. Aunque la T_a promedio mensual en Nopalillo no fue muy baja, sí fue relativamente menor durante algunos meses (Figura 3) y se comportó semejante a Calimaya y Milpa Alta.

En las dos zonas donde se estudió a *S. bicanthalis* existió una gran probabilidad de encontrar todos los estados fisiológicos de esta especie durante la mayor parte del año, desde las crías recién nacidas (20 – 22 mm LHC) hasta los adultos reproductivos.

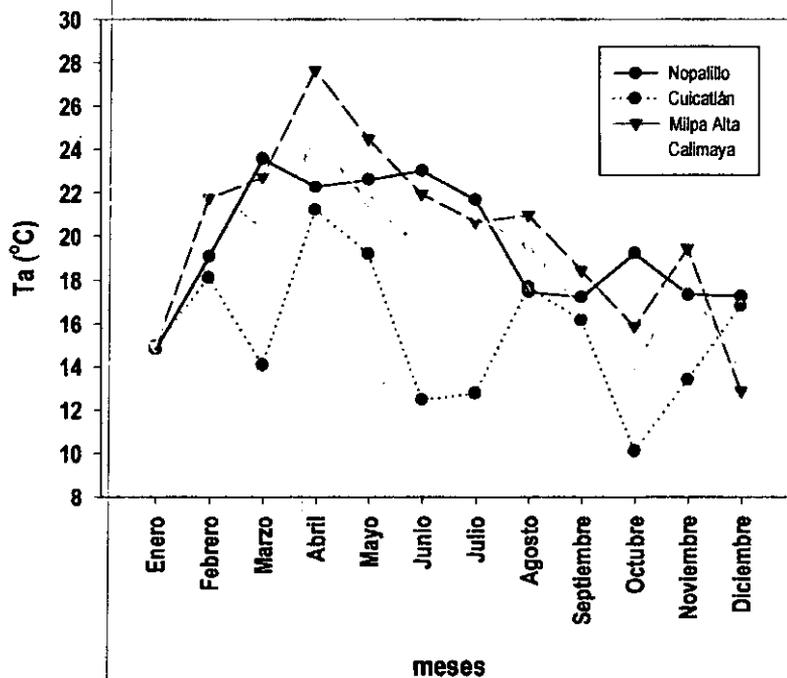


Figura 3. La T_a promedio por mes a lo largo del año (se utilizaron sólo las temperaturas en las horas de actividad = 0900 a 1800 h) en cada una de las localidades (Nopalillo y Cuicatlán = vivíparos; Milpa Alta y Calimaya = ovíparos).

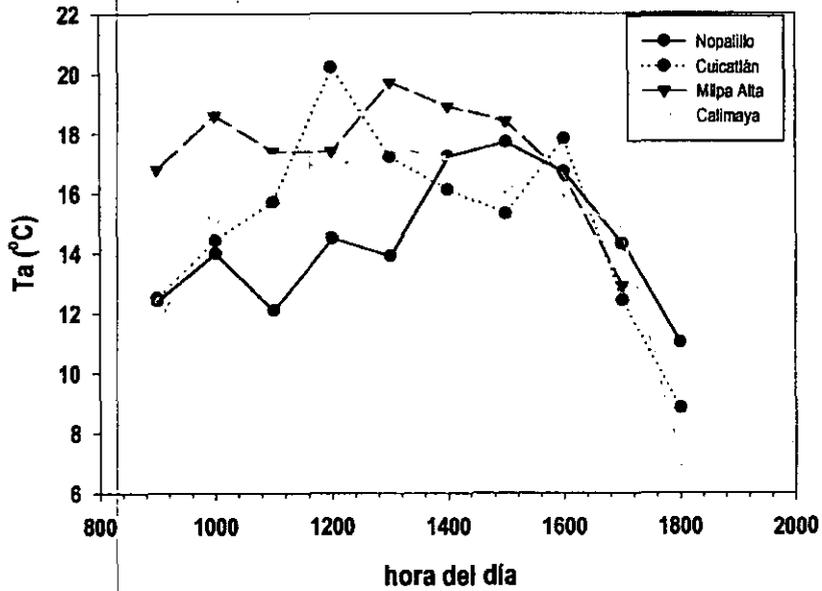


Figura 4. Diferencias en la temperatura ambiente (T_a) a lo largo del día en el mes de enero; en este mes la T_a promedio por mes fue la más homogénea en las cuatro zonas de estudio (ver figura 3).

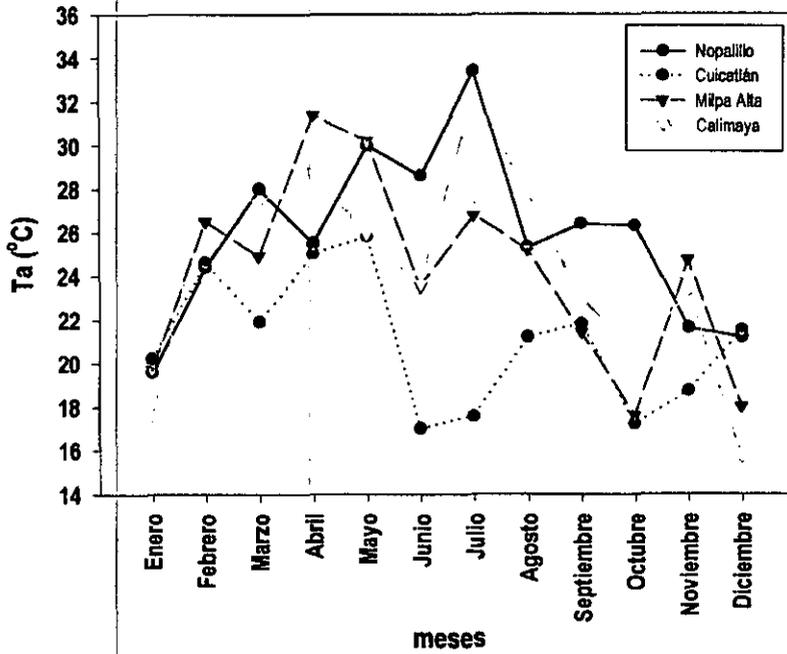


Figura 5. La Temperatura ambiente máxima para cada mes a lo largo del año en las cuatro localidades (sólo datos de las temperaturas medidas en horas de actividad).

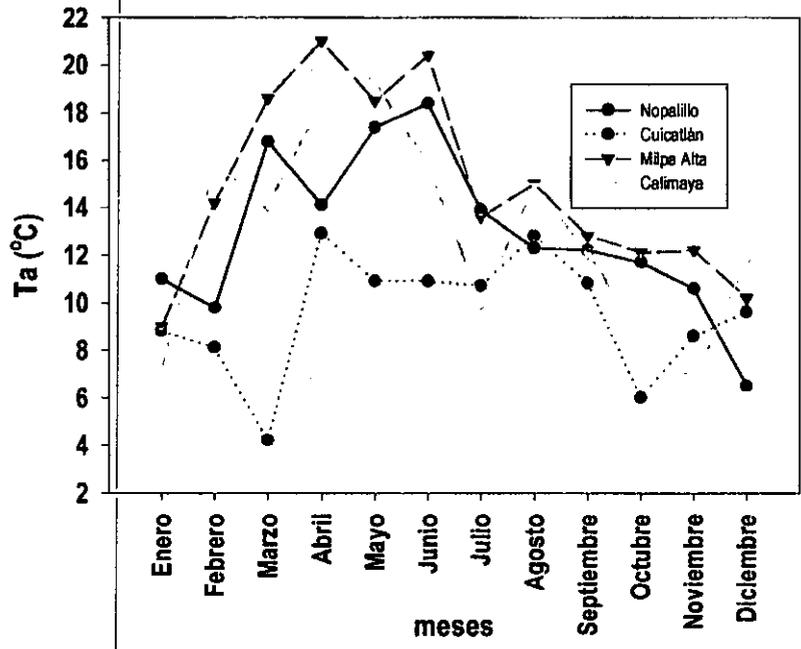


Figura 6. La Temperatura ambiente mínima para cada mes a lo largo del año en las cuatro localidades (sólo datos de las temperaturas medidas en horas de actividad)

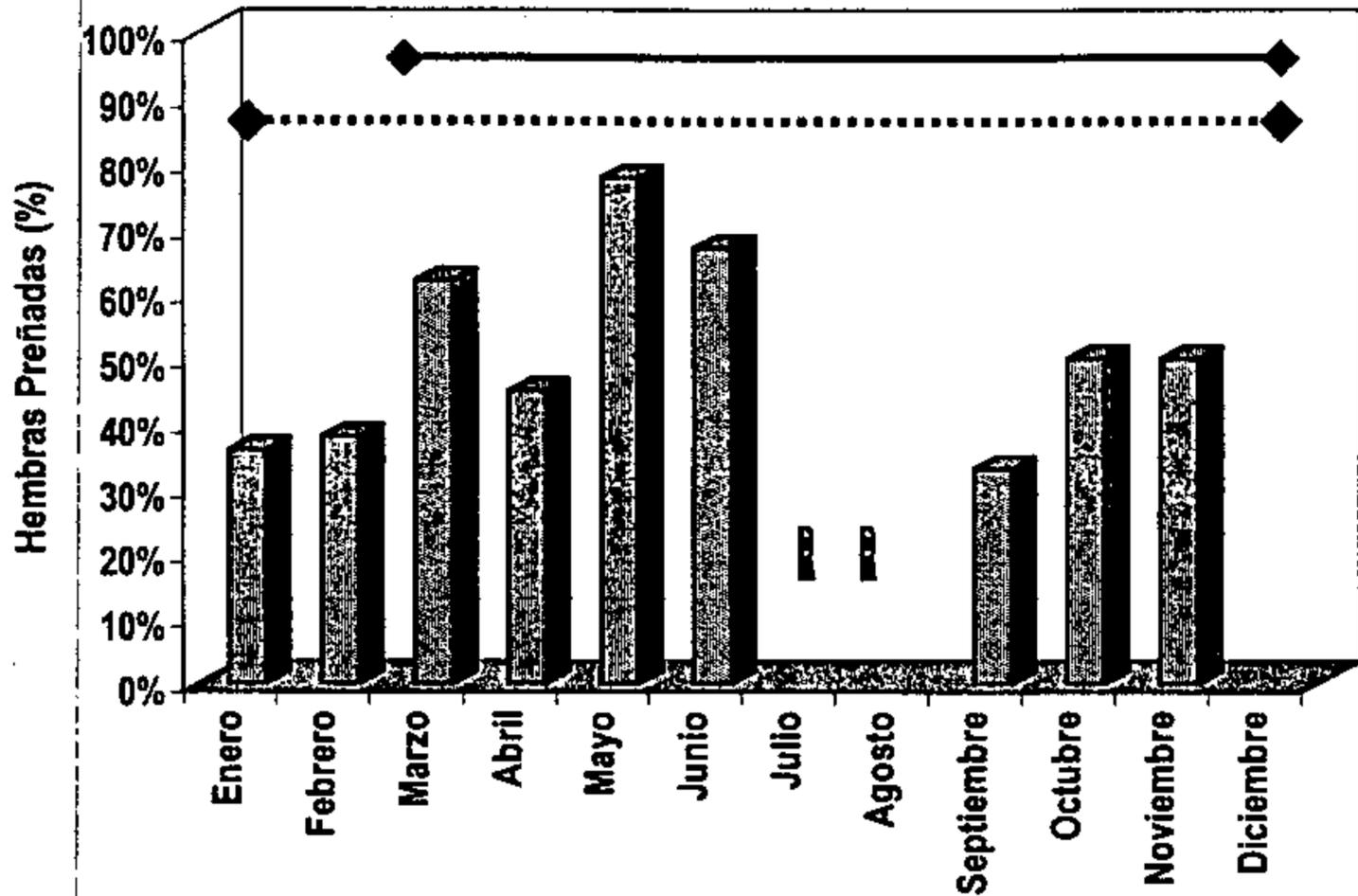


Figura 7. Las barras muestran el porcentaje de hembras preñadas del total de hembras adultas capturadas en Cuicatlán, Oaxaca. Las (R) muestran los meses en que no se pudo colectar lagartijas debido a las fuertes lluvias (Las flechas completas muestran la época de lluvias y las flechas interrumpidas representan los meses en que se encontraron crías en el campo).

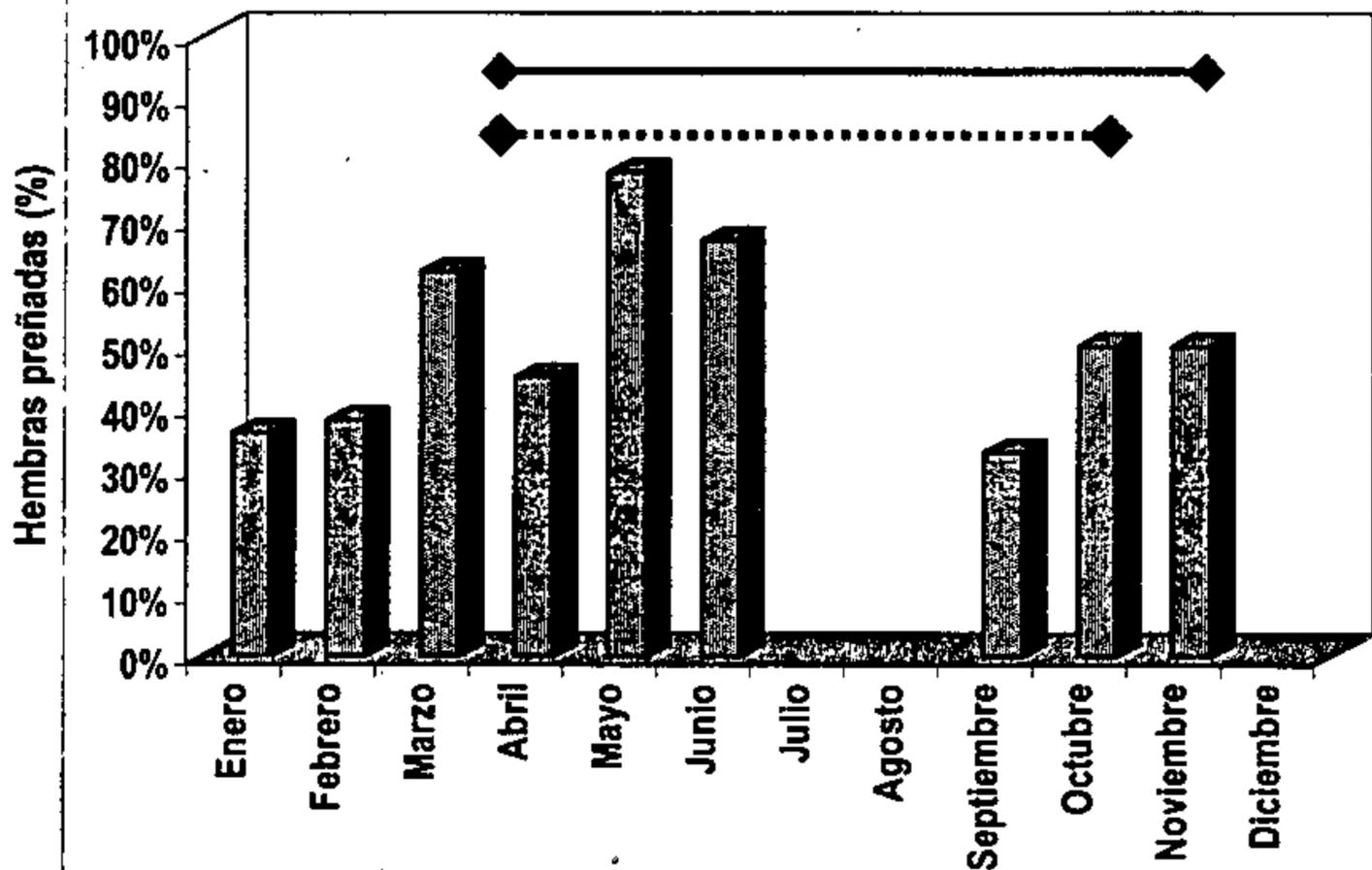


Figura 8. Las barras muestran el porcentaje de hembras preñadas del total de hembras adultas capturadas en Nopalillo, Hidalgo (Las flechas completas muestran la época de lluvias y las flechas interrumpidas representan los meses en que se encontraron crías en el campo).

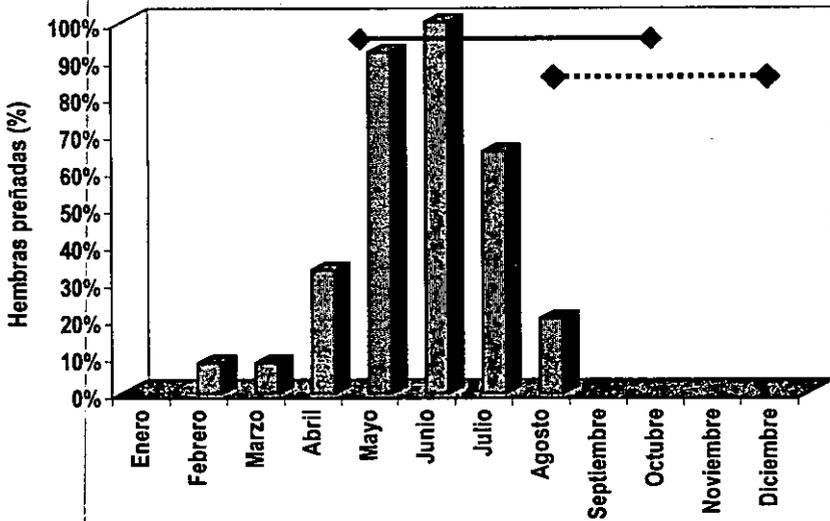


Figura 9. Las barras muestran el porcentaje de hembras preñadas del total de hembras adultas capturadas en Calimaya, Edo. de México (Las flechas completas muestran la época de lluvias y las flechas interrumpidas representan los meses en que se encontraron crías en el campo).

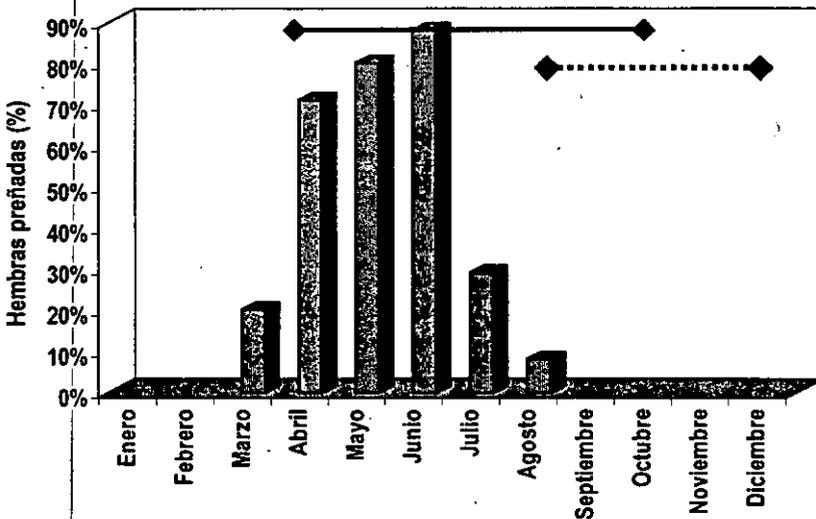


Figura 10. Las barras muestran el porcentaje de hembras preñadas del total de hembras adultas capturadas en Milpa Alta, D.F. (Las flechas completas muestran la época de lluvias y las flechas interrumpidas representan los meses en que se encontraron crías en el campo).

En el mes de abril en Milpa Alta con una temperatura ambiente de 21°C y 40°C en microhábitats (medición hecha por la extrapolación de los modelos de cobre) se encontró a una pareja copulando. Al capturarlo el macho presentaba gran cantidad de esperma.

Tabla 5. Estadística descriptiva de la T_a por mes en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca; a lo largo del año (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar); cada registro fue tomado a diferentes horas del día, tomando en cuenta sólo las horas de actividad (0800 a 1800 h), durante dos o tres días por mes.

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	20	14.950	3.109	0.695	20.200	8.800	15.350	12.450	17.500
Febrero	20	18.130	4.583	1.025	24.600	8.100	18.750	15.200	22.050
Marzo	36	14.081	4.614	0.769	21.900	4.200	13.200	10.600	18.100
Abril	20	21.225	2.910	0.651	25.000	12.900	21.350	20.150	23.350
Mayo	38	19.195	4.899	0.795	25.800	10.900	21.350	14.100	23.300
Junio	20	12.470	1.468	0.328	17.000	10.900	11.950	11.450	13.000
Julio	20	12.785	1.966	0.440	17.600	10.700	11.900	11.550	14.300
Agosto	21	17.671	2.088	0.456	21.200	12.800	18.100	16.300	18.825
Septiembre	21	16.152	3.373	0.736	21.800	10.800	15.600	13.750	18.625
Octubre	29	10.086	3.376	0.627	17.200	6.000	9.100	7.325	12.150
Noviembre	12	13.400	3.596	1.038	18.700	8.600	12.800	10.350	16.60
Diciembre	20	16.825	3.561	0.796	21.500	9.600	18.000	13.750	19.300

Tabla 6. Estadística descriptiva de la T_a por mes en la localidad de Nopalillo, Hidalgo; a lo largo del año (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar); cada registro fue tomado a diferentes horas del día, tomando en cuenta sólo las horas de actividad (0800 a 1800 h), durante dos o tres días por mes.

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	19	14.832	2.417	0.555	19.600	11.000	14.500	12.775	16.775
Febrero	19	19.111	3.713	0.852	24.400	9.800	19.800	16.400	22.025
Marzo	17	23.576	3.351	0.813	28.000	16.800	24.700	21.350	25.925
Abril	10	22.280	3.511	1.110	25.500	14.100	23.650	21.500	24.300
Mayo	16	22.625	3.321	0.830	30.000	17.400	23.100	19.550	24.600
Junio	34	23.035	2.835	0.486	28.600	18.400	23.050	20.800	25.300
Julio	38	21.689	4.359	0.707	33.400	13.900	21.250	18.700	23.500
Agosto	23	17.461	3.946	0.823	25.300	12.300	17.200	13.700	19.925
Septiembre	30	17.220	3.872	0.707	26.400	12.200	16.950	13.700	19.900
Octubre	28	19.243	3.774	0.713	26.300	11.700	20.100	16.500	21.850
Noviembre	10	17.360	3.543	1.200	21.600	10.600	18.250	14.100	19.800
Diciembre	10	17.270	4.183	1.323	21.20	6.500	17.950	16.700	19.100

Tabla 7. Estadística descriptiva de la T_a por mes en la localidad de Calimaya, Edo. de México; a lo largo del año (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar); cada registro fue tomado a diferentes horas del día, tomando en cuenta sólo las horas de actividad (0800 a 1800 h), durante dos o tres días por mes.

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	10	14.960	3.254	1.029	17.600	7.100	16.150	14.700	17.100
Febrero	20	22.280	3.599	0.805	27.900	15.800	23.300	19.900	24.800
Marzo	33	20.397	3.692	0.643	27.400	14.100	19.700	17.650	23.500
Abril	20	24.440	2.748	0.614	28.800	18.500	24.850	22.650	26.300
Mayo	13	21.646	1.929	0.535	25.900	19.300	21.700	20.000	22.650
Junio	12	19.450	2.293	0.662	23.600	15.800	19.100	17.900	20.800
Julio	33	20.976	5.431	0.945	32.300	10.000	20.000	18.175	23.575
Agosto	20	19.510	3.681	0.823	27.800	14.900	19.000	16.400	22.150
Septiembre	36	16.697	2.871	0.479	23.000	12.100	16.750	14.650	18.550
Octubre	19	14.132	3.193	0.732	20.300	8.600	13.200	12.325	14.800
Noviembre	10	17.940	4.860	1.537	23.300	6.700	19.650	15.200	20.800
Diciembre	9	13.711	1.296	0.432	15.700	11.900	13.700	12.925	14.475

Tabla 8. Estadística descriptiva de la T_a por mes en la localidad de Milpa Alta, D.F.; a lo largo del año (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar); cada registro fue tomado a diferentes horas del día, tomando en cuenta sólo las horas de actividad (0800 a 1800 h), durante dos o tres días por mes.

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	18	14.900	3.191	0.752	19.700	9.000	14.600	12.20	1.400
Febrero	17	21.753	3.410	0.827	26.500	14.200	22.300	20.65	24.100
Marzo	9	22.711	1.992	0.664	24.900	18.600	22.100	21.90	24.475
Abril	18	27.639	3.546	0.836	31.400	21.000	28.950	23.40	30.100
Mayo	6	24.483	3.869	1.579	30.200	18.500	24.200	23.30	26.500
Junio	8	21.950	1.146	0.405	23.500	20.400	21.850	21.00	23.00
Julio	20	20.665	4.123	0.922	26.800	13.600	20.900	18.45	23.600
Agosto	19	20.963	2.899	0.665	25.200	15.000	21.000	18.80	22.575
Septiembre	18	18.456	2.375	0.560	21.400	12.800	18.350	17.20	20.700
Octubre	8	15.850	1.635	0.578	17.600	12.100	16.400	15.65	16.500
Noviembre	10	19.450	3.553	1.124	24.700	12.200	19.800	17.60	21.800
Diciembre	3	12.867	4.447	2.567	18.000	10.200	10.400	10.25	16.100

En las localidades donde habita *Sceloporus bicanthalis* la temperatura ambiente (T_a) a lo largo del día presentó sólo picos con temperaturas altas, es decir las temperaturas altas llegan a presentarse durante lapsos de tiempo más cortos y/o se mantuvieron más bajas durante la mayor parte del día (Figura 13 – 36) en comparación con las localidades donde *S. aeneus* habita; en estas

localidades las T_a a lo largo del día se mantuvieron más altas y/o por espacios de tiempo más largos y más o menos constantes a lo largo del día (Figura 37 – 60).

Figuras 13 – 24. Temperatura ambiente a lo largo del día, en la horas de actividad (0900 a 1900 h) en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca. Las curvas incompletas se debieron a las horas excesivamente lluviosas que no permitieron la toma de datos.

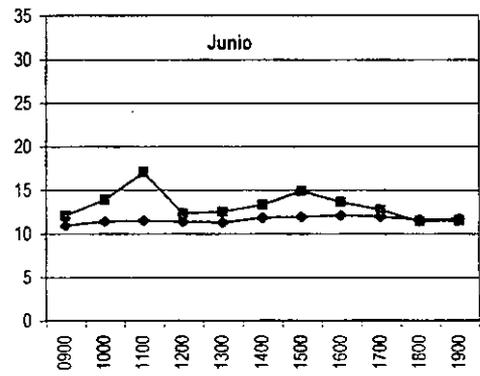
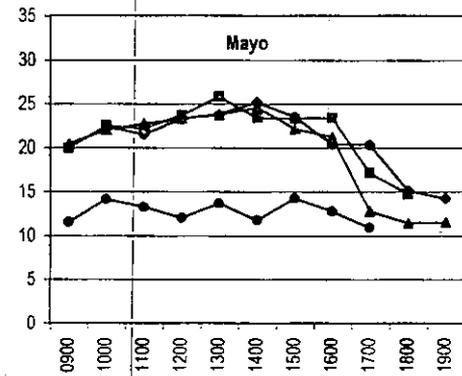
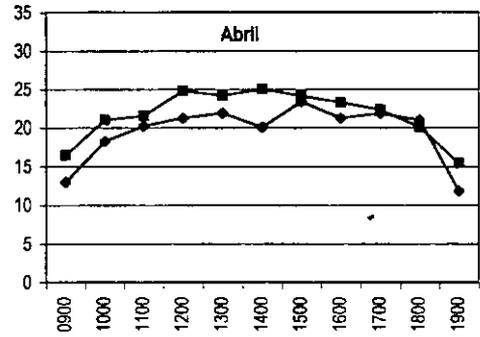
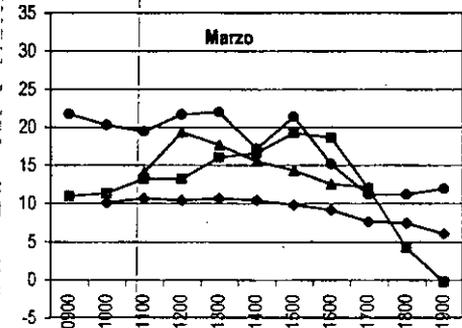
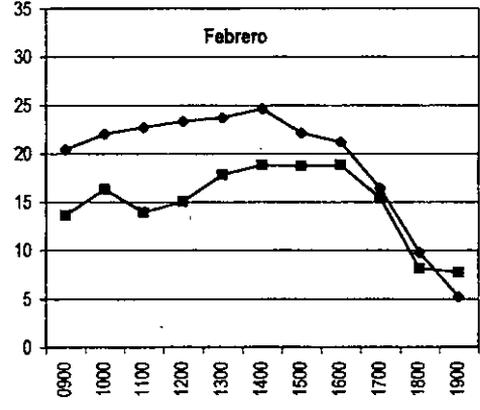
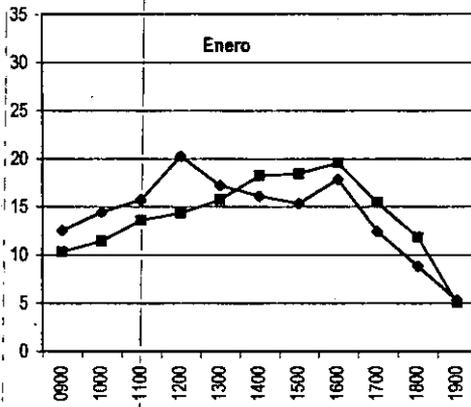
Figuras 25 – 36. Temperatura ambiente a lo largo del día, en la horas de actividad (0900 a 1900 h) en la localidad de Nopalillo, Hidalgo. La curva incompleta pertenece al primer día de muestreo del mes de abril de 1998, durante los dos días del muestreo hubo fuertes incendios que no permitieron la toma de datos; y para el mes de mayo la lluvia impidió durante algunas horas tomar datos.

Figuras 37 – 48. Temperatura ambiente a lo largo del día, en la horas de actividad (0900 a 1900 h) en la localidad de Calimaya, Edo. de México. Las curvas incompletas se debieron a horas de lluvia que no permitieron la toma de datos.

Figuras 49 – 60. Temperatura ambiente a lo largo del día, en la horas de actividad (0900 a 1900 h) en la localidad de Milpa Alta, D.F. Las curvas incompletas se debieron a horas de lluvia que no permitieron la toma de datos en el mes de abril y mayo; en el mes de abril la curva completa en realidad son dos curvas que pertenecen a dos días distintos. En el mes de mayo y junio hubo incendios en más de la mitad de la localidad.

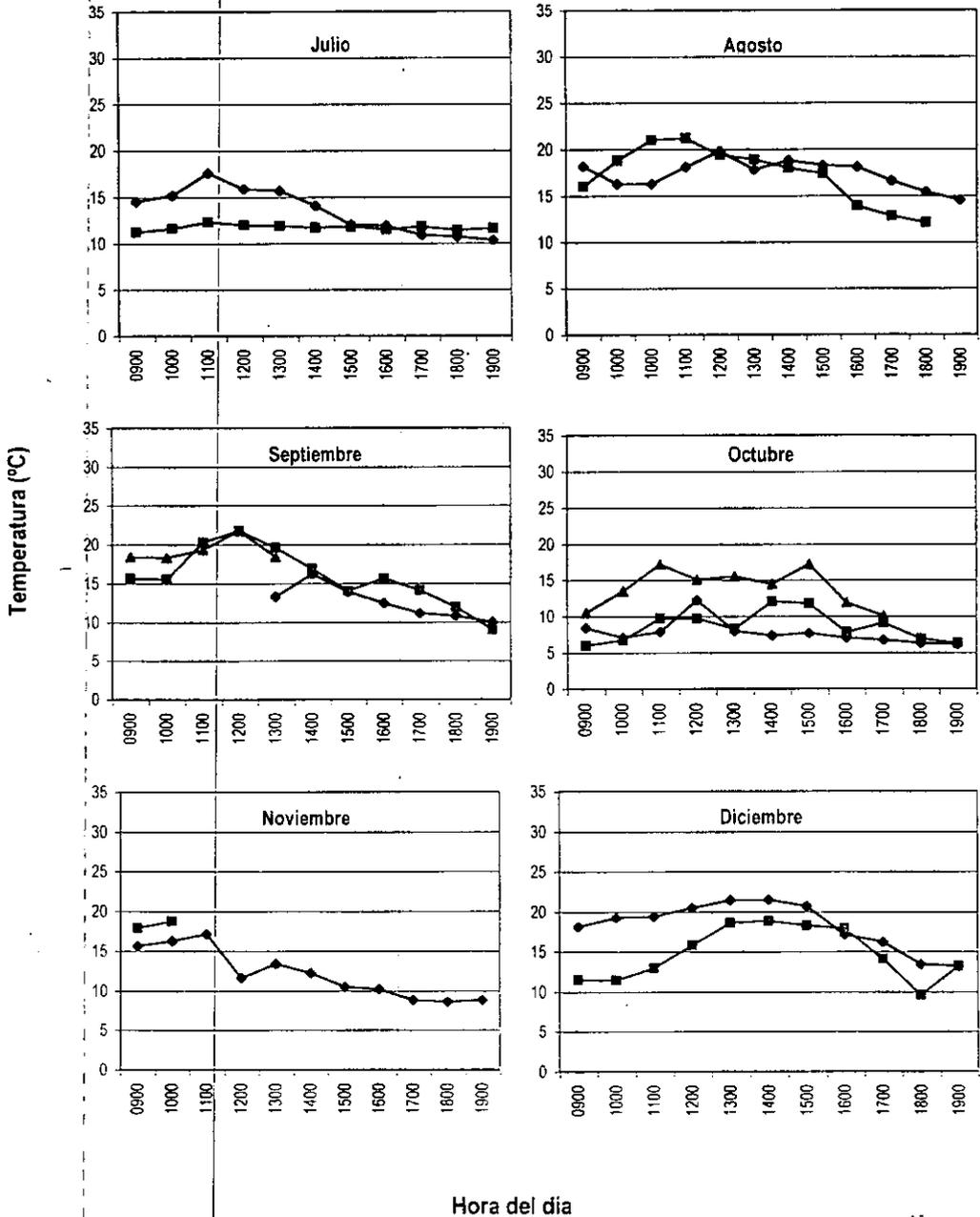
Cuicatlán

Temperatura (°C)



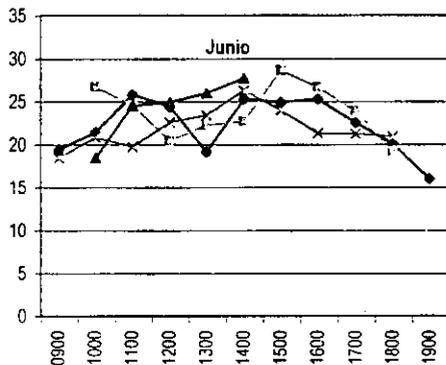
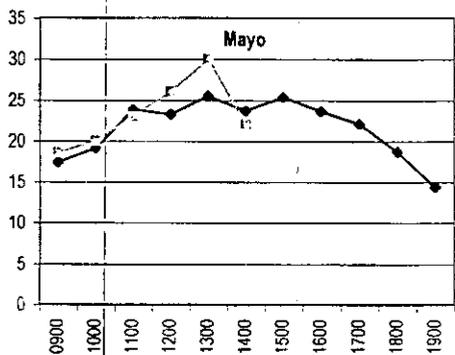
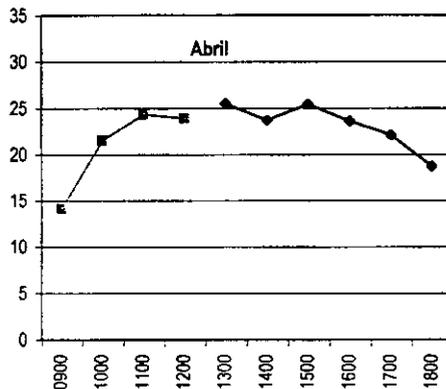
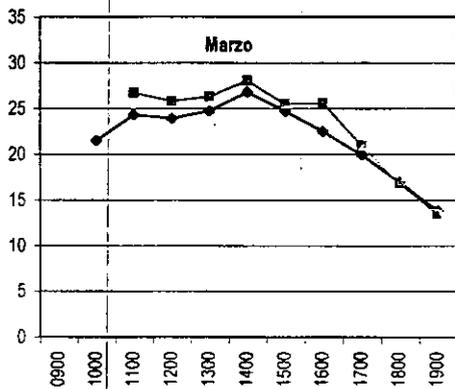
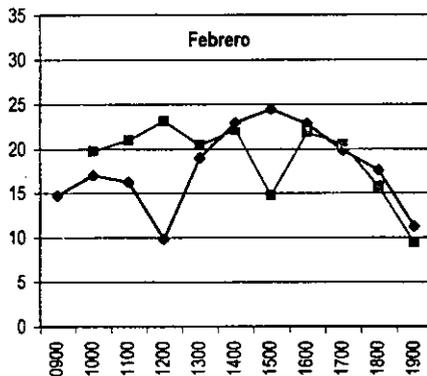
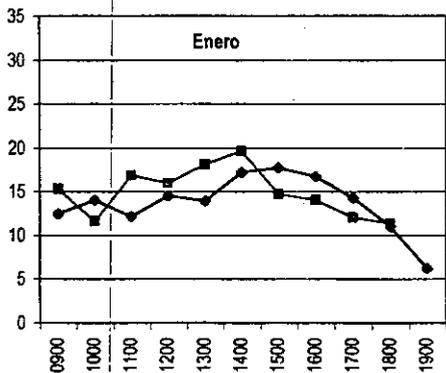
Hora del día

Cuicatlán



Ropalillo

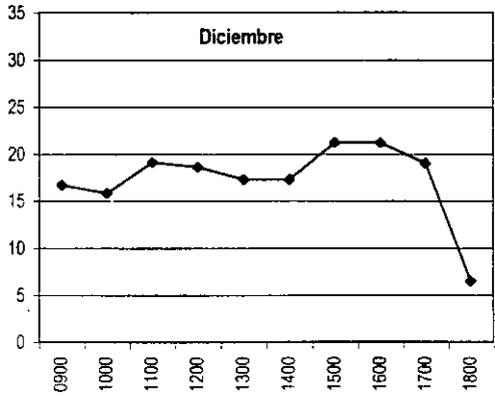
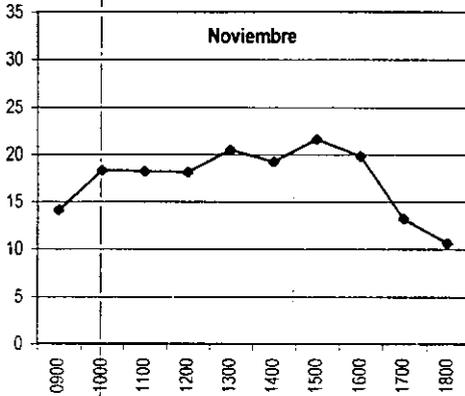
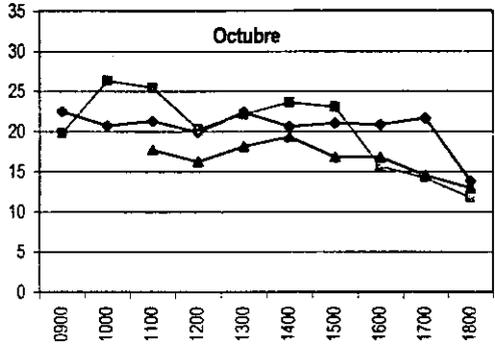
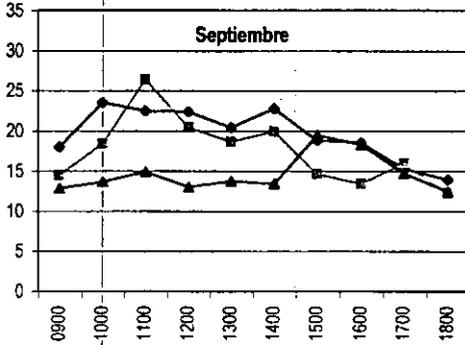
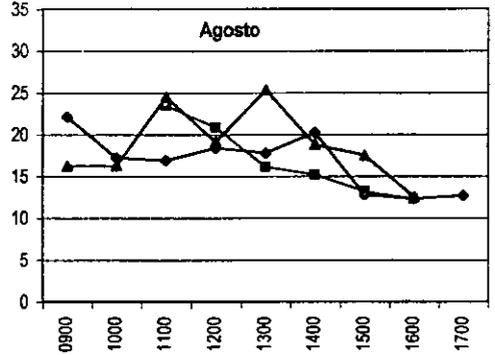
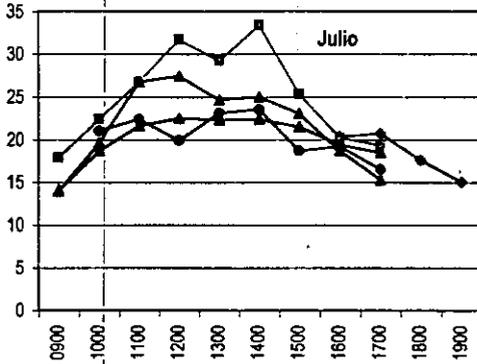
Temperatura (°C)



Hora del día

Ropalillo

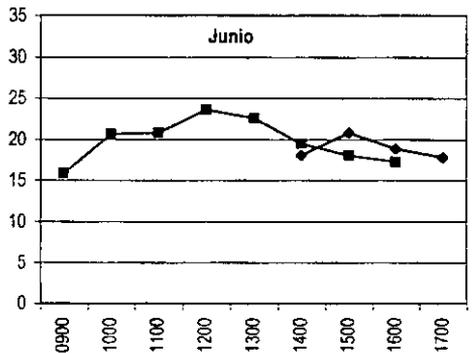
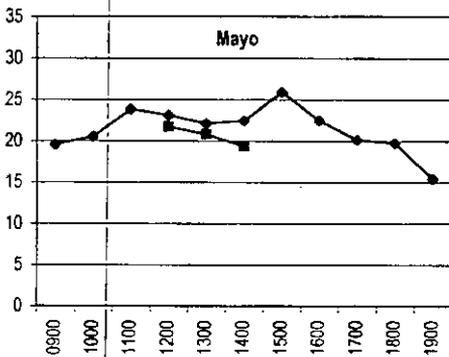
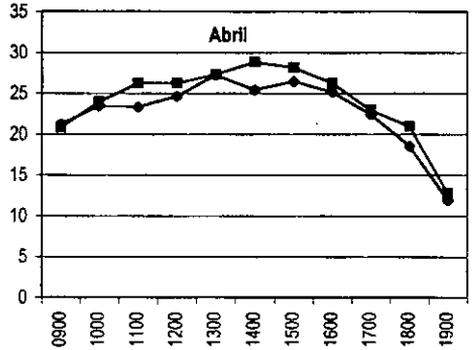
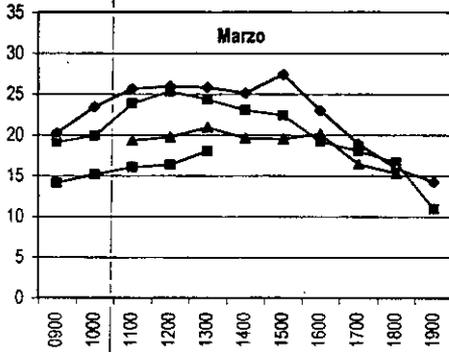
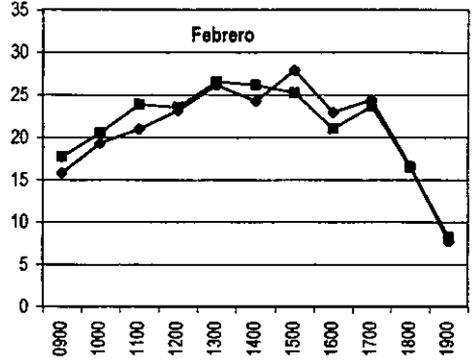
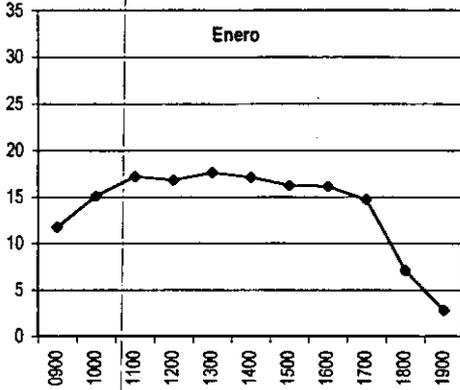
Temperatura (°C)



Hora del día

Calimaya

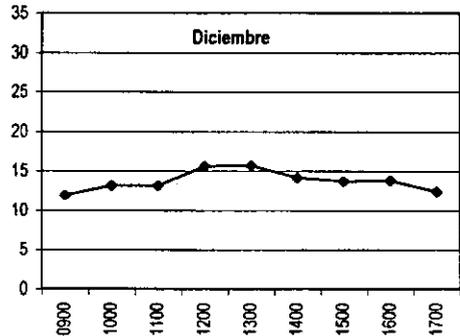
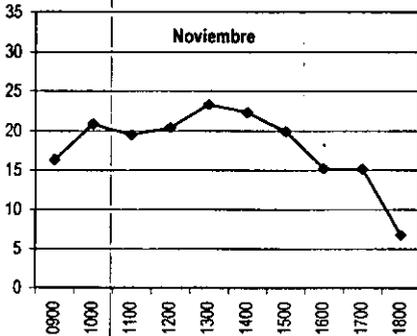
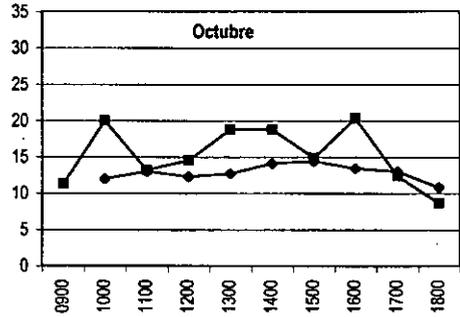
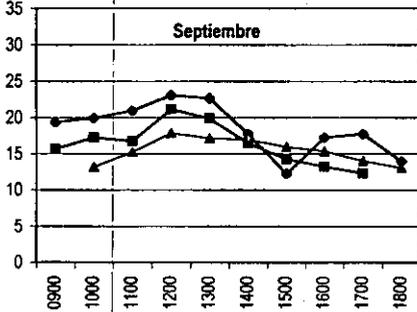
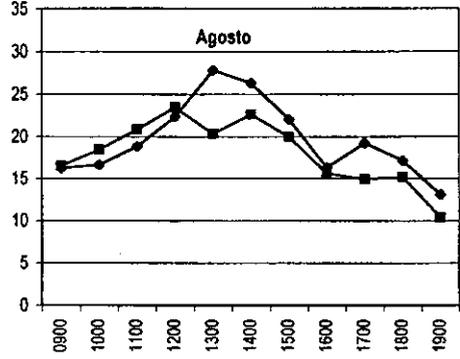
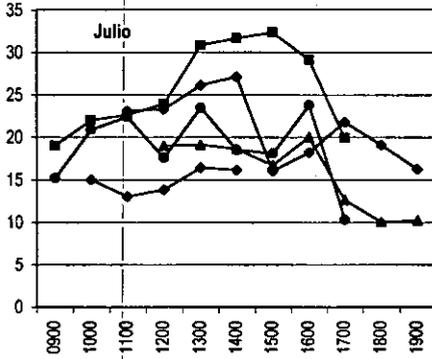
Temperatura (°C)



Hora del día

Calimaya

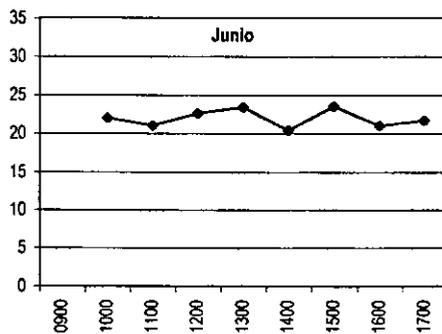
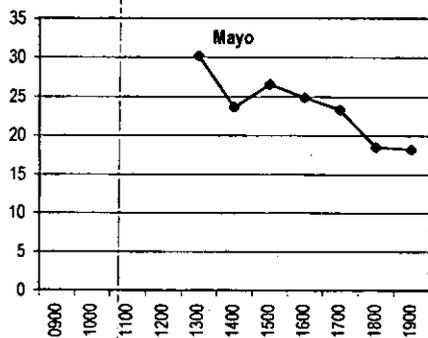
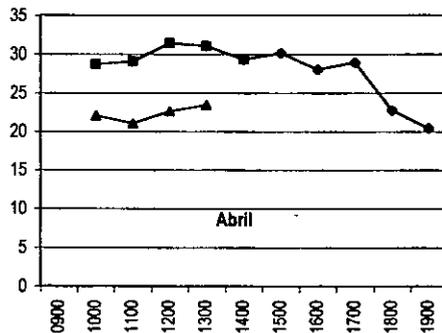
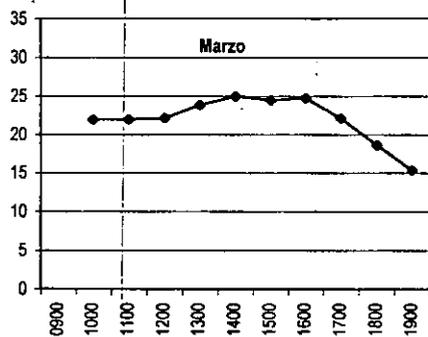
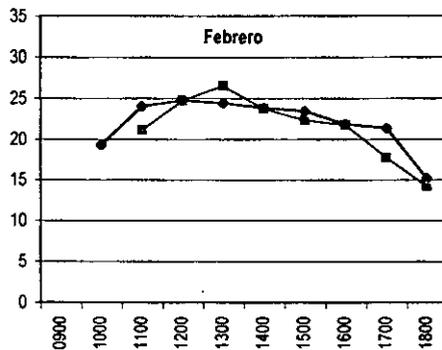
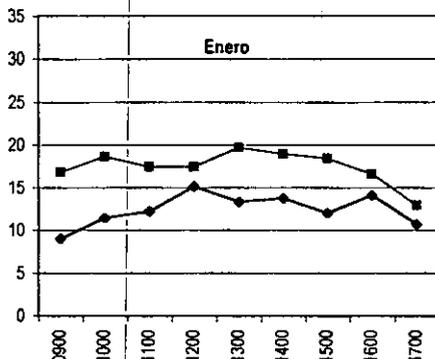
Temperatura (°C)



Hora del día

Wilpa Alta

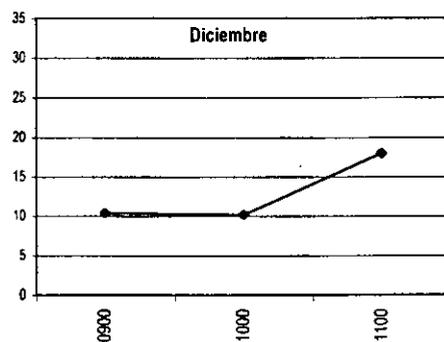
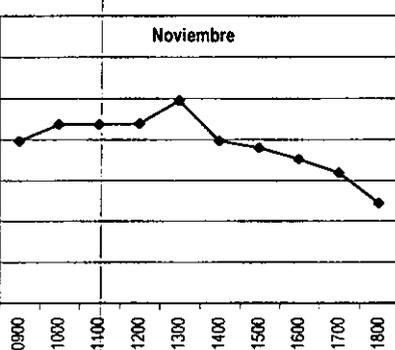
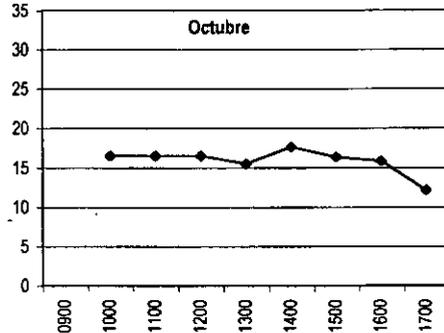
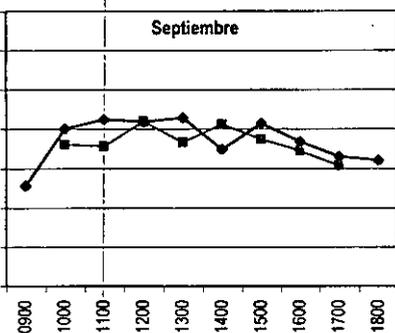
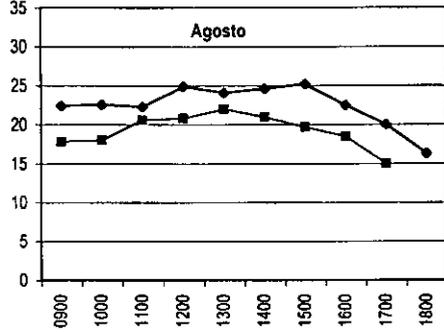
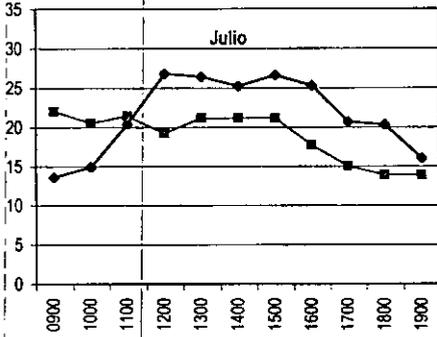
Temperatura (°C)



Hora del día

Milpa Alta

Temperatura (°C)



Hora del día

Suelos.

En las localidades viviparas se determinaron dos tipos diferentes de suelos. En Nopalillo el suelo encontrado corresponde a un Cambisol húmico (Bh) y para Cuicatlán un Luvisol vértico (Lv) (tabla 11; y figuras F1 y F2); en el caso de las localidades ovíparas el tipo de suelo determinado correspondió a Regoso para el caso de Calimaya y un Andosoles en el caso de Milpa Alta (Tabla 12; y figuras F3 y F4) (Andosol ocrico: To).

Localidad																
Suelo		Luvisol														
Tipo de roca		Igneas (Obsidiana)														
Horizonte	Prof.	Raíces	Tam raíz	Intrusión	tipo intru	Tam intru	clave c s	clave c h	Textura	DA	DR	PH	MO	% Arena	% Limos	% Arcillas
0	0-2	Abundantes	gru. med. y fin.	no hay			10YR 5/2	10YR 3/2	migajon arenoso	0.6633	2	5.79	23.45	69.6	19.6	10.8
A 11	2-7	Abundantes	gru. med. y fin.	no hay			10YR 4/2	10YR 2/2	migajon	0.8033	1.85	5.89	20.83	47.2	40	12.8
A 12	7-11	Abundantes	gru. med. y fin.	no hay			10YR 3/3	10YR 3/1	migajon	0.9233	1.85	6.17	13.94	45.2	40	14.8
A 2	11-16	Regular	med. y fin.	escasas	igneas	Pequeña	7.5YR 5/4	5YR 3/3	migajon	1.0667	2.27	6.36	15.55	51.2	32	16.8
B	16-203	Escasas	gru. y med.	escasas	igneas	Med. y Peq.	5YR 5/3	2.5YR 3/4	migajon arcillo arenos	1.16	3.33	6.76	1.12	45.2	26	28.8
C	203-223	No hay		escasas	igneas	Med. y Peq.	5YR 5/3	2.5YR 3/4	migajon arenoso	1.05	2.5	6.72	1.56	61.2	25.6	13.2

Localidad																
Suelo		Cambisol														
Tipo de roca		Metamorficas (Esquistes)														
Horizonte	Prof.	Raíces	Tam raíz	Intrusión	tipo intru	Tam intru	clave c s	clave c h	Textura	DA	DR	PH	MO	% Arena	% Limos	% Arcillas
A 1	0-14	Escasas	gru. y fin.	no hay			2.5Y 3/2	10YR 2/1	migajon arenoso	0.6933	2.63	3.85	13.81	55.2	38	6.8
A B	14-27	Escasas	gru. y fin.	no hay			10YR 5/2	10YR 3/1	migajon arenoso	0.88	2.27	4.33	7.71	45.2	36	18.8
(B)	27-36	Escasas	medianas	escasas	calizas	medianas	10YR 8/6	10YR 5/6	migajon arcilloso	1.2133	2.5	4.56	2.80	43.2	36.8	20.8
2C 1	36-46	Escasas	medianas	abundantes	calizas	Gran. med. peq.	10YR 6/4	10YR 4/3	migajon arenoso	1.2833	2.78	4.54	3.17	61.2	36	2.8
2C 2	46-56	Escasas	medianas	no hay			10YR 6/3	10YR 3/2	migajon arenoso	1.3167	4.55	4.63	4.23	57.2	28	14.8
2C 3	56-71	No hay		escasas	calizas	Pequeña	10YR 8/3	10YR 5/3	migajon arenoso	1.5033	2.5	4.71	1.12	67.2	22	10.8
Regolita	71-	No hay		no hay			10YR 8/1	5Y 8/2	arena migajosa	1.6767	2.78	6.01	0.57	76.4	14.8	8.8

Tabla 9. Resultados del análisis de suelos de las localidades de Nopalillo, Hidalgo y Cuicatlán, Oaxaca; donde habitan las lagartijas viviparas (*S. bicanthalis*). Las abreviaciones siguientes se refieren a: Tam = tamaño; intru = intrusión; c s = color seco; c h = color húmedo; DA = densidad aparente; DR = densidad real; pH = potencial de hidrógeno y MO = materia orgánica.

Localidad																	
Suelo		Andosol															
Tipo de roca		Basaltos															
Horizonte	Prof	Raíces	Tam raiz	intrusión	tipo intru	Tam intru	clave c s	clave c h	Textura	DA	DR	PH	MO	% Arena	% Limos	% Arcillas	
A	0-14	Abundantes	gru. med. y fin.	escasas	igneas	Pequeña	2.5Y 5/4	2.5Y 3/2	migajon arenoso	1.0467	2.63	6.82	2.62	71.2	22	6.8	
C1	14-55	Abundantes	gru. med. y fin.	escasas	igneas	Pequeña	2.5Y 5/4	2.5Y 3/2	migajon arenoso	1.0933	2.94	6.38	1.44	69.2	22	8.8	
2 C 2	55-153	Escasas	finas	no hay			5Y 3/1	5Y 2.5/1	arena	1.2467	2	6.6	0.69	89.2	5.6	5.2	
3 C 3	153-257	No hay		escasas	igneas	grandes	10YR 6/3	10YR 3/2	migajon	0.9367	2.38	6.45	2.43	50.8	40.4	8.8	

Localidad																	
Suelo		Regosol															
Tipo de roca		Igneas y Sedimentarias (minas)															
Horizonte	Prof	Raíces	Tam raiz	intrusión	tipo intru	Tam intru	clave c s	clave c h	Textura	DA	DR	PH	MO	% Arena	% Limos	% Arcillas	
0	0-4.5	Abundantes	gru. med. y fin.	abundantes	igneas	Pequeña	2.5Y 5/4	2.5Y 3/2	arena migajosa	1.15	3.57	5.64	5.98	78.8	12	9.2	
A	4.5-9.5	Abundantes	med. y fin.	escasas	igneas	Pequeña	2.5Y 6/4	10YR 4/2	migajon arenoso	1.3367	2.5	5.43	1.68	72.8	18	9.2	
C 1	9.5-13.5	Abundantes	med. y fin.	escasas	igneas	Pequeña	10YR 5/2	10YR 2/2	migajon arenoso	1.0733	2.5	5.51	6.53	72.8	18	9.2	
C 2	13.5-40.5	Escasas	finas	escasas	igneas	Pequeña	2.5Y 6/4	2.5Y 4/4	arena migajosa	1.3833	2.27	5.69	0.88	79.2	12	8.8	
C 31	40.5-170.5	Escasas	gruesas	abundantes	igneas	Med. y Peq.	2.5Y 8/2	2.5Y 5/4	arena migajosa	1.02	2.08	5.93	0.69	76.4	18.4	5.2	
	170.5-	No hay		no hay			2.5Y 8/2	2.5Y 7/2	migajon arenoso	0.6233	2	6.15	0.57	70.4	20.4	9.2	

Tabla 10. Resultados del análisis de suelos de las localidades de Milpa Alta, D.F. y Calimaya, Edo. De México; donde habitan las lagartijas ovíparas (*S. aeneus*). Las abreviaciones siguientes se refieren a: Tam = tamaño; intru = intrusión; c s = color seco; c h = color húmedo; DA = densidad aparente; DR = densidad real; pH = potencial de hidrógeno y MO = materia orgánica.

Vegetación.

Todas las localidades corresponden a la comunidad vegetal de Bosque de Pino, estas comunidades son muy características de las montañas de México. Se les encuentran en altitudes que van entre los 2350 a 4000 msnm, estos bosques son en realidad asociaciones vegetales distintas en las que prevalecen diferentes especies del género *Pinus*. Prosperan en general en lugares donde la precipitación anual es del orden de los 700 a 1200 mm anuales (Rzedowski y Rzedowski, 1991).

Se determinaron las siguientes especies de pino para cada localidad:

Cuicatlán, Oaxaca:

Pinus patula
Pinus hartwegii

Nopalillo, Hidalgo:

Pinus montezumae
Pinus rudis

Calimaya, Edo. De México:

Pinus montezumae
Pinus radiata (introducido)

Milpa Alta, D.F.

Pinus montezumae
Pinus leiophylla

Temperatura en los microhábitats.

No se observaron diferencias significativas entre la T_m a lo largo del estudio entre Milpa Alta, Calimaya y Nopalillo aunque si fueron significativamente inferiores en Oaxaca (Tablas 11 y 12), y sobre todo en la temporada de mayor cantidad de lluvias (Tablas 13 a 16). Se observó que las localidades que alcanzaron las mayores desviaciones estándar fueron las localidades con lagartijas vivíparas, lo que demuestra que estos sitios presentan mayor variación térmica de microhábitats que pueden ser elegidos por las lagartijas (Figura 61). La mayor variación de temperaturas en las zonas vivíparas no fueron constantes durante todo el año (Figura 62 y 63). En Oaxaca e Hidalgo los modelos de cobre alcanzaron las mayores temperaturas (Tablas 13 y 14) en los diferentes microhábitats, lo que demuestra que aunque las temperaturas ambientales en estas zonas (Tablas 3 y 4) fueron bajas, y principalmente en Cuicatlán, las lagartijas pueden explotar térmicamente estas zonas. Además la radiación solar se incrementa ligeramente con la altitud, y aunque no hay diferencias en cuanto a altitud en las cuatro localidades, la relación entre la fisonomía del sitio y la altitud con respecto a su entorno (Figura D y E) podría brindar ventajas de claridad solar y de menor nubosidad en Milpa Alta (Figura H4) y Calimaya (Figura H3) en comparación con las zonas vivíparas (Figura H1 y H2).

En Nopalillo 9 de los 12 meses del año se observaron desviaciones estándar superiores a los 10°C; en Cuicatlán 5 meses; en Calimaya 6 de 12 meses y en Milpa Alta 3 de 12 meses (Tablas 13 a 16). Aunque en Cuicatlán sólo 5 de los 12 meses presentaron desviaciones estándar superiores a los 10°C, la temperatura fue más baja que en las otras localidades, lo cual provocó una disminución de las desviaciones. Además en los meses de julio y agosto estuvo lloviendo durante todos los días de muestreo lo que provocó que fuerán pocos los microambientes con temperaturas altas.

Los meses en los que las medias mensuales de los modelos de cobre fueron más altas (Figura 62 – 65) coincidieron con la época reproductiva. Las temperaturas promedio más altas se relacionaron con la época en los que más del 50 % de las hembras se encontraban preñadas. En Nopalillo esto correspondió a los meses de febrero a julio (Figura 7), y en Milpa Alta de abril a mayo

(tabla 15). En Cuicatlán correspondió de marzo a junio la época de mayor porcentaje de hembras preñadas aunque en el mes de abril no se encontraron más del 50% de *HP*. En Calimaya los meses de mayor temperatura no correspondieron con los meses de la mayor captura de hembras preñadas (Figura 65), y fue muy difícil observarlas.

En las localidades vivíparas se encontró mayor variación de la temperatura en los diferentes microambientes (figuras 61,66 y 67). En las localidades ovíparas los modelos presentaron menor variación en comparación con las localidades vivíparas (figuras 68 y 69) lo que concordó con la variación de la T_a promedio mensual (Figura 37 - 60).

La influencia del viento a nivel del suelo fue muy grande, ya que provocó junto con la humedad, la disminución de la temperatura en los diferentes microhábitats, particularmente en los sitios donde no existía alguna barrera física protectora contra el viento y la lluvia, como son las rocas, troncos aislados, etc. Calimaya es una zona bastante protegida contra los vientos debido a que es una pequeña cuenca formada en las faldas del Nevado de Toluca y la localidad de Nopalillo es un valle que está más o menos protegido contra el viento en cierta época del año pero el frío y los vientos provenientes del norte son constantes durante gran parte del año en ésta zona. En Cuicatlán los vientos son muy fríos y fuertes durante todo el año, la humedad en éste sitio es más o menos constante durante casi todo el año (Figura 12 y H1), demostrado por la diversidad de cuerpos de agua permanentes como los pequeños manantiales y charcos que se observan regularmente (Figura G1); éstos últimos se encuentran rodeados por algunas especies de helechos, musgos y pastos acuáticos.

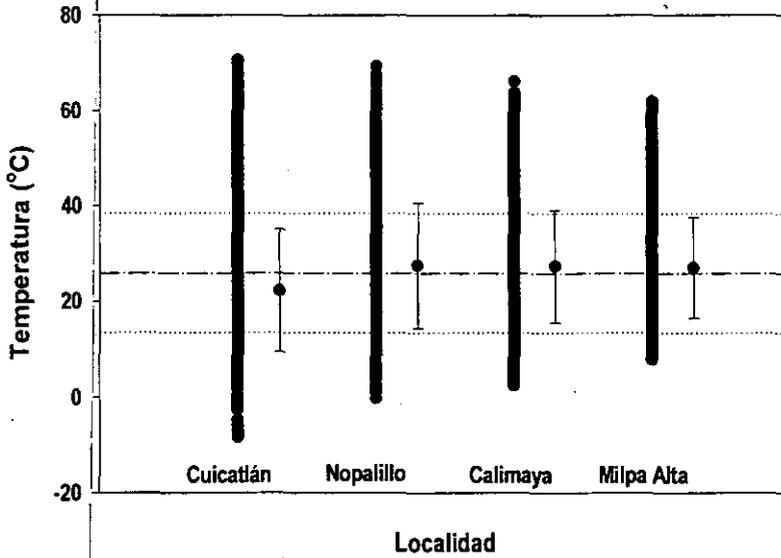


Figura 61. Distribución de la temperatura de los modelos de cobre (T_e) en cada localidad durante todo el estudio; las T_e también representan la temperatura en los diferentes microhábitats. Las líneas delgadas muestran la temperatura media de los modelos de cobre y su desviación estándar. La línea horizontal muestra la temperatura media para todos los datos de todas las localidades, en donde se observa que en la media para Cuicatlán está por debajo de la media total

Tabla 11. Estadística descriptiva de las temperaturas (°C) de los modelos de cobre (T_e) como una representación de la temperatura de los diversos microhábitats en cada localidad (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

Localidad	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Cuicatlán	3094	22.218	12.762	0.229	70.700	-8.40	18.600	12.800	29.300
Nopalillo	2940	27.503	13.121	0.242	69.400	-0.20	25.100	17.400	35.650
Calimaya	2952	27.343	11.742	0.216	66.200	2.50	24.600	18.100	34.800
Milpa Alta	1860	27.054	10.563	0.245	62.000	7.90	25.300	18.600	33.800

La prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA) mostró que hubo diferencias significativas entre la temperatura de los diferentes microhábitats en las cuatro localidades ($F_{3,10842} = 129.343$, $P = <0.001$).

Tabla 12. La prueba estadística de comparación múltiple SNK (Student-Newman-Keuls) demostró que en Cuicatlán, la temperatura promedio en los diferentes microhábitats fue menor en comparación con las otras localidades.

Comparación	Diferencia de x	p	q	P	p<0.05
Nopalillo vs. Cuicatlán	5.285	4	32.711	<0.001	Diferencias
Nopalillo vs. Milpa Alta	0.449	3	1.751	0.431	Sin Diferencias
Nopalillo vs. Calimaya	0.159	2	0.707	0.617	Sin Diferencias
Calimaya vs. Cuicatlán	5.126	3	23.020	<0.001	Diferencias
Calimaya vs. Milpa Alta	0.290	2	1.130	0.424	Sin Diferencias
Milpa Alta vs. Cuicatlán	4.836	2	19.046	<0.001	Diferencias

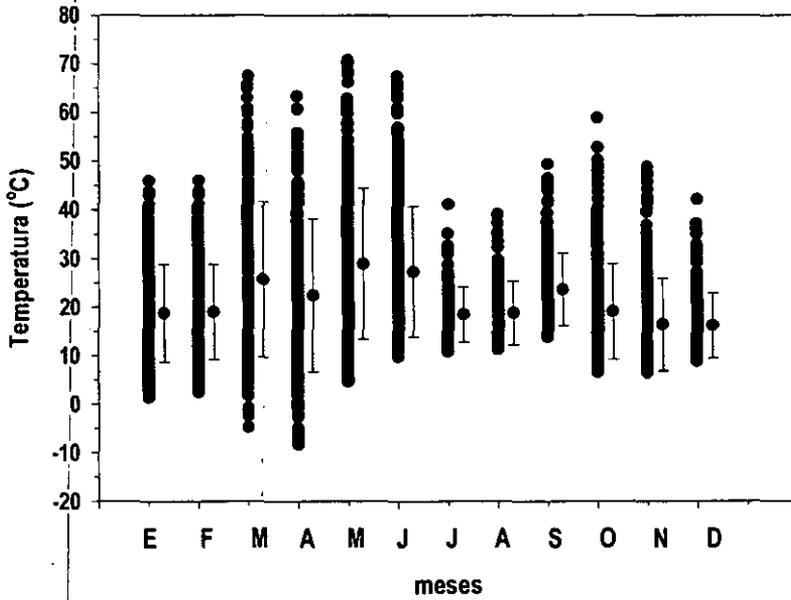


Figura 62. Temperaturas de los modelos de cobre por mes, así como el promedio y la desviación estándar en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca.

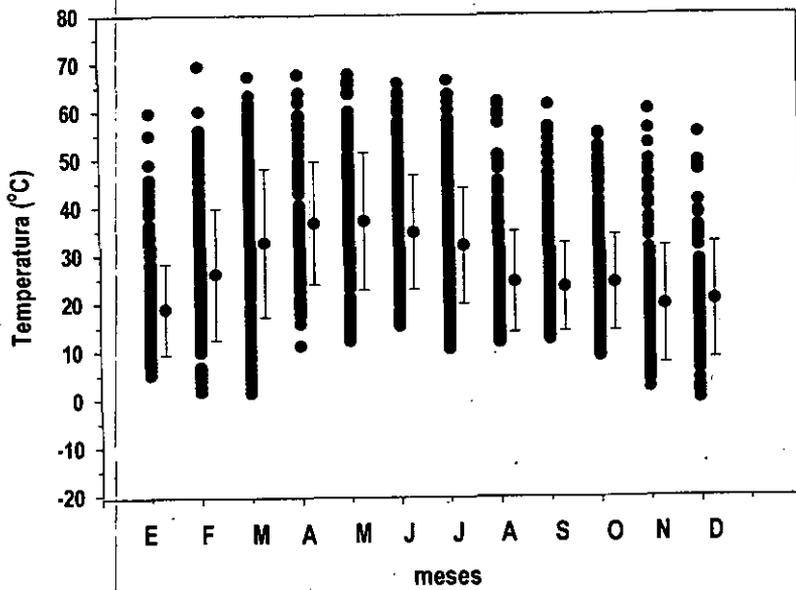


Figura 63. Temperaturas de los modelos de cobre por mes, así como el promedio y la desviación estándar en la localidad de Nopalillo, Hidalgo.

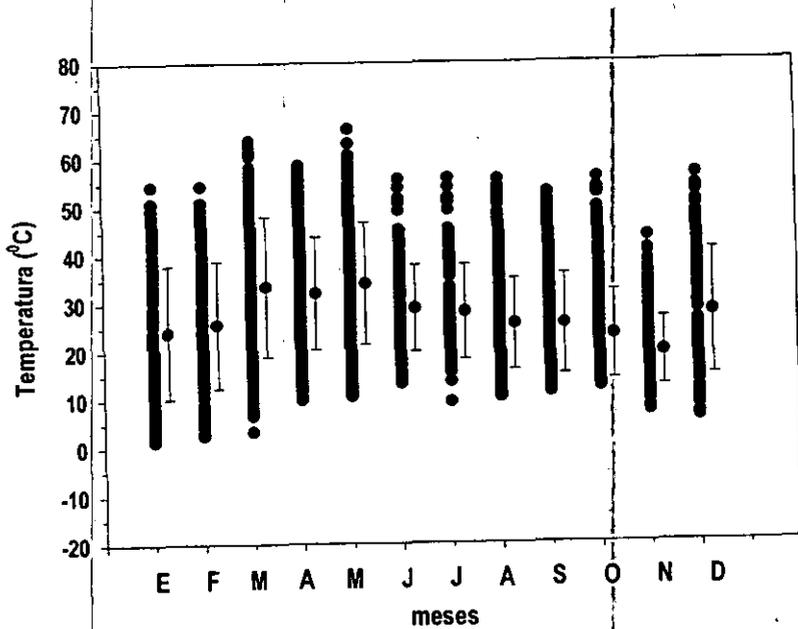


Figura 64. Temperaturas de los modelos de cobre por mes, así como el promedio y la desviación estándar en la localidad de Calimaya, Edo. de México.

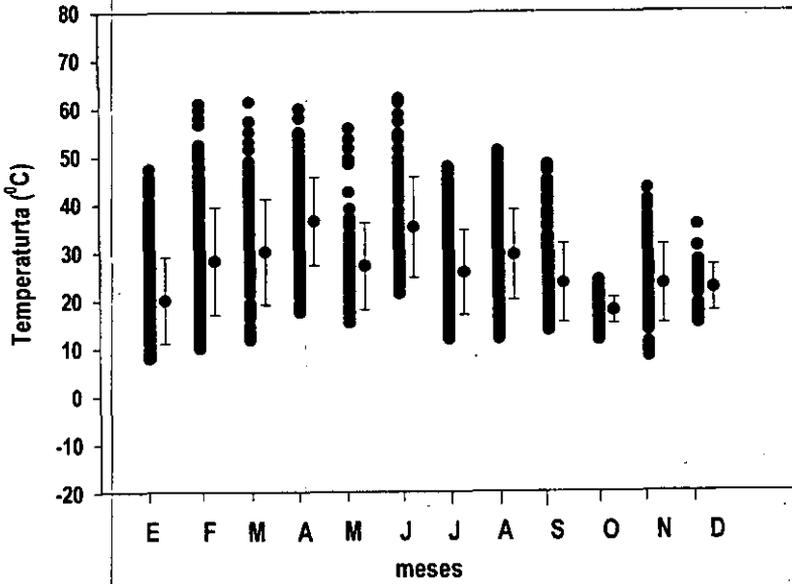


Figura 65. Temperaturas de los modelos de cobre por mes, así como el promedio y la desviación estándar en la localidad de Milpa Alta, D.F.

Tabla 13. Estadística descriptiva de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los modelos de cobre (T_e) como parte de la diversidad térmica en los microhábitats (T_m) cada mes en Cuicatlán, Oaxaca. (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar)

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	240	18.929	9.841	0.635	46.000	2.400	15.650	11.400	26.450
Febrero	264	25.665	16.046	0.988	67.400	-4.800	22.100	12.100	38.400
Marzo	360	22.331	15.778	0.832	63.300	-8.400	18.800	10.600	33.500
Abril	286	28.819	15.617	0.923	70.700	4.500	24.300	15.800	40.500
Mayo	480	27.219	13.418	0.612	67.400	9.700	23.150	16.400	36.350
Junio	144	18.344	5.696	0.475	41.100	10.700	17.650	13.650	22.100
Julio	120	18.798	6.623	0.605	39.000	11.100	16.900	13.400	22.100
Agosto	264	23.595	7.487	0.461	49.400	13.700	22.800	16.350	28.100
Septiembre	300	18.984	9.923	0.573	58.800	6.500	15.900	11.800	22.700
Octubre	240	16.320	9.568	0.618	48.800	6.300	12.550	9.700	20.150
Noviembre	132	16.103	6.755	0.588	42.100	8.700	13.650	10.950	19.250
Diciembre	164	19.745	11.296	0.695	55.300	2.600	15.700	12.300	25.500

Tabla 14. Estadística descriptiva de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los modelos de cobre (T_e) como parte de la diversidad térmica en los microhábitats (T_m) cada mes en Nopalillo, Hidalgo. (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar)

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	240	18.796	9.456	0.610	59.800	5.100	17.200	12.150	23.000
Febrero	252	26.062	13.669	0.861	69.400	1.600	24.300	16.250	35.050
Marzo	228	33.723	14.554	0.964	67.200	9.000	32.150	23.000	45.200
Abril	132	36.480	12.759	1.111	67.600	11.100	35.300	27.100	46.750
Mayo	180	36.956	14.223	1.060	67.600	12.100	36.600	26.700	47.950
Junio	228	34.672	11.901	0.788	65.700	15.200	31.700	25.400	42.400
Julio	468	31.849	12.050	0.557	66.300	10.400	30.450	22.800	40.950
Agosto	288	24.211	10.472	0.617	61.800	11.600	21.550	16.150	28.800
Septiembre	360	23.141	9.171	0.483	61.100	12.300	20.800	16.300	27.400
Octubre	324	24.000	9.987	0.555	55.200	8.800	22.050	17.200	27.700
Noviembre	132	19.297	12.211	1.063	60.000	2.200	17.650	9.650	26.000
Diciembre	108	20.235	11.983	1.153	55.100	-0.200	18.400	12.000	28.200

Tabla 15. Estadística descriptiva de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los modelos de cobre (T_e) como parte de la diversidad térmica en los microhábitats (T_m) cada mes en Calimaya, Edo. de México. (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar)

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	132	25.545	13.239	1.152	54.400	2.500	23.550	16.100	36.400
Febrero	264	33.442	14.637	0.901	63.800	3.300	32.000	22.750	45.150
Marzo	420	31.989	11.779	0.575	58.600	9.800	31.050	21.900	39.950
Abril	276	34.037	12.689	0.764	66.200	10.500	32.500	23.700	44.500
Mayo	180	28.741	8.993	0.670	55.800	13.200	28.000	21.700	33.700
Junio	144	27.988	9.879	0.823	55.800	9.200	26.700	19.850	35.400
Julio	408	25.374	9.461	0.468	55.500	10.200	23.400	19.000	30.950
Agosto	288	25.371	10.404	0.613	52.700	11.200	22.700	16.600	31.800
Septiembre	420	23.036	9.207	0.449	55.800	12.200	19.750	16.650	26.100
Octubre	204	19.337	7.098	0.497	43.500	7.100	17.500	14.650	22.200
Noviembre	120	27.660	13.007	1.187	56.400	5.700	24.800	17.900	37.600
Diciembre	96	19.636	4.556	0.465	31.800	12.500	19.300	15.800	21.750

Tabla 16. Estadística descriptiva de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los modelos de cobre (T_e) como parte de la diversidad térmica en los microhábitats (T_m) cada mes en Milpa Alta, D.F. (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar)

Mes	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Mediana	25%	75%
Enero	216	20.013	8.977	0.611	47.400	7.900	17.450	13.000	24.950
Febrero	192	28.195	11.178	0.807	61.000	10.000	26.850	19.950	34.700
Marzo	120	30.083	10.997	1.004	61.300	11.800	28.550	22.850	38.400
Abril	228	36.344	9.218	0.610	59.900	17.500	35.050	31.500	43.700
Mayo	84	27.062	9.078	0.990	55.700	15.300	25.350	19.700	31.000
Junio	96	35.210	10.509	1.073	62.000	21.300	32.050	26.350	43.050
Julio	216	25.796	8.825	0.600	47.800	11.900	24.850	19.000	31.600
Agosto	252	29.323	9.373	0.590	50.900	11.900	29.200	22.650	36.100
Septiembre	204	23.437	8.211	0.575	48.200	13.600	20.800	17.550	25.850
Octubre	96	17.760	2.707	0.276	24.000	11.600	18.200	16.200	19.450
Noviembre	120	23.188	8.164	0.745	43.100	8.100	23.200	17.000	29.050
Diciembre	36	22.333	4.739	0.790	35.400	15.000	22.200	18.300	25.550

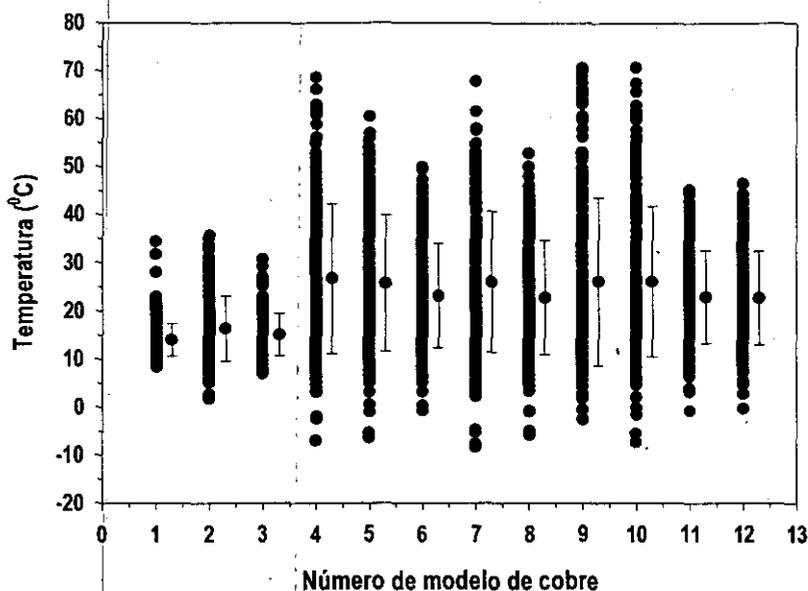


Figura 66. Temperaturas de los modelos de cobre, el promedio y la desviación estándar de cada modelo a lo largo de todo el estudio, en Cuicatlán, Oaxaca. En el eje de las X cada T_e es el número dado a cada uno de los 12 modelos.

Anexo figura 66.

T_e1	Dentro de un Agujero, ladera este
T_e2	Debajo del encino arbustivo o perilla
T_e3	Dentro de un agujero
T_e4	Sobre el musgo o suelo, cerca de encinos (ladera oeste)
T_e5	Sobre el musgo o suelo, cerca de encinos (ladera este)
T_e6	Sobre el camino pedregoso (debajo de un pequeño arbusto)
T_e7	Sobre mucho musgo
T_e8	Sobre un zacatón grande (ladera oeste)
T_e9	Sobre acículas, pared vertical (ladera este)
T_e10	Sobre el una pequeña rama de pino en el suelo
T_e11	Sobre una roca mediana
T_e12	Sobre el suelo desnudo (roca madre), zona desprotegida

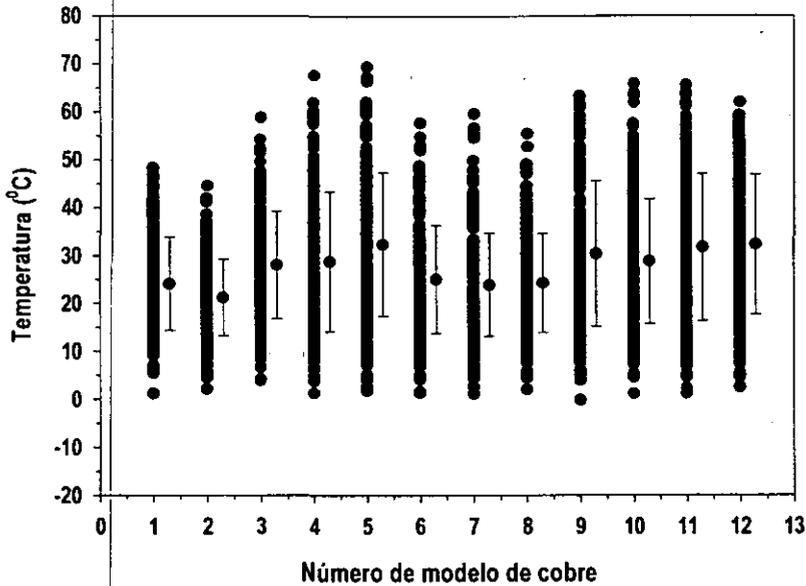


Figura 67. Temperaturas de los modelos de cobre, el promedio y la desviación estándar de cada modelo a lo largo de todo el estudio, en Nopalillo, Hidalgo. En el eje de las X cada T_e es el número dado a cada uno de los 12 modelos.

Anexo figura 67.

T_e1	Dentro de un zacatón grande
T_e2	Encima de un zacatón grande
T_e3	Al lado este de un tocón
T_e4	Encima de un tocón
T_e5	Al lado oeste de un tocón
T_e6	A la sombra de un pino chico, sobre zacatones pequeños
T_e7	Cerca de un zacatón chico
T_e8	A la sombra de un zacatón pequeño
T_e9	Cerca de la sombra de un zacatón grande
T_e10	Sobre el suelo cubierto de acículas
T_e11	Encima de un zacatón mediano
T_e12	Sobre el suelo, zona desprotegida

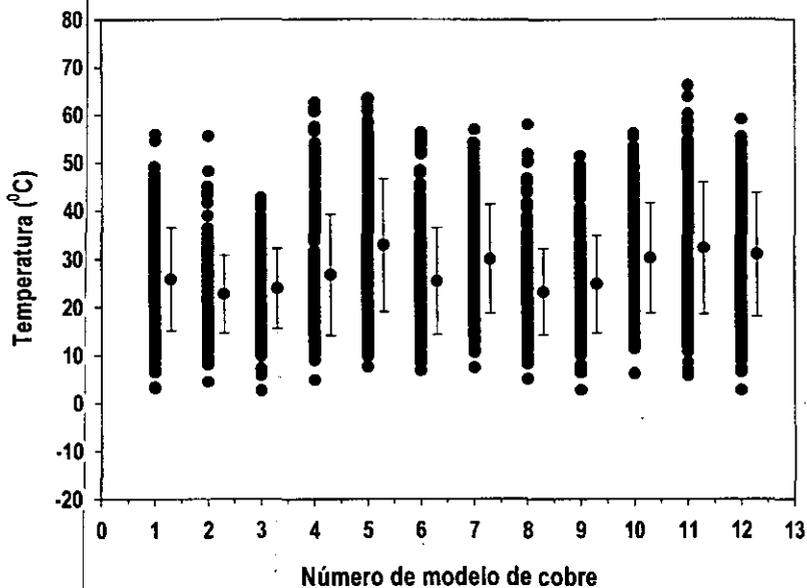


Figura 68. Temperaturas de los modelos de cobre, así como el promedio y la desviación estándar de cada modelo a lo largo de todo el estudio, en Calimaya, Edo. de México. En el eje de las X cada T_e es el número dado a cada uno de los 12 modelos.

Anexo figura 68.

T_{e1}	Entre las acículas de un zacatón pequeño
T_{e2}	Sobre un zacatón mediano
T_{e3}	Entre las acículas de un zacatón mediano
T_{e4}	Cerca de una pared vertical, sobre el suelo arenoso (ladera oeste)
T_{e5}	Sobre el suelo desnudo, zona desprotegida
T_{e6}	En medio de dos rocas (oeste de las piedras)
T_{e7}	Encima de dos rocas (sobre el suelo que se forma entre las rocas)
T_{e8}	Sobre el suelo cubierto de musgo (noreste de un zacatón)
T_{e9}	Entre las acículas de un zacatón grande
T_{e10}	Sobre una pequeña piedra (alrededor algunos macollos)
T_{e11}	Sobre el suelo arenoso (desnivel)
T_{e12}	Sobre un tocón de un macollo

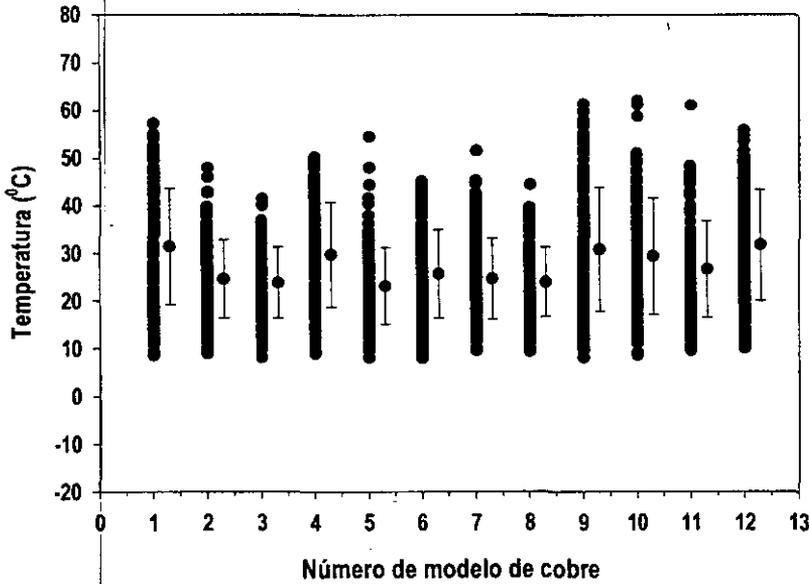


Figura 69. Temperaturas de los modelos de cobre, el promedio y la desviación estándar de cada modelo a lo largo de todo el estudio, en Milpa Alta, D.F. En el eje de las X cada T_e es el número dado a cada uno de los 12 modelos.

Anexo figura 69.

T_e1	Sobre el suelo desnudo, zona desprotegida
T_e2	Sobre un zacatón mediano
T_e3	A la sombra de un zacatón mediano
T_e4	Sobre una pequeña piedra
T_e5	Sobre el suelo, rodeado de macollos grandes
T_e6	Al lado este de un zacatón grande
T_e7	Entre las acículas de un zacatón mediano
T_e8	Encima de un zacatón grande
T_e9	Entre las plantas y pequeños arbustos, sobre musgo y/o suelo
T_e10	Sobre el suelo cubierto por plantas muy pequeñas
T_e11	Sobre un tocón o ramas
T_e12	Sobre una grande roca

Tabla 17. Estadística descriptiva de la temperatura (°C) de cada modelo de cobre a lo largo de todo el estudio en Cuicatlán, Oaxaca (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
1	257	13.877	3.422	0.213	34.300	8.300	26.000	13.400	11.575	15.150
2	258	16.295	6.788	0.423	35.600	1.700	33.900	15.150	11.500	19.400
3	258	14.990	4.424	0.275	30.600	6.900	23.700	14.000	12.400	16.400
4	258	26.632	15.582	0.970	68.600	-7.000	75.600	24.600	15.000	36.100
5	258	25.601	14.204	0.884	60.400	-6.500	66.900	21.900	14.000	35.900
6	258	23.107	10.792	0.672	49.900	-0.800	50.700	21.600	14.600	31.000
7	258	25.952	14.627	0.911	67.800	-8.400	76.200	24.850	14.000	35.100
8	258	22.631	11.837	0.737	52.800	-5.900	58.700	19.850	14.100	32.700
9	258	26.022	17.443	1.086	70.600	-2.700	73.300	19.900	12.400	38.300
10	258	25.993	15.645	0.974	70.700	-7.400	78.100	22.350	13.400	36.600
11	258	22.876	9.655	0.601	45.100	-0.800	45.900	22.000	15.100	30.600
12	257	22.606	9.651	0.602	46.400	-0.300	46.700	21.300	14.300	30.300

Tabla 18. Estadística descriptiva de la temperatura (°C) de cada modelo de cobre a lo largo de todo el estudio en Nopalillo, Hidalgo (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
1	245	24.041	9.715	0.621	48.30	1.200	47.100	23.000	16.350	30.925
2	245	21.125	8.027	0.513	44.50	2.100	42.400	20.100	14.775	26.850
3	245	27.948	11.214	0.716	58.70	3.900	54.800	26.400	19.150	36.300
4	245	28.668	14.579	0.931	67.60	1.300	66.300	25.200	17.200	38.075
5	245	32.271	14.969	0.956	69.40	1.800	67.600	29.800	19.750	43.400
6	245	25.000	11.261	0.719	57.70	1.300	56.400	23.200	16.625	31.450
7	245	23.856	10.748	0.687	59.60	1.200	58.400	21.400	16.250	29.950
8	245	24.174	10.343	0.661	55.40	2.000	53.400	22.400	16.550	29.925
9	245	30.323	15.124	0.966	63.30	-0.200	63.500	27.500	17.850	41.650
10	245	28.746	13.036	0.833	65.70	1.100	64.600	27.100	18.825	37.400
11	245	31.651	15.299	0.977	65.40	1.200	64.200	28.300	19.300	45.325
12	245	32.229	14.601	0.933	61.90	2.400	59.500	30.200	19.525	44.725

Tabla 19. Estadística descriptiva de la temperatura (°C) de cada modelo de cobre a lo largo de todo el estudio en Calimaya, Edo de México (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
1	246	25.691	10.685	0.681	55.900	3.100	52.800	23.400	17.600	32.200
2	246	22.708	8.078	0.551	5.500	4.400	51.100	21.800	16.200	28.100
3	246	23.799	8.296	0.529	42.700	2.500	40.200	23.400	17.200	29.400
4	246	26.660	12.572	0.802	57.800	4.800	57.800	22.250	17.200	34.600
5	246	32.833	13.810	0.880	56.000	7.500	56.000	31.200	21.300	44.500
6	246	25.338	11.131	0.710	49.600	6.800	49.600	21.750	17.100	30.800
7	246	29.894	11.297	0.720	49.600	7.300	49.600	28.000	20.900	39.200
8	246	23.104	8.961	0.571	53.000	4.900	53.000	20.900	16.300	27.800
9	246	24.734	10.107	0.644	48.700	2.700	48.700	23.050	16.700	31.800
10	246	30.193	11.436	0.729	50.000	6.200	50.000	29.050	20.500	38.900
11	246	32.267	13.652	0.870	60.500	5.700	60.500	29.900	21.300	44.100
12	246	30.899	12.816	0.817	56.300	2.700	56.300	29.600	20.500	42.500

Tabla 20. Estadística descriptiva de la temperatura (°C) de cada modelo de cobre a lo largo de todo el estudio en Milpa Alta, D.F. (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
1	155	31.347	12.244	0.983	57.200	8.500	48.700	31.200	20.200	41.300
2	155	24.557	8.265	0.664	47.900	8.900	39.000	24.100	18.325	29.600
3	155	23.768	7.426	0.596	41.400	8.100	33.300	23.700	17.925	28.825
4	155	29.637	11.080	0.890	50.200	8.900	41.300	29.600	20.575	39.100
5	155	23.095	7.989	0.642	54.400	8.100	46.300	22.000	16.900	29.300
6	155	25.616	9.269	0.745	45.100	7.900	37.200	24.000	18.325	33.025
7	155	24.554	8.510	0.684	51.500	9.600	41.900	23.700	18.000	30.000
8	155	23.826	7.284	0.585	44.300	9.300	35.000	23.900	18.225	28.650
9	155	30.757	13.000	1.044	61.300	8.100	53.200	29.500	20.075	39.500
10	155	29.291	12.235	0.983	62.000	8.600	53.400	28.500	18.825	39.550
11	155	26.564	10.161	0.816	61.000	9.500	51.500	25.000	18.325	31.825
12	155	31.633	11.633	0.938	55.700	10.000	45.700	30.900	21.325	41.500

Termorregulación.

Temperaturas corporales preferidas.

En Cuicatlán, Oaxaca, la temperatura promedio corporal seleccionada por las hembras preñadas fue muy cercana a la de los machos, y la T_{set} de las hembras no preñadas fue un poco inferior a la de hembras preñadas encontrándose que hubo diferencias significativas entre machos, hembras preñadas y hembras no preñadas. En Nopalillo, Hidalgo, las hembras preñadas presentaron una T_{set} promedio inferior a la de los machos y fueron muy semejantes y sin diferencias significativas entre hembras no grávidas, pero el intervalo de T_{set} que presentaron las hembras no preñadas fue superior a la de las *HP* e igualmente superior al de los machos. En Calimaya, Edo. de México el comportamiento de las hembras tanto preñadas como no preñadas y el de los machos con respecto a éstas fue semejante a Nopalillo, en donde se observó que las hembras preñadas presentaron temperaturas promedio corporales seleccionadas ligeramente superior pero que sin difirieron significativamente entre *HNP*; y al igual que en Nopalillo y Cuicatlán el intervalo de temperaturas corporales seleccionadas en *HNP* fue superior al de *HP* y machos. En Milpa Alta se observó que la T_{set} promedio para las *HP* fue más alta que para las *HNP* y ambas estuvieron por debajo de las T_{set} de los machos y con un comportamiento similar de las T_{set} de la población de Oaxaca; es decir existieron diferencias significativas entre los tres estados reproductivos.

Las poblaciones de hembras preñadas vivíparas se muevieron dentro de intervalos de T_{set} más pequeños y con temperaturas T_{set} más altas dentro de los intervalos en comparación con las ovíparas, siendo Oaxaca la localidad que presentó el menor intervalo y Calimaya contuvo a la población con el mayor intervalo de T_{set} . Las hembras no preñadas se encontraron con los intervalos más grandes en sus respectivas poblaciones, encontrándose en Cuicatlán el intervalo más pequeño y con una temperatura promedio corporal más alta en comparación con las otras localidades y aunque Milpa Alta presentó para este estado reproductivo un intervalo menor que para Calimaya y Nopalillo ésta tuvo una temperatura promedio corporal preferida menor a la de estas dos localidades. Los machos en todas las localidades presentaron T_{set} promedio más altas que para hembras en sus dos estados reproductivos, aunque en machos vivíparas los intervalos se encontraron dentro de temperaturas más bajas que para machos ovíparas.

Una ANOVA mostró que no existieron diferencias significativas entre la temperatura media corporal preferida registrada en el laboratorio a diferentes horas del día (mañana, medio día, tarde y noche) para:

Machos (Cuicatlán)	$F_{3,104} = 1.417, P = 0.242$
Hembras no preñadas (Cuicatlán)	$F_{3,80} = 0.287, P = 0.835$
Machos (Nopalillo)	$F_{3,144} = 0.221, P = 0.882$
Hembras no preñadas (Nopalillo)	$F_{3,104} = 0.540, P = 0.656$
Hembras preñadas (Nopalillo)	$F_{3,164} = 0.595, P = 0.619$
Machos (Calimaya)	$F_{3,112} = 2.002, P = 0.118$
Hembras no preñadas (Calimaya)	$F_{3,100} = 1.122, P = 0.344$
Hembras preñadas (Calimaya)	$F_{3,132} = 2.518, P = 0.061$
Machos (Milpa Alta)	$F_{3,98} = 0.417, P = 0.741$
Hembras no preñadas (Milpa Alta)	$F_{3,88} = 0.241, P = 0.868$
Hembras preñadas (Milpa Alta)	$F_{3,100} = 1.370, P = 0.256$

Una ANOVA mostró que existieron diferencias significativas entre la temperatura media corporal preferida registrada en el laboratorio a diferentes horas del día (mañana, medio día, tarde y noche) en las hembras preñadas de Cuicatlán; Oaxaca. ($F_{3,100} = 3.826, P = 0.012$). La prueba de Tukey mostró que esta diferencia está marcada por la menor temperatura en el promedio de las temperaturas corporales preferidas entre la noche y la mañana, y entre la noche y la tarde, no habiendo diferencia entre medio día y la noche.

Tabla 21. Estadística descriptiva de la temperatura corporal seleccionada (T_{sel}) de los machos (M), las hembras no preñadas (HNP) y las hembras preñadas (HP), en las cuatro localidades (°C) (D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar).

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
Cuica M	108	37.696	1.390	0.134	39.200	32.500	6.700	38.200	37.000	38.600
Cuica HNP	84	36.329	1.907	0.208	39.600	32.400	7.200	36.300	35.200	38.000
Cuica HP	104	37.038	0.893	0.887	39.200	34.400	4.800	37.000	36.600	37.800
Nopa M	148	37.278	1.862	0.153	39.800	30.000	9.800	37.600	36.200	38.850
Nopa HNP	108	35.146	1.946	0.187	39.200	28.400	10.800	35.100	34.200	36.400
Nopa HP	168	35.363	1.669	0.129	40.000	32.000	8.600	35.600	34.400	36.500
Cali M	116	37.772	1.824	0.169	40.000	30.600	9.400	38.400	37.200	39.000
Cali HNP	104	35.760	2.480	0.243	39.600	28.400	11.200	36.000	34.400	37.800
Cali HP	136	36.174	2.075	0.178	38.600	28.400	10.200	36.600	35.400	37.800
Milpa M	102	37.148	1.735	0.172	40.200	32.200	8.000	37.000	36.200	38.400
Milpa HNP	92	34.428	1.741	0.182	37.600	20.200	7.400	34.500	32.800	35.600
Milpa HP	104	35.803	2.050	0.201	39.200	30.400	8.800	36.000	34.400	37.600

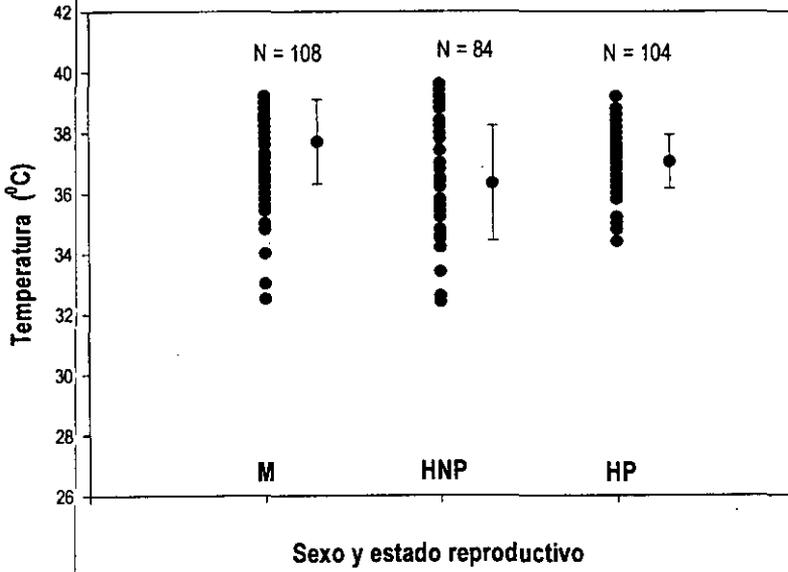


Figura 70. Temperatura corporal seleccionada (T_{sel}) en Cuicatlán, Oaxaca y la media y la desviación estándar de los machos (M), las hembras no preñadas (HNP) y las hembras preñadas (HP).

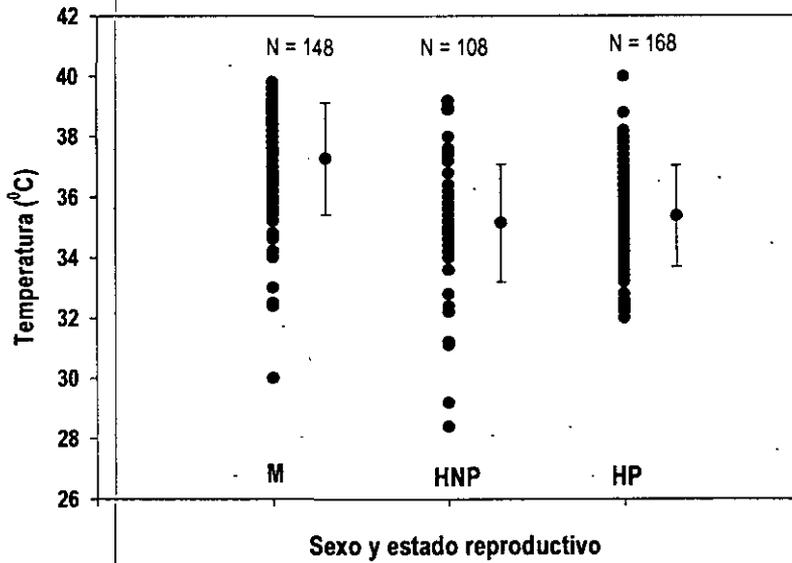


Figura 71. Temperatura corporal seleccionada (T_{set}) en Nopalillo, Hidalgo y la media y la desviación estándar de los machos (M), las hembras no preñadas (HNP) y las hembras preñadas (HP).

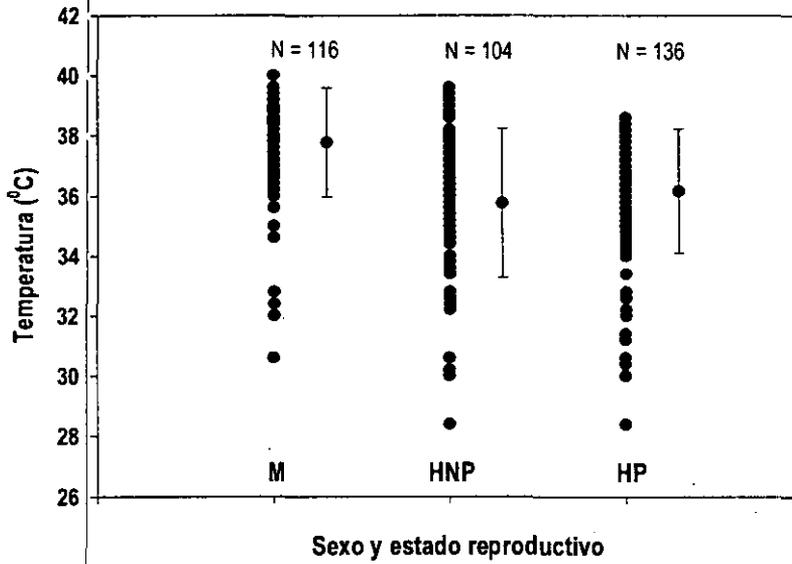


Figura 72. Temperatura corporal seleccionada (T_{set}) en Calimaya, Edo. de México y la media y la desviación estándar de los machos (M), las hembras no preñadas (HNP) y las hembras preñadas (HP).

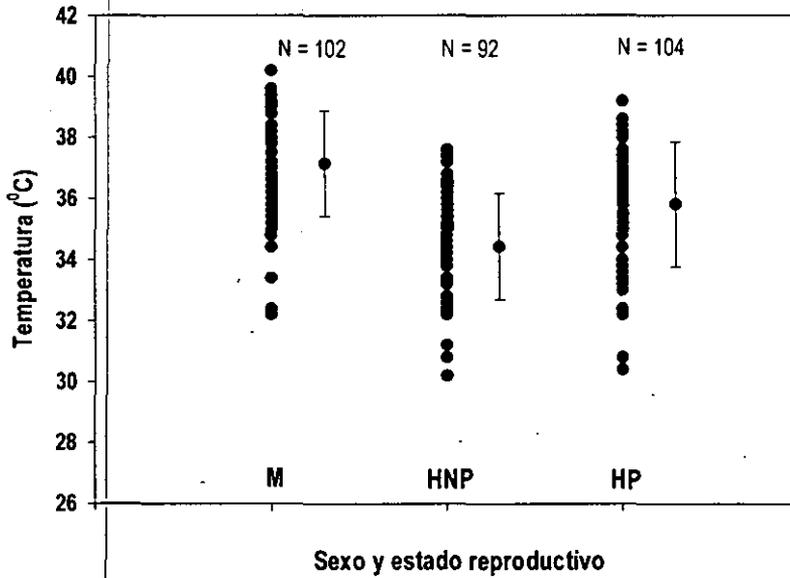


Figura 73. Temperatura corporal seleccionada (T_{set}) en Milpa Alta, D.F. y la media y la desviación estándar de los machos (M), las hembras no preñadas (HNP) y las hembras preñadas (HP).

La prueba de análisis de varianza (ANOVA) mostró que existieron diferencias significativas entre la temperatura media corporal seleccionada entre los sexos y estados reproductivos en cada localidad:

Cuicatlán:	$F_{2,293} = 21.982, P = <0.001$
Nopalillo:	$F_{2,421} = 59.267, P = <0.001$
Calimaya:	$F_{2,353} = 28.411, P = <0.001$
Milpa Alta:	$F_{2,295} = 52.137, P = <0.001$

Tabla 22. La prueba estadística de Tukey demostró que no existieron diferencias significativas entre la T_{set} entre hembras preñadas y no preñadas tanto de Nopalillo, Hidalgo como de Calimaya, Edo. de México.

Localidad	Comparación	Diferencia de medias	p	q	P	P < 0.05
Cuicatlán	M vs. HNP	1.368	3	9.364	<0.001	Diferencias
	M vs. HP	0.658	3	4.769	0.002	Diferencias
	HP vs. HNP	0.710	3	4.820	0.002	Diferencias
Nopalillo	M vs. HNP	2.132	3	13.161	<0.001	Diferencias
	M vs. HP	1.915	3	13.272	<0.001	Diferencias
	HP vs. HNP	0.217	3	1.373	0.595	Sin Diferencias
Calimaya	M vs. HNP	2.012	3	8.906	<0.001	Diferencias
	M vs. HP	1.597	3	8.403	<0.001	Diferencias
	HP vs. HNP	0.415	3	2.116	0.293	Sin Diferencias
Milpa Alta	M vs. HNP	2.720	3	14.437	<0.001	Diferencias
	M vs. HP	1.345	3	7.367	<0.001	Diferencias
	HP vs. HNP	1.375	3	7.330	<0.001	Diferencias

La prueba de análisis de varianza (ANOVA) mostró que existieron diferencias significativas entre la temperatura media corporal seleccionada entre las cuatro localidades : $F_{3,1370} = 25.044, P = <0.001$. Además, la prueba de t no mostró diferencias significativas en la T_{set} entre *S. bicanthalis* y *S. aeneus*: $t\text{-student} = 1.681_{1372}$. Diferencia de medias = 0.190, 95% de confiabilidad (-0.0310 - 0.411)

Temperaturas corporales de campo.

La prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA), demostró que no hubo diferencias significativas en la temperatura corporal (T_b) obtenida en el campo entre los sexos y estados reproductivos de hembras en cada una de las localidades.

Cuicatlán: $F_{2,101} = 1.071$, $P = 0.346$

Nopalillo: $F_{2,147} = 0.238$, $P = 0.788$

Calimaya: $F_{2,113} = 1.701$, $P = 0.187$

Milpa Alta: $F_{2,102} = 2.184$, $P = 0.118$

Tabla 23. Temperatura corporal (T_b) obtenida en el campo en cada localidad (Cuica: Cuicatlán, Oaxaca; Nopa: Nopalillo, Hidalgo; Cali: Calimaya, Edo. De México y Milpa: Milpa Alta, D.F.) y cada sexo y estado reproductivo (M: Machos, HNP: hembras no preñadas, HP: hembras preñadas). D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar.

T.	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
Cuica M	44	30.445	3.049	0.460	34.200	23.000	11.200	30.950	29.400	32.900
Cuica HNP	26	29.923	4.103	0.805	36.200	23.400	12.800	30.600	27.000	33.000
Cuica HP	34	29.229	3.956	0.679	35.400	20.000	15.400	30.100	26.600	32.000
Nopa M	53	31.730	2.970	0.408	35.600	23.000	12.600	32.400	30.150	34.050
Nopa HNP	42	31.576	3.033	0.468	36.600	22.200	14.400	32.000	30.800	33.400
Nopa HP	55	31.335	3.004	0.405	36.400	19.000	17.400	31.600	29.400	33.550
Cali M	37	32.200	2.508	0.412	35.800	27.000	8.800	32.800	29.900	34.200
Cali HNP	39	31.110	3.554	0.569	36.600	18.000	18.600	32.000	30.100	33.550
Cali HP	40	31.015	3.135	0.496	36.400	24.400	12.000	31.500	28.500	33.200
Milpa M	39	33.044	2.575	0.412	38.000	28.400	9.600	33.400	31.650	34.500
Milpa HNP	36	31.878	2.482	0.414	37.400	26.400	11.000	31.600	30.600	33.300
Milpa HP	30	32.893	2.693	0.492	37.800	26.000	11.800	32.600	31.200	35.000

También la prueba de ANOVA mostró diferencias significativas al comparar la temperatura corporal promedio (T_b) entre las cuatro localidades ($F_{3,471} = 13.300$, $P = <0.001$); la prueba de Tukey demostró que entre Nopalillo y Calimaya no existieron diferencias significativas; por tanto las T_b más altas se presentaron en Milpa Alta y las temperaturas corporales más bajas en Cuicatlán, Oaxaca.

Cuando se comparó la temperatura corporal registrada en el campo durante el estudio en *S. bicanthalis* y *S. aeneus*, la prueba de *t-student* demostró que en el campo la especie ovípara obtuvo temperaturas corporales significativamente más altas que la especie vivípara ($t\text{-student} = -3.793_{,474}$). Diferencia de medias = -1.107, 95% de confiabilidad (-1.680 - -0.553).

Temperaturas operativas nulas.

Una ANOVA demostró que no existieron diferencias significativas entre la T_e entre los diferentes sexos y estados reproductivos en cada una de las localidades de trabajo:

Cuicatlán: $F_{2,101} = 0.324$, $P = 0.724$

Nopalillo: $F_{2,147} = 2.511$, $P = 0.085$

Calimaya: $F_{2,113} = 0.142$, $P = 0.868$

Milpa Alta: $F_{2,102} = 0.075$, $P = 0.928$

También la prueba estadística de análisis de varianza mostró que si existieron diferencias significativas entre la T_e de las cuatro poblaciones ($F_{3,471} = 13.160$, $P = <0.001$). La prueba de Tukey demostró que la diferencia esta marcada por la menor temperatura de Cuicatlán con respecto a las otras tres localidades que es de 6° a 8°C y no se encontraron diferencias significativas entre Nopalillo, Calimaya y Milpa Alta.

Tabla 24. Temperaturas operativas nulas (T_e) en cada localidad (Cuica: Cuicatlán, Oaxaca; Nopa: Nopalillo, Hidalgo; Cali: Calimaya, Edo. De México y Milpa: Milpa Alta, D.F.) para cada sexo y estado reproductivo (M: Machos, HNP: hembras no preñadas, HP: hembras preñadas), obtenidas en los sitios homólogos a las T_b de la tabla 23. D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar.

T_e	N	Promedio	D. E.	E. E.	Max.	Min.	Intervalo	Mediana	25%	75%
Cuica. M	44	26.297	10.149	1.530	51.350	7.300	44.050	25.025	19.1250	31.150
Cuica. HNP	26	25.196	12.519	2.455	58.650	7.850	50.800	23.950	14.500	30.300
Cuica. HP	34	27.629	12.975	2.225	58.650	8.450	50.200	27.075	18.000	37.150
Nopa. M	53	30.626	12.010	1.650	61.800	10.700	51.100	27.800	21.000	40.638
Nopa. HNP	41	31.339	11.945	1.865	55.550	6.500	49.050	28.950	23.800	42.513
Nopa. HP	56	35.268	10.790	1.442	55.250	12.060	43.190	36.300	25.750	44.150
Cali. M	37	34.855	9.613	1.580	54.700	19.500	35.200	33.450	29.200	40.513
Cali. HNP	39	34.323	11.062	1.771	56.900	16.700	40.200	30.400	27.037	40.425
Cali. HP	40	33.626	9.779	1.546	53.400	19.700	33.700	32.700	25.300	42.725
Milpa. M	39	35.235	9.721	1.557	61.300	20.700	40.600	33.400	26.850	42.350
Milpa. HNP	36	34.507	11.581	1.930	61.000	21.500	39.500	31.900	25.400	41.600
Milpa. HP	30	35.428	9.766	1.783	55.100	21.500	33.600	32.625	29.800	40.800

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Efectividad de la Termorregulación.

El intervalo de temperaturas preferidas en *S. bicanthalis* en la localidad de Cuicatlán mostró, por un lado, que el ambiente en la localidad es muy heterogéneo y con temperaturas por debajo de las utilizadas para la obtención de las T_{set} . Debido a la lejanía de las medias de las temperaturas corporales preferidas y las temperaturas operativas nulas (Figura 74). Además se encontró mayor semejanza entre las temperaturas operativas nulas y las temperaturas corporales. En Nopalillo el intervalo de temperaturas preferidas se encontró dentro del intervalo de las T_e , lo que significa que en el campo pueden llegarse a encontrar algunos sitios con temperaturas altas, cercanas a las utilizadas para obtener las T_{set} (Figura 75). Para la localidad de Milpa Alta y Calimaya se demostró que el ambiente tiene características favorables para que en esas localidades las lagartijas puedan obtener temperaturas óptimas para la termorregulación, debido a que el intervalo de las T_e incluye el intervalo de las T_{set} (Figuras 76 y 77)

Sólo en las lagartijas de Cuicatlán se encontró que las T_b promedio se encontraron por encima del promedio de las temperaturas operativas nulas (Figura 74). Esto probablemente significa que pueden obtener una temperatura superior de la encontrada en el lugar de perchas por medio de una termorregulación eficaz.

Los resultados obtenidos del modelo matemático de termorregulación, en donde parece ser que la población que termorregula mejor fue la de Milpa Alta y Calimaya (Tabla 25). En las localidades con lagartijas vivíparas las *HNP* y *M* termorregulan mejor que *HP*, en cambio en las lagartijas ovíparas las *HP* termorregulan mejor que *M* y *HNP*. Aunque en ninguna de las poblaciones los individuos escogen al azar el sitio para alcanzar una buena temperatura debido a que en todas las localidades las \bar{d}_b fueron menores a las \bar{d}_e , ya que las T_b están muy cercanas a las T_{set} .

El modelo matemático de Termorregulación de Hertz *et al.* (1993), mostró que Cuicatlán es el ambiente más heterogéneo y más difícil en comparación con las otras localidades, debido a los mayores valores registrados de las \bar{d}_e . Los valores de las \bar{d}_e entre Nopalillo, Calimaya y Milpa Alta fueron muy similares (tabla 25), demostrando las semejanzas en el ambiente térmico en las tres localidades.

También los valores de las \bar{d}_b del modelo de termorregulación mostraron que las localidades ovíparas son muy buenos termorreguladores, debido a la poca diferencia entre las T_b y las T_{set} , pero con los valores de las \bar{d}_e significa que también el ambiente térmico en las localidades con lagartijas ovíparas probablemente tenga un intervalo de gradientes semejantes al laboratorio, en comparación con Nopalillo y sobre todo de Cuicatlán.

Todas las lagartijas de las cuatro localidades mantuvieron temperaturas corporales superiores a las registradas en el microambiente donde se encontraron (Figura 78 a 81). Demostrando que son buenos termorreguladores ó que sólo pasaban por el sitio donde se les encontró. La menores temperaturas de los microhábitats en el sitio de captura (T_{mc}) se encontraron en Cuicatlán (Tabla 26).

Tabla 25. Datos sobre el promedio de la desviación de la temperatura corporal (\bar{d}_b), de las temperaturas operativas nulas (\bar{d}_e); y sobre la Efectividad de la Regulación de la Temperatura (E).

Localidad	Edo. fisiológico	N	\bar{d}_b	\bar{d}_e	$E = 1 - (\bar{d}_b / \bar{d}_e)$
Cuicatlán	HP	34	5.218 ± 3.887	11.203 ± 8.048	.5342
	HNP	26	3.062 ± 3.462	11.027 ± 7.532	.7223
	M	44	2.345 ± 2.760	8.876 ± 6.649	.7358
Nopalillo	HP	55	1.451 ± 2.282	5.748 ± 4.877	.7476
	HNP	41	0.422 ± 1.370	5.498 ± 5.547	.9232
	M	53	0.581 ± 1.513	6.470 ± 5.767	.9102
Calimaya	HP	40	0.455 ± 1.007	4.044 ± 3.971	.8875
	HNP	39	0.605 ± 1.884	4.341 ± 5.382	.8606
	M	37	0.514 ± 1.003	3.853 ± 4.877	.8666
Milpa Alta	HP	30	0.247 ± 0.918	4.115 ± 5.007	.9400
	HNP	36	0.328 ± 0.906	5.500 ± 5.952	.9404
	M	39	0.662 ± 1.226	4.547 ± 4.569	.8544

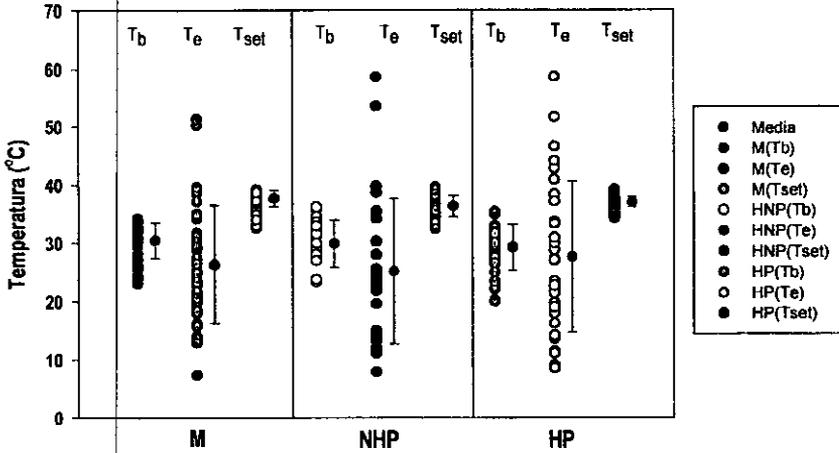


Figura 74. Distribución térmica de las T_b y T_e de la población de *S. bicanthalis* en Cuicatlán, Oaxaca en comparación a la exactitud de la T_{set} para los dos sexos y los estados reproductivos de las hembras.

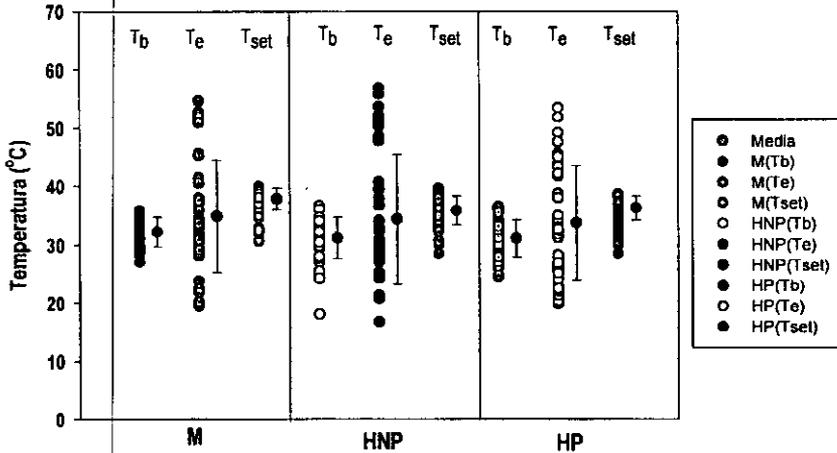


Figura 75. Distribución térmica de las T_b y T_e de la población de *S. bicanthalis* en Nopalillo, Hidalgo con respecto a la exactitud de la T_{set} para los dos sexos y los estados reproductivos de las hembras.

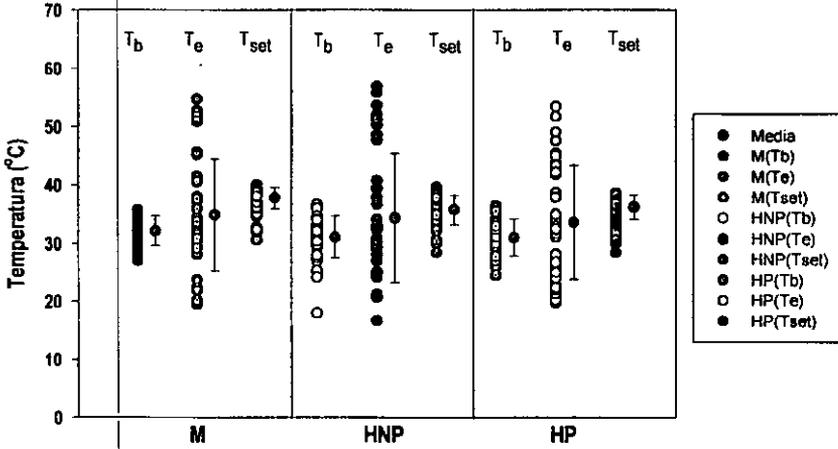


Figura 76. Distribución térmica de las T_b y T_e de la población de *S. aeneus* en Calimaya, Edo. de México en comparación a la exactitud de la T_{set} para los dos sexos y los estados reproductivos de las hembras.

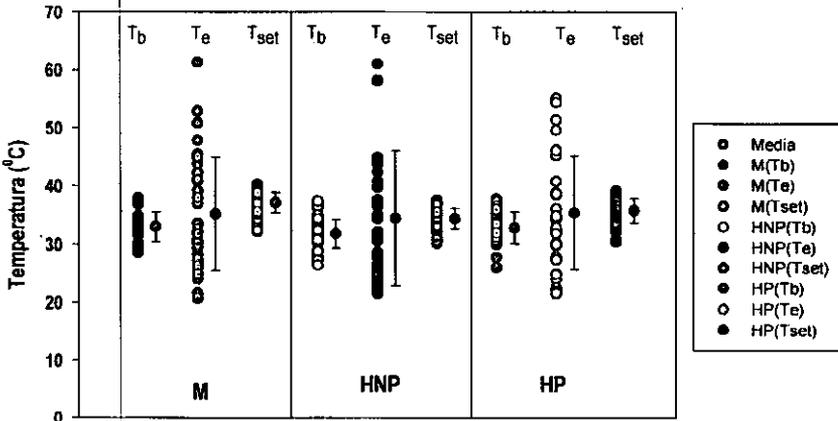


Figura 77. Distribución térmica de las T_b y T_e de la población de *S. aeneus* en Milpa Alta, D.F. en comparación a la exactitud de la T_{set} para los dos sexos y los estados reproductivos de las hembras.

Tabla 26. Estadística descriptiva de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los microhábitats (T_m), medida a 1 cm del substrato donde se capturó a cada lagartija (MA: Macho adulto; HP: hembra preñada; HNP: hembra no preñada; MJ: macho juvenil; HJ: hembra juvenil y C: crios). Estas mediciones se realizaron con los termómetros cloacales de medición rápida. D. E. = desviación estándar; E. E. = error estándar.

Localidad	Edo. fisiol.	N	Media	D. E.	E. E.	Intervalo	Máx.	Mín.
Cuicatlán	MA	45	21.861	4.763	0.718	23.600	35.000	11.400
	HP	35	22.238	3.837	0.658	14.800	30.800	16.000
	HNP	27	22.192	3.499	0.686	15.600	31.800	16.200
	MJ	25	21.346	4.536	0.926	19.900	33.200	13.300
	HJ	19	23.067	5.536	1.305	18.300	32.200	13.900
	C	19	20.789	2.765	0.652	9.500	24.600	15.100
Nopalillo	MA	53	25.281	4.333	0.595	18.000	36.000	18.000
	HP	49	25.560	3.811	0.544	18.000	33.000	15.000
	HNP	41	25.334	3.954	0.618	20.800	32.400	11.600
	MJ	7	24.686	3.819	1.443	11.900	30.200	18.300
	HJ	8	22.813	4.147	1.466	11.000	27.400	16.400
	C	5	23.680	2.701	1.208	7.500	27.500	20.000
Calimaya	MA	37	26.124	3.884	0.639	18.400	36.600	18.200
	HP	40	24.965	3.604	0.570	15.200	34.000	18.800
	HNP	39	25.467	4.653	0.745	23.800	40.400	16.600
	MJ	32	23.422	5.172	0.914	21.300	36.300	15.000
	HJ	31	23.752	4.771	0.857	18.200	32.400	14.200
	C	19	23.347	3.745	0.859	16.100	33.200	17.100
Milpa Alta	MA	39	27.162	3.385	0.542	13.100	34.000	20.900
	HP	30	27.167	3.007	0.549	15.000	34.000	19.000
	HNP	36	25.461	3.896	0.649	18.300	38.200	19.900
	MJ	26	23.342	3.602	0.706	12.000	29.000	17.000
	HJ	18	24.606	4.105	0.968	18.200	31.600	13.400
	C	1	23.800	—	—	—	—	—

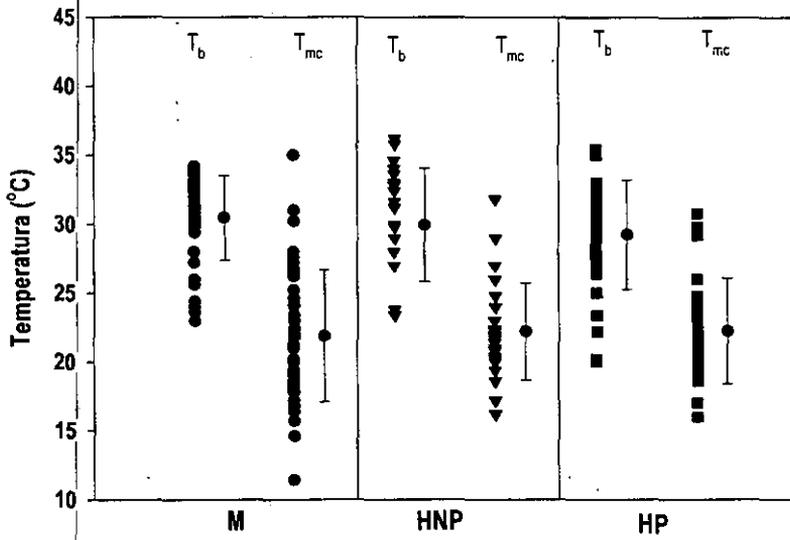


Figura 78. Comparación de la T_b para los tres principales estados fisiológicos y la T_m en el lugar de captura en la población de Cuicatlán, Oaxaca.

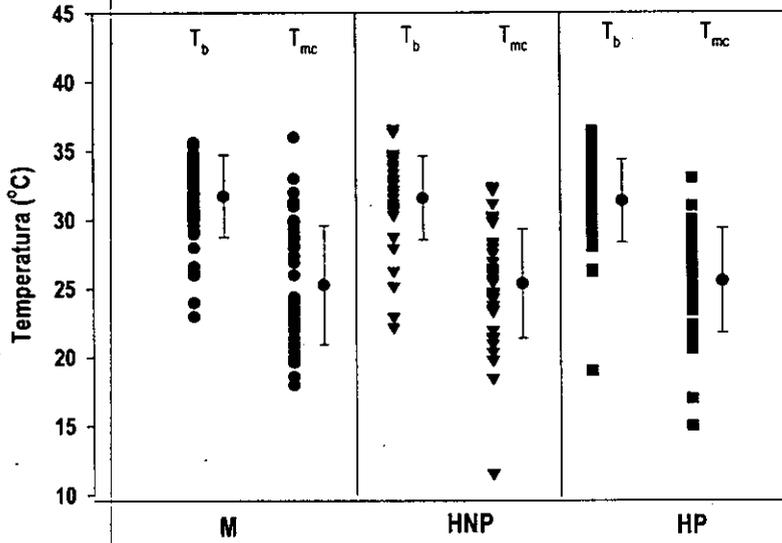


Figura 79. Comparación de la T_b para los tres principales estados fisiológicos y la T_m en el lugar de captura en la población de Nopalillo, Hidaigo.

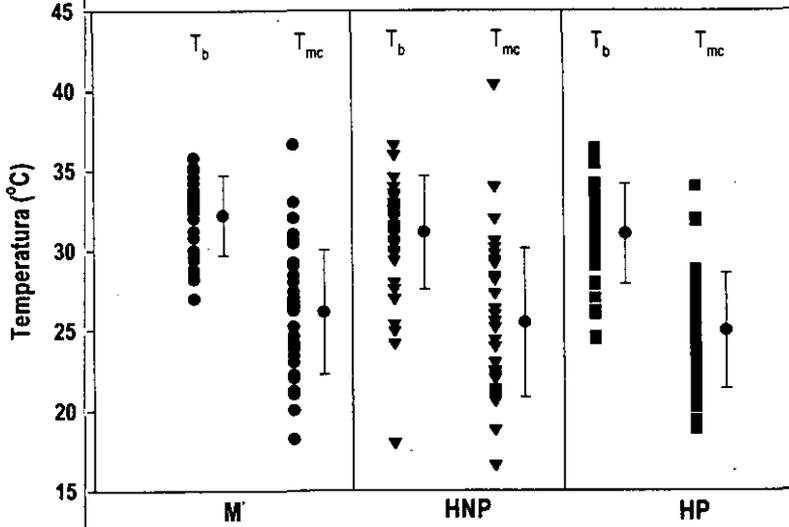


Figura 80. Comparación de la T_b para los tres principales estados fisiológicos y la T_m en el lugar de captura en la población de Calimaya, Edo. de México.

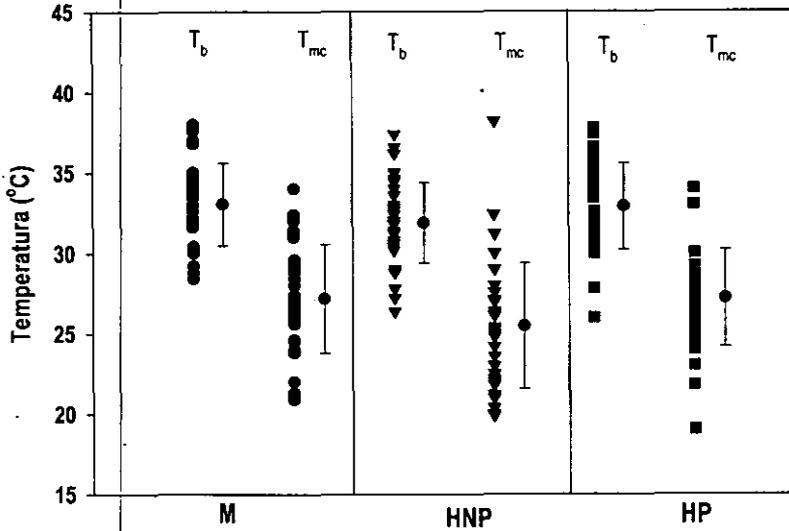


Figura 81. Comparación de la T_b para los tres principales estados fisiológicos y la T_m en el lugar de captura en la población de Milpa Alta, D.F.

Sitios y Posturas de Termorregulación.

Los individuos de *Sceloporus bicanthalis* prefirieron para termorregular los espacios cerrados y que se encontraron protegidos contra las inclemencias del ambiente, sobre todo contra el viento. El viento en Cuicatán y Nopalillo disminuyó mucho la temperatura, al igual cuando las nubes cubren la localidad. En cambio, *S. aeneus* prefiere las zonas abiertas, en donde se alcanzan las mayores temperaturas, y aunque sople el viento ó las nubes tapen el sol, las lagartijas se mantienen activas.

En las cuatro localidades las lagartijas utilizaron como método para calentar sus cuerpos cuando hay sol la conducción, pegando sus cuerpos a las rocas o al substrato, aunque las lagartijas ovíparas utilizaron las rocas y las zonas abiertas para realizar el calentamiento de sus cuerpos. *S. bicanthalis* prefirió calentarse en los lugares más cerrados y protegerse sobre todo entre las ramas de los encinos arbustivos. La conducción fue otro método de calentamiento utilizado por las lagartijas, sobre todo por las vivíparas, debido a las características de humedad que prevalecieron en Cuicatán y Nopalillo. Ambas especies utilizaron el calentamiento por radiación al comenzar el día, aunque también la especie vivípara utilizó la convección al calentarse el suelo, y cuando la evaporación de las plantas subió la temperatura entre los microclimas que se forman entre la vegetación.

Anexo figuras 82-85. Sitios de percha registrados en todas las localidades.

L0 sobre suelo arenoso	L11 entre las acículas de pino	L22 dentro de macollo chico
L1 sobre suelo arcilloso	L12 debajo de pequeños pinos	L23 sobre un macollo grande
L2 sobre el suelo con acículas	L13 base este de un pino	L24 sobre un macollo mediano
L3 sobre el suelo con musgo	L14 base oeste de un pino	L25 sobre un macollo chico
L4 sobre pequeñas rocas	L15 entre macollos grandes.	L26 en un claro entre macollos
L5 sobre roca grande	L16 entre macollos chicos	L27 sobre ramas de arbustos
L6 sobre ramas tiradas	L17 entre macollos medianos.	L28 sobre montículos de tierra
L7 sobre maderas o nopales	L18 base este de un macollo	L29 entre plantas anuales
L8 sobre troncos grandes	L19 base oeste de un macollo	L30 sobre el pasto
L9 debajo de arbustos	L20 dentro de macollo grande	L31 otros
L10 dentro de agujeros	L21 dentro de macollo mediano	

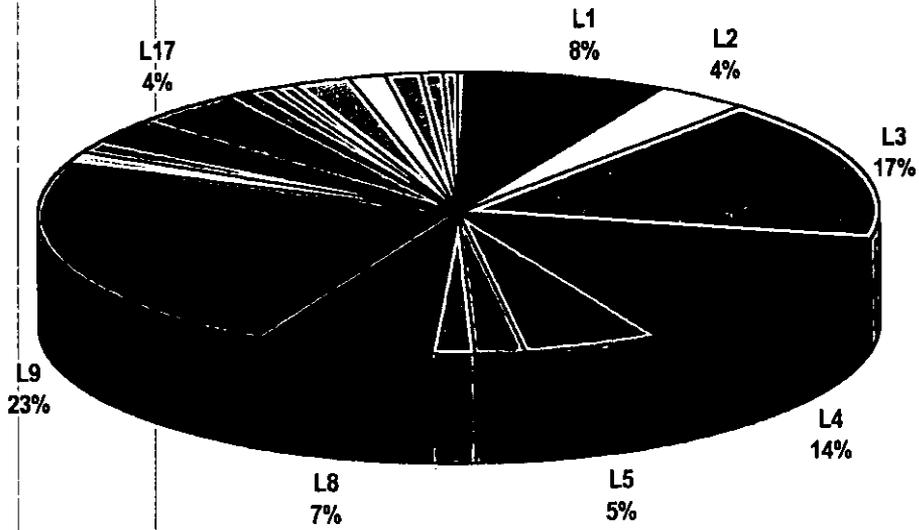


Figura 82. Sitios de mayor frecuencia de percha en la población de *S. bicanthalis* en Cuicatlan, Oaxaca. (Ver anexo de Figura).

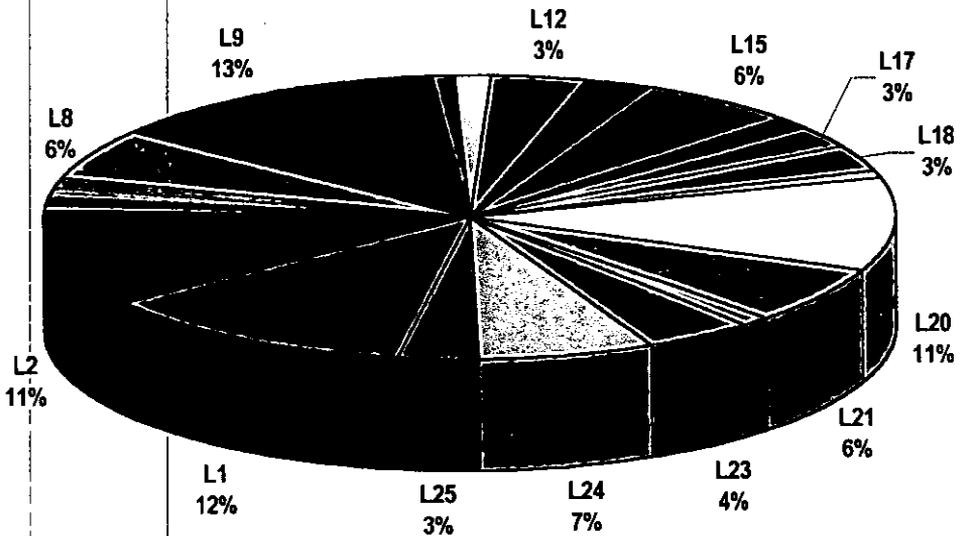


Figura 83. Sitios de mayor frecuencia de percha en la población de *S. bicanthalis* en Nopalillo, Hidalgo. (Ver anexo de Figura).

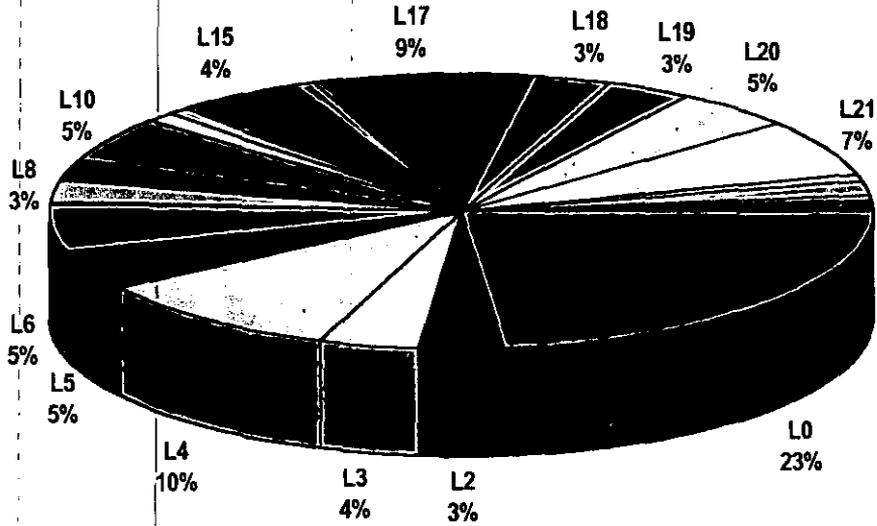


Figura 84. Sitios de mayor frecuencia de percha en la población de *S. aeneus* en Calimaya, Edo. de México. (Ver anexo de Figura).

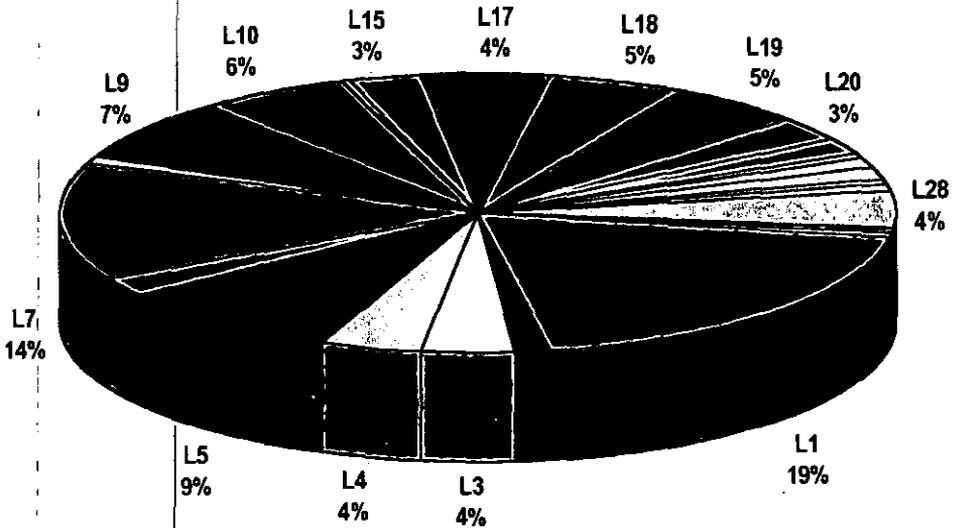


Figura 85. Sitios de mayor frecuencia de percha en la población de *S. aeneus* en Milpa Alta, D.F. (Ver anexo de Figura).

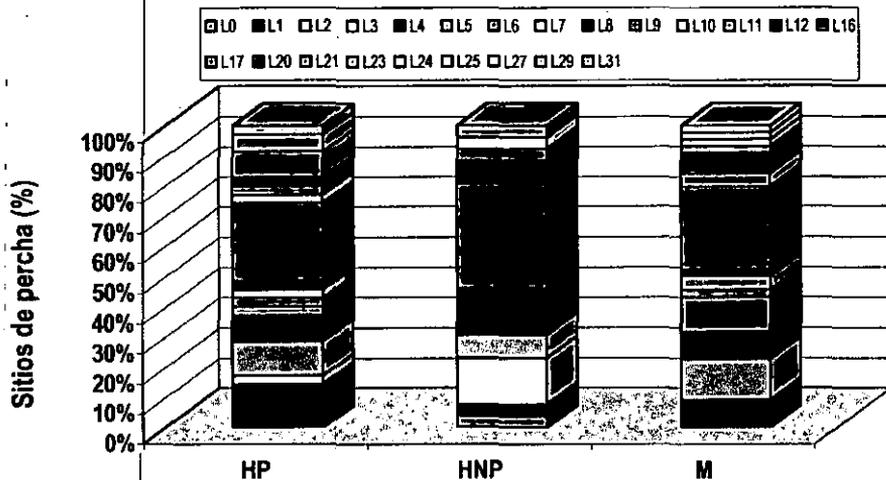


Figura 86. Sitios de mayor frecuencia para termorregular en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca; para HP: hembras preñadas; HNP: hembras no preñadas y M: machos.

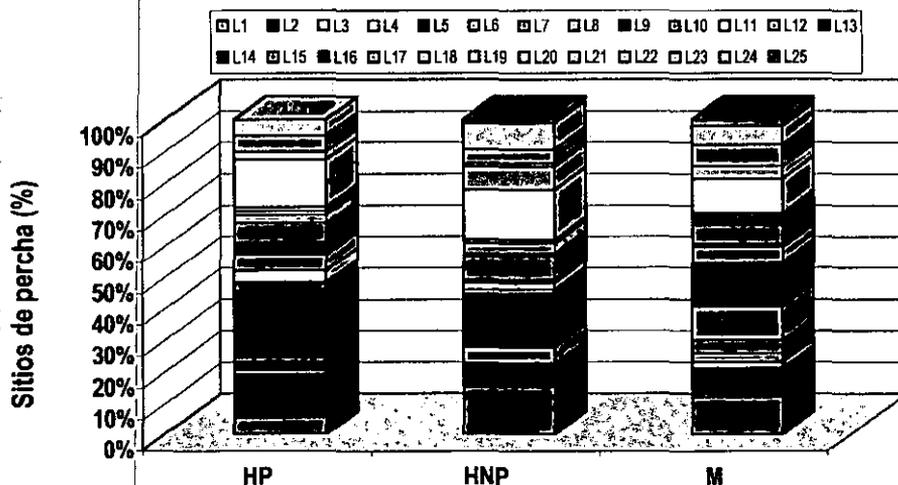


Figura 87. Sitios de mayor frecuencia para termorregular en la localidad de Nopalillo, Hidalgo; para HP: hembras preñadas; HNP: hembras no preñadas y M: machos.

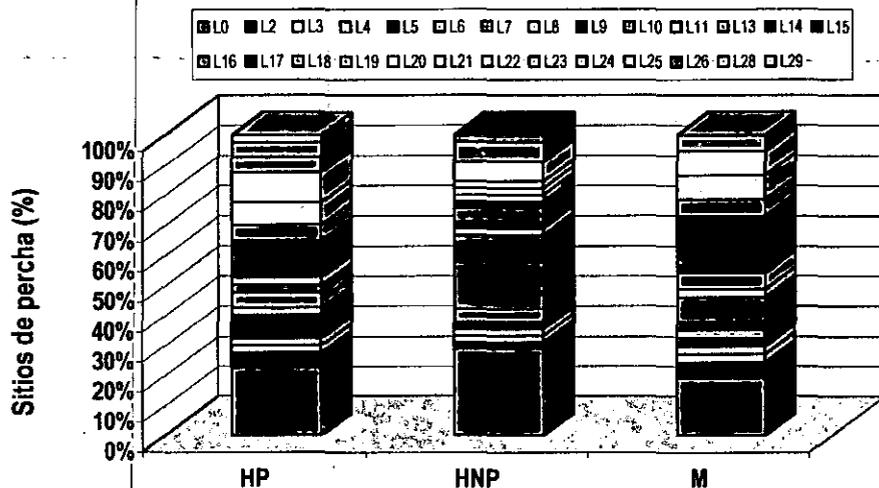


Figura 88. Sitios de mayor frecuencia para termorregular en la localidad de Calimaya, Edo. de México; para *HP*: hembras preñadas; *HNP*: hembras no preñadas y *M*: machos.

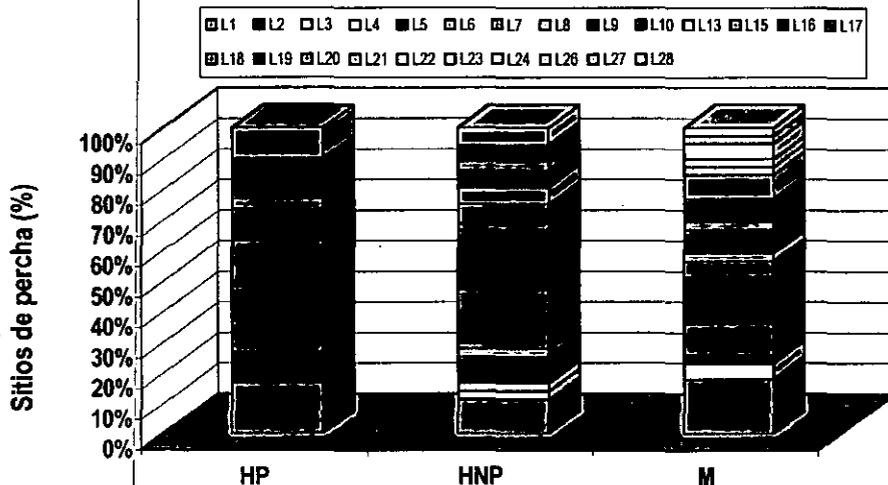


Figura 89. Sitios de mayor frecuencia para termorregular en la localidad de Milpa Alta, D.F.; para *HP*: hembras preñadas; *HNP*: hembras no preñadas y *M*: machos.

Efectos de la Termorregulación.

Por otro lado al comparar el número de huevos ovopositados por hembra ovípara y el número de críos paridos por hembra vivípara en todas las localidades, la prueba estadística de ANOVA no mostró diferencias significativas entre las localidades ($F_{3,109} = 2.409$, $P = 0.071$). El tamaño de muestra es muy pobre, por lo que los resultados deben tomarse con reservas.

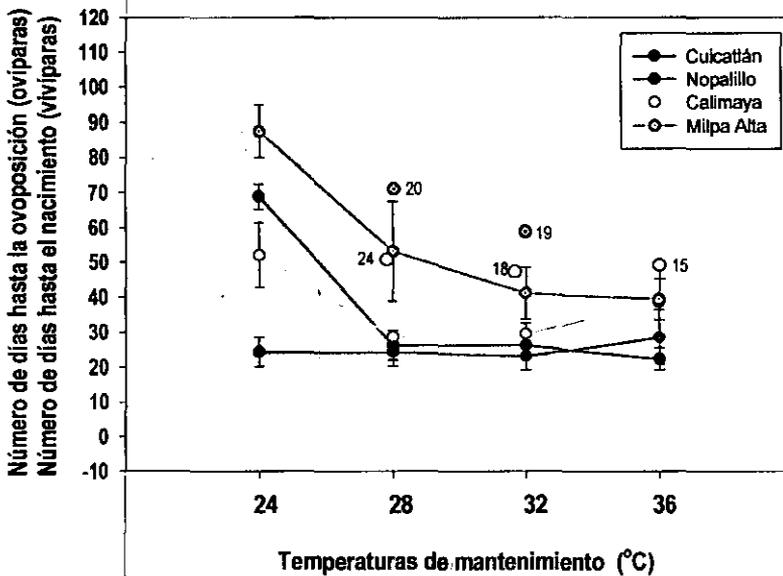


Figura 90. Relación entre el tiempo que permanecieron en cautiverio las hembras preñadas de las cuatro localidades a diferentes temperaturas (24°C, 28°C, 32°C y 36°C) de mantenimiento hasta el momento en que *Sceloporus bicanthalis* parió y *Sceloporus aeneus* ovopositó. El círculo marca el momento de la eclosión a cada temperatura y las líneas verticales el error estándar. Los círculos solos marcan el momento de la eclosión a cada temperatura, que resulta de la suma entre el tiempo promedio de preñez hasta la ovoposición más el tiempo promedio de incubación. (el número a lado de los círculos se refiere al tiempo promedio de incubación; A 24°C no hubo ningún nacimiento en la localidad de Cuicatlán debido a que no se pusieron hembras a esa temperatura).

Tabla 27. Número de críos por camada de *S. bicanthalis* en Cuicatlán, Oaxaca y Nopalillo, Hidalgo; y número de huevos por camada de *S. aeneus* en Calimaya, Edo. de México y Milpa Alta, D.F., a diferentes temperaturas de mantenimiento. (D. E. = desviación estándar)

Localidad	Temperatura	N	Media	D. E.	Máximo	Mínimo
Cuicatlán	28°C	7	6.86	0.69	8	6
	32°C	10	5.50	1.18	7	4
	36°C	4	6.25	0.96	7	5
Nopalillo	24°C	4	5.00	1.83	7	3
	28°C	15	5.73	1.80	8	1
	32°C	15	6.07	1.49	9	4
	36°C	14	5.86	1.75	10	3
Calimaya	24°C	3	5.33	1.16	6	4
	28°C	9	3.89	2.15	7	1
	32°C	8	7.00	1.41	9	5
	36°C	6	6.17	1.47	8	4
Milpa Alta	24°C	3	3.33	2.08	5	1
	28°C	4	5.00	2.16	7	2
	32°C	4	6.75	3.86	9	1
	36°C	7	3.57	2.76	8	1

La prueba de ANOVA mostró diferencias significativas entre el número de críos por camada a las diferentes temperaturas de mantenimiento de hembras vivíparas de la localidad de Cuicatlán ($F_{2,18} = 3.828$, $P = 0.041$), aunque esta diferencia puede deberse al azar, ya que la prueba de SNK mostró que existieron diferencias entre la temperatura de 28° y 32°, pero no marcó diferencias entre 28° y 36°, ni entre 36° y 32°C.

Comparación	Diferencia de medias	p	q	P	P < 0.050
28°C vs. 32°C	1.357	3	3.883	0.034	Diferencias
28°C vs. 36°C	0.607	2	1.366	0.347	Sin diferencias
36°C vs. 32°C	0.750	2	1.788	0.222	Sin diferencias

El Análisis de varianza entre el número de críos para lagartijas de la localidad de Nopalillo en las diferentes temperaturas de mantenimiento no mostró diferencias significativas ($F_{3,44} = 0.436$, $P = 0.728$). Por su parte si se encontraron diferencias significativas entre el número de huevos ovopositados a diferentes temperaturas de mantenimiento para lagartijas de Calimaya ($F_{3,22} = 5.019$, $P = 0.008$). La prueba de SNK mostró que la diferencia fue dada por el menor número de huevos

ovopositados a la temperatura de 28°C en comparación con las otras temperaturas donde no se observaron diferencias entre éstas.

Comparación	Diferencia de medias	p	q	P	P < 0.050
32°C vs. 28°C	3.111	4	5.293	0.006	Diferencias
32°C vs. 24°C	1.667	3	2.035	0.339	Sin diferencias
32°C vs. 36°C	0.833	2	1.276	0.377	Diferencias
36°C vs. 28°C	2.278	3	3.573	0.049	Diferencias
36°C vs. 24°C	0.833	2	0.974	0.498	Diferencias
24°C vs. 28°C	1.444	2	1.791	0.219	Sin diferencias

En cambio en Milpa alta no se observaron diferencias significativas en el número de huevos ovopositados a diferentes temperaturas ($F_{3,14} = 1.292$, $P = 0.316$).

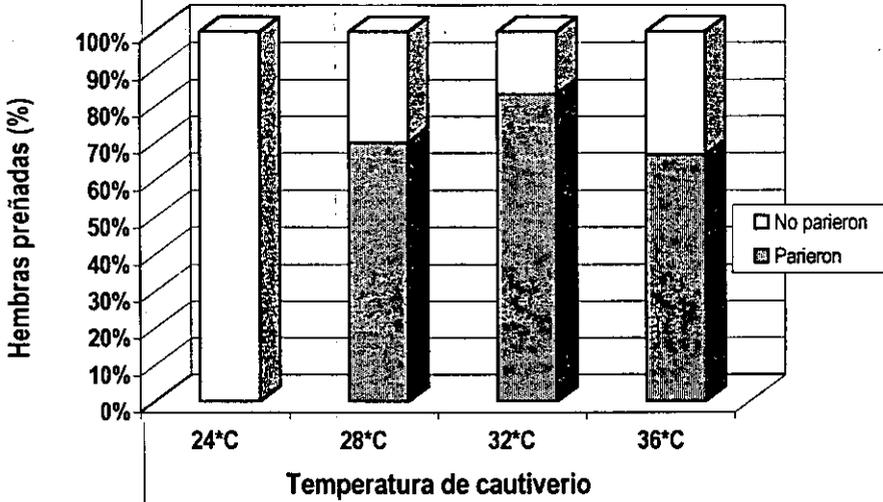


Figura 91. Porcentaje de hembras preñadas que parieron en cautiverio con diferentes temperaturas de mantenimiento de la localidad de Cuicatlán, Oaxaca. El 100 % de las hembras preñadas mantenidas a la temperatura de 24°C murieron; su apetito disminuyó y comenzaron drásticamente a bajar de peso, estos dos síntomas al igual que a 28°C y 32°C. A la temperatura de 36°C las hembras que no parieron y no murieron probablemente reabsorbieron los embriones.

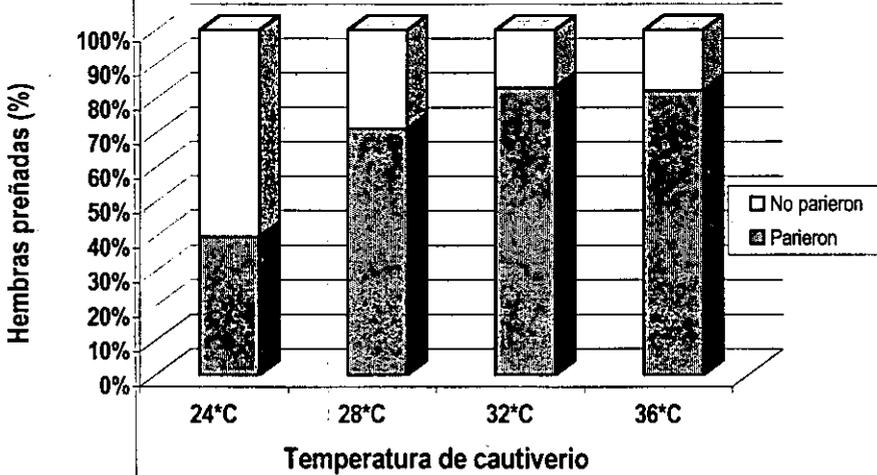


Figura 92. Porcentaje de hembras preñadas que parieron en cautiverio con diferentes temperaturas de mantenimiento de la localidad de Nopalillo, Hidalgo. Más del 50 % de las hembras preñadas mantenidas a la temperatura de 24°C murieron; Al igual que a 28°C y 32°C su apetito fue disminuyendo y comenzaron drásticamente a bajar de peso. A la temperatura de 36°C las hembras que no parieron y no murieron probablemente reabsorbieron los embriones.

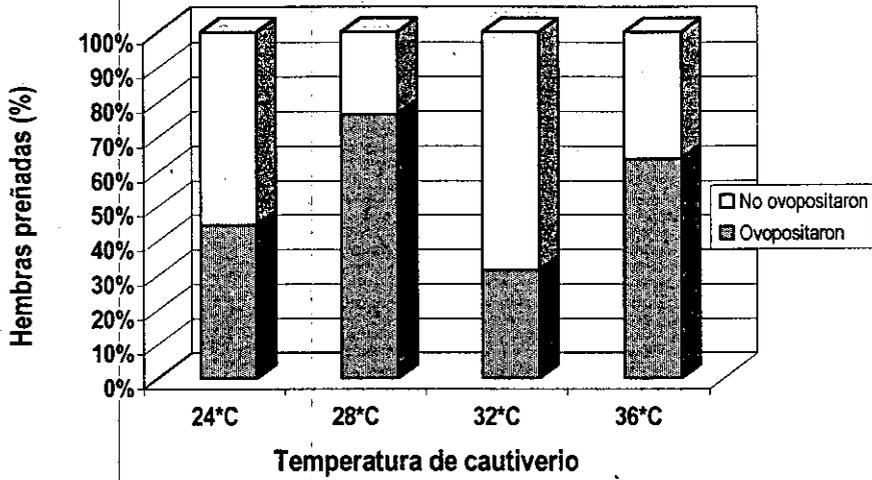


Figura 93. Porcentaje de hembras preñadas que ovopositaron en cautiverio con diferentes temperaturas de mantenimiento de la localidad de Calimaya, Edo. de México. En los casos que no ovopositaron fueron hembras que se escondían enterrándose y/o se estresaban, y dejaban de comer; muriendo en algunos casos más tarde.

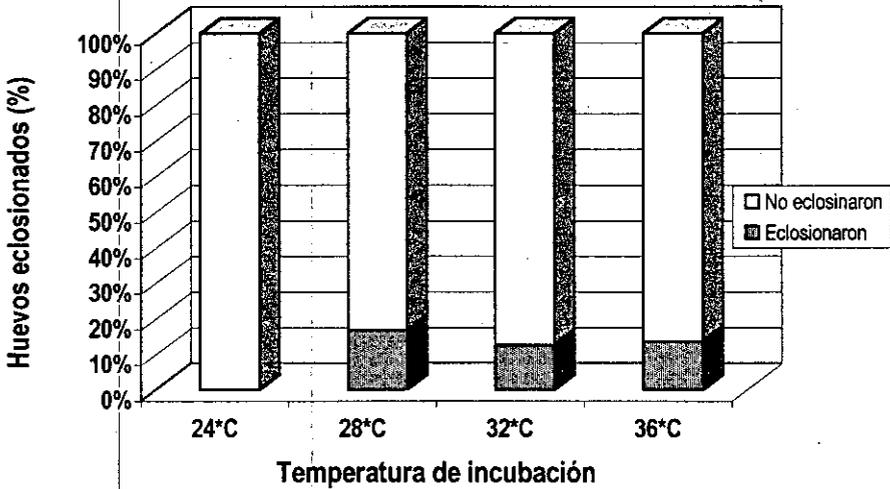


Figura 94. Porcentaje de huevos eclosionados mantenidos a diferentes temperaturas de incubación para *S. aeneus* de la población de Calimaya, Edo. de México.

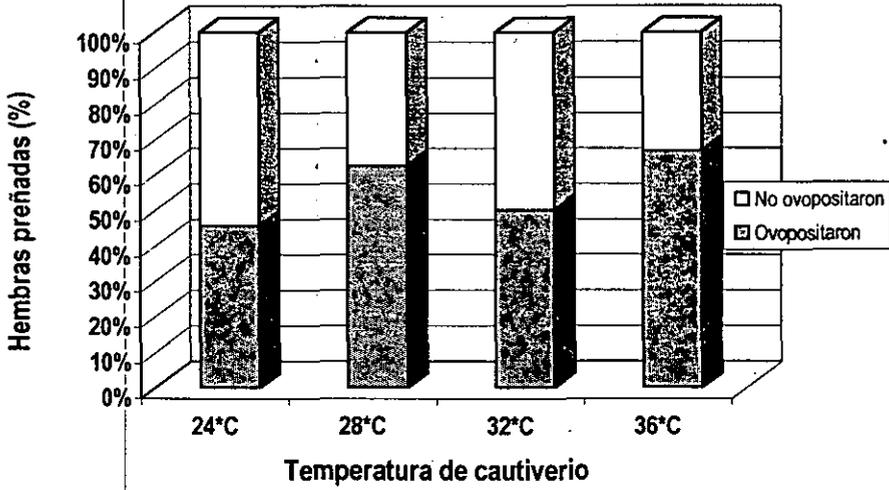


Figura 95. Porcentaje de hembras preñadas que ovopositaron en cautiverio con diferentes temperaturas de mantenimiento de la localidad de Milpa Alta, D.F. En los casos que no ovopositaron fueron hembras que se escondían enterrándose y/o se estresaban, y dejaban de comer; muriendo en algunos casos más tarde.

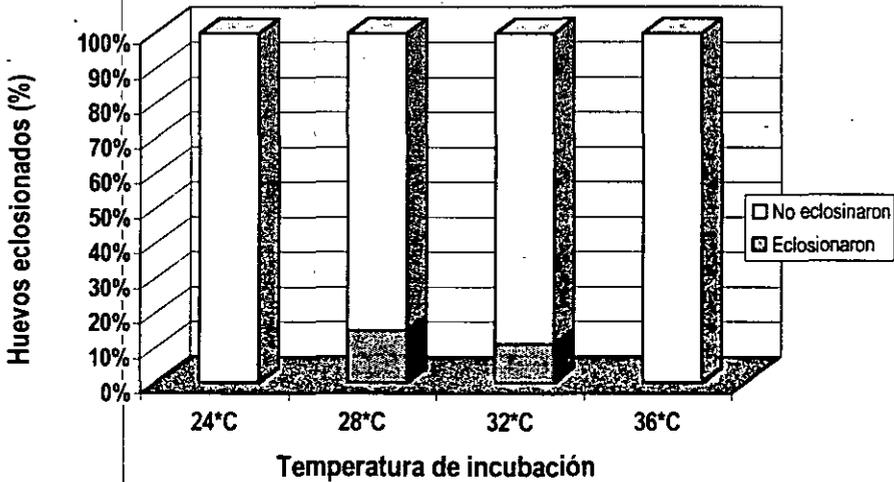


Figura 96. Porcentaje de huevos eclosionados mantenidos a diferentes temperaturas de incubación para *S. aeneus* de la población de Milpa Alta, D.F.

Desempeño de las crías al nacer.

La prueba estadística de ANOVA demostró que no existieron diferencias significativas entre la velocidad máxima de las crías sometidas a diferentes temperaturas de mantenimiento de las progenitoras, en ambas poblaciones de *S. bicanthalis*:

Cuicatlán, Oaxaca $F_{2,53} = 2.585$, $P = 0.085$

Nopalillo, Hidalgo $F_{2,40} = 1.784$, $P = 0.181$

También la prueba estadística de análisis de varianza demostró que no hubo diferencia significativa entre la velocidad de las crías mantenidas a diferentes temperaturas de incubación de la población de Calimaya, Edo. de México ($F_{2,14} = 2.081$; $P = 0.162$); cabe aclarar que se utilizaron todos los datos y no sólo las velocidades máximas, debido al tamaño de muestra que hubiese resultado sólo con las velocidades máximas.

ANOVA mostró que existieron diferencias significativas entre la velocidad máxima entre localidades ($F_{2,113} = 14.952$, $P = <0.001$), aunque entre las localidades vivíparas no existen diferencias pero sí entre vivíparas y ovíparas (Prueba estadística de Student-Newman-Keuls).

La prueba estadística de ANOVA demostró que existieron diferencias significativas entre el peso de las crías al nacer a diferentes temperaturas para el caso de la especie vivípara en ambas poblaciones (Cuicatlán, Oaxaca: $F_{2,107} = 16.034$, $P = <0.001$; Nopalillo: $F_{3,261} = 2.938$, $P = 0.034$). También la prueba de Student-Newman-Keuls demostró que a la temperatura de 32°C se observó un peso mayor en los críos al nacer en el caso de Cuicatlán y que para Nopalillo no hubo diferencia entre las temperaturas de 24°, 32° y 36°C; pero sí entre las anteriores temperaturas y los pesos de los críos a 28°C

La prueba estadística de ANOVA demostró también que existieron diferencias significativas entre la longitud hocico-cloaca de las crías al nacer a diferentes temperaturas para el caso de la especie vivípara en ambas poblaciones (Cuicatlán, Oaxaca: $F_{2,107} = 17.385$, $P = <0.001$; Nopalillo: $F_{3,261} = 6.196$, $P = <0.001$). También la prueba de Student-Newman-Keuls demostró que a la temperatura de 32°C se observó una mayor longitud en los críos al nacer para la población de

Cuicatlán y para Nopalillo no hubo diferencia entre las temperaturas de 32° y 36°C, pero sí éstas con respecto a la temperatura de incubación de 24°C. y 28°C

Tabla 28. Evaluación del desempeño de las crías al nacer tomando la velocidad máxima (m/s) como parte importante de la termorregulación. Se tomaron para la evaluación sólo los datos de las crías que no se detuvieron al correr por el carril. (*) Se tomaron todos los datos para no disminuir la N. (D. E. = desviación estándar). Ninguna de las crías de la población de Milpa Alta corrió debido a su estado físico.

Localidad	Temperatura	N	Promedio (m/s)	D. E.	Vel. Máxima (m/s)	Vel. Mínima (m/s)
Cuicatlán	28°C	16	0.135	0.0194	0.167	0.097
	32°C	26	0.118	0.0329	0.167	0.026
	36°C	14	0.134	0.0258	0.167	0.100
Nopalillo	28°C	18	0.130	0.0210	0.167	0.105
	32°C	13	0.116	0.0240	0.154	0.095
	36°C	12	0.125	0.0187	0.167	0.105
Calimaya *	28°C	6	0.113	0.0900	0.200	0.120
	32°C	7	0.041	0.0253	0.083	0.039
	36°C	4	0.079	0.0634	0.154	0.069

Tabla 29. Estadística descriptiva del peso (g) de los críos al nacer tomando en cuenta a la temperatura que se mantuvo en cautiverio a las progenitoras (*S. bicanthalis*) ó la temperatura de incubación (*S. aeneus*). Para Milpa Alta no hubo nacimientos a las temperaturas de 24 y 36 (Figura 96). D. E. = desviación estándar.

Localidad	N	Temperatura (°C)	Promedio (g)	D. E.	Intervalo	Máximo	Mínimo
Cuicatlán	42	28°	0.224	0.0171	0.090	0.280	0.190
	43	32°	0.249	0.0251	0.011	0.300	0.190
	25	36°	0.236	0.0178	0.060	0.260	0.200
Nopalillo	20	24°	0.214	0.0283	0.090	0.260	0.170
	82	28°	0.211	0.0226	0.260	0.260	0.160
	91	32°	0.221	0.0343	0.310	0.310	0.160
	72	36°	0.223	0.0241	0.270	0.270	0.150
Calimaya	7	28°	0.230	0.0462	0.140	0.290	0.150
	7	32°	0.193	0.0170	0.055	0.220	0.170
	4	36°	0.235	0.0173	0.040	0.250	0.210
Milpa Alta	3	28°	0.230	-----	-----	0.230	0.230
	2	32°	0.135	0.0212	0.030	0.150	0.120

Tabla 30. Estadística descriptiva de la longitud hocico-cloaca de las crías al nacer a diferentes temperaturas. (D. E. = desviación estándar)

Localidad	N	Temperatura (°C)	Promedio (mm)	D. E.	Intervalo	Máximo	Mínimo
Cuicatlán	42	28°	19.810	0.594	2	21	19
	43	32°	20.616	0.635	3	22	19
	25	36°	20.160	0.688	2	21	19
Nopalillo	20	24°	18.350	0.745	3	20	17
	82	28°	19.394	0.931	3	21	18
	91	32°	19.242	1.252	8	23	15
	72	36°	19.424	0.906	4	22.5	18
Calimaya	7	28°	19.857	1.069	3	21	18
	7	32°	18.714	0.488	1	19	18
	4	36°	20.500	0.408	1	21	20
Milpa Alta	3	28°	20	0	0	20	20
	2	32°	17	0	0	17	17

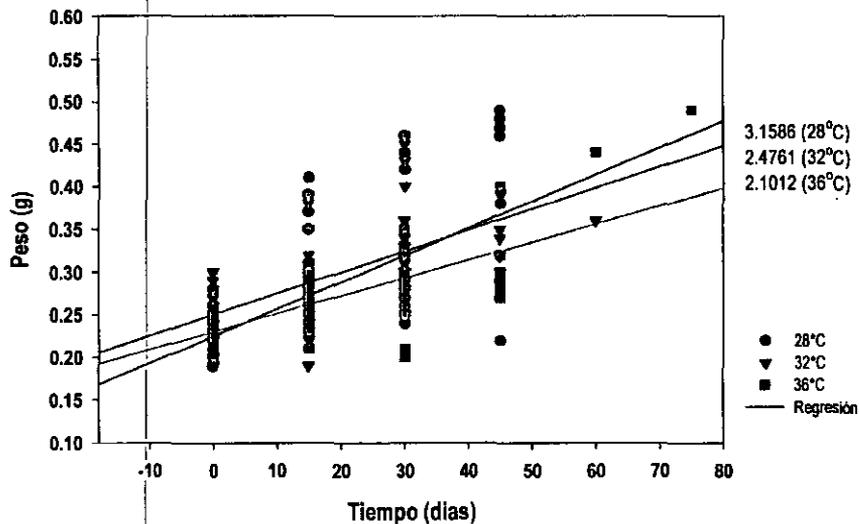


Figura 97. Relación entre el peso de los crios y el tiempo que permanecen a diferentes temperaturas de mantenimiento en cautiverio (nube de puntos y su regresión lineal) para la población de Cuicatlán, Oaxaca. El número al lado de cada linealización es la pendiente.

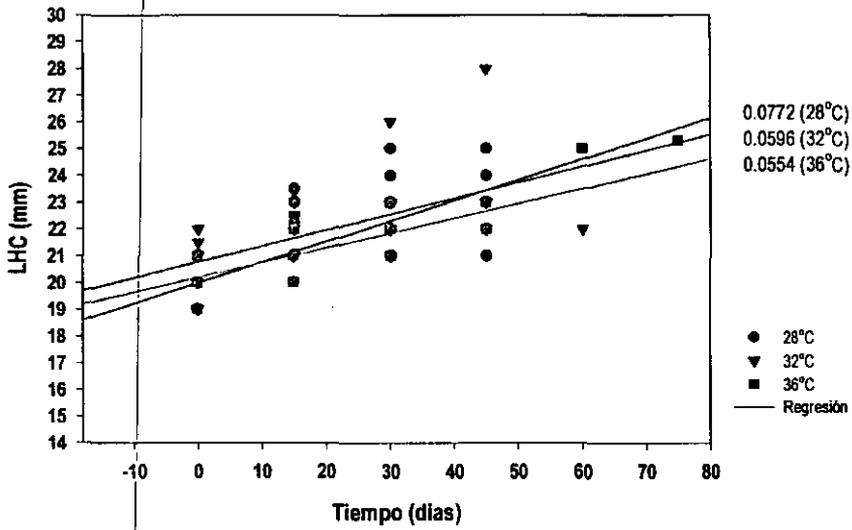


Figura 98. Relación entre el crecimiento de la longitud hocico-cloaca de los críos conforme pasa el tiempo a diferentes temperaturas de mantenimiento en cautiverio (nube de puntos y su regresión lineal) de Cuicatlán, Oaxaca. El número al lado de cada linealización es la pendiente.

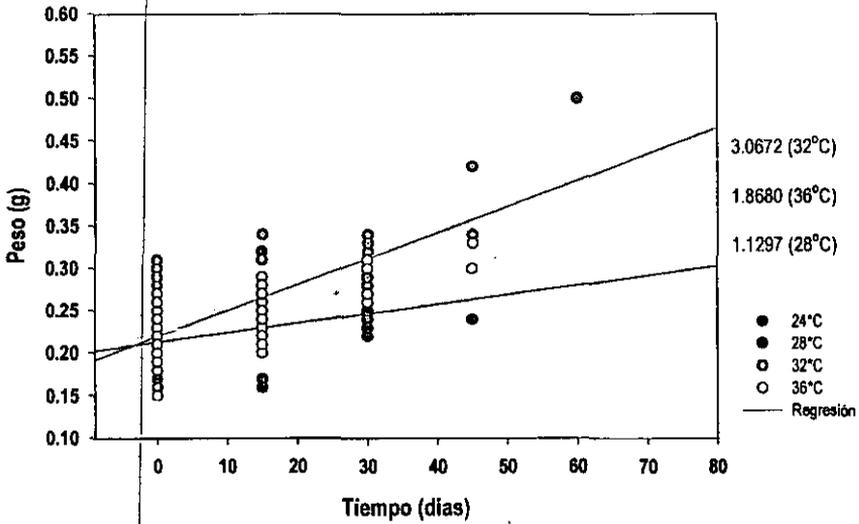


Figura 99. Relación entre el peso de los críos y el tiempo que permanecen a diferentes temperaturas de mantenimiento en cautiverio (nube de puntos y su regresión lineal) para los críos de la localidad de Nopalillo, Hidalgo. El número al lado de cada linealización es la pendiente.

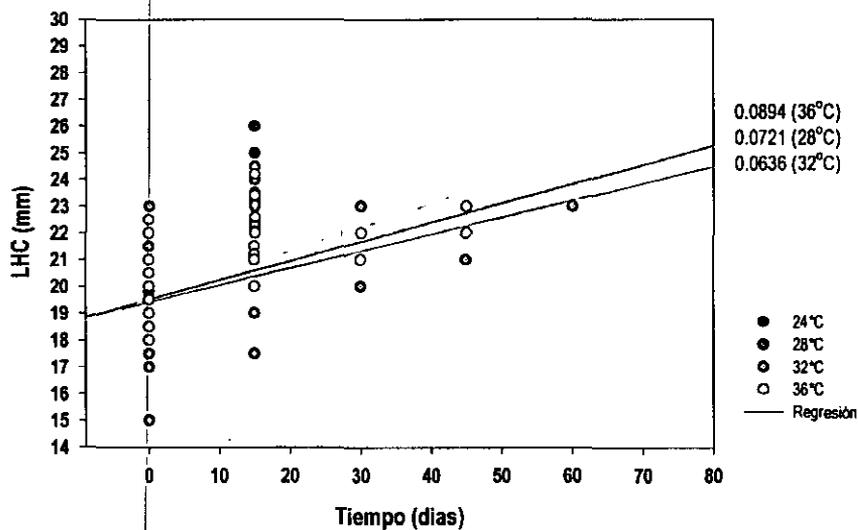


Figura 100. Relación entre el crecimiento de la longitud hocico-cloaca de los críos conforme pasa el tiempo a diferentes temperaturas de mantenimiento en cautiverio (nube de puntos y su regresión lineal) de Nopalillo, Hidalgo. El número al lado de cada linealización es la pendiente.

Datos sobre reproducción.

Una ANOVA demostró que existieron diferencias significativas en el peso entre machos de las diferentes localidades ($F_{3,165} = 30.776$, $P = <0.001$); y la prueba estadística de Student-Newman-Keuls (SNK) demostró que no hubo diferencias significativas entre machos del mismo tipo de paridad, siendo menor el peso de machos vivíparos que ovíparos. También la prueba de ANOVA mostró que existieron diferencias significativas entre el peso de las hembras preñadas ($F_{3,166} = 6.076$, $P = <0.001$), esta diferencia esta marcada por el menor peso de las HP de Milpa Alta (SNK). Ahora bien, entre HNP la prueba de ANOVA no marcó diferencias significativas ($F_{3,133} = 1.013$, $P = 0.389$).

La prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA) demostró que existieron diferencias significativas en la longitud hocico-cloaca entre machos de las diferentes localidades ($F_{3,165} = 29.990$, $P = <0.001$); y la prueba estadística de Student-Newman-Keuls (SNK) demostró que no hubo diferencias significativas entre machos del mismo tipo de paridad, pero si entre diferentes Paridades siendo menor la longitud de machos vivíparos que ovíparos. También la prueba de ANOVA mostró que existieron diferencias significativas entre las hembras preñadas ($F_{3,167} = 3.575$, $P = 0.055$), esta diferencia esta marcada por la menor talla de las HP de Milpa Alta (SNK), aunque esta diferencia es minima. Entre HNP la prueba de ANOVA no mostró diferencias significativas ($F_{3,139} = 1.006$, $P = 0.399$).

Tanto *Sceloporus aeneus* como *Sceloporus bicanthalis* son capaces de tener dos camadas por año, lo cual depende de las condiciones medio ambientales y ecológicas, como temperatura, precipitación, alimento disponible, etc. Además, las hembras de ambas especies son capaces de retener facultativamente el esperma para tener una segunda puesta. *S. aeneus* puede ser capaz de ovopositar todos los huevos de una camada en una sólo puesta o en varias puestas, probablemente dependa de la disponibilidad de alimento y de las condiciones ambientales.

Tabla 31. Estadística descriptiva del peso (g) para los dos principales sexos y estados reproductivos (M: machos; HP: hembras preñadas y HNP: hembras no preñadas) en las cuatro localidades.

Localidad	Edo. fisiológico	N	Promedio	D. E.	Máximo	Minimo	Intervalo
Cuicatán	M	44	2.811	1.332	9.850	1.230	8.620
Nopalillo	M	53	2.714	0.778	4.400	1.200	3.200
Calimaya	M	35	4.254	0.767	5.800	2.950	2.880
Milpa Alta	M	37	4.564	1.472	11.420	2.570	8.850
Cuicatán	HP	33	4.625	0.953	6.550	2.680	3.870
Nopalillo	HP	67	4.532	0.705	6.400	3.070	3.330
Calimaya	HP	40	4.447	0.696	6.200	3.380	2.850
Milpa Alta	HP	30	3.902	0.675	5.190	2.850	2.340
Cuicatán	HNP	24	2.917	0.687	5.400	2.110	3.290
Nopalillo	HNP	39	3.090	1.080	6.600	1.400	4.600
Calimaya	HNP	39	3.113	0.914	6.640	2.150	4.490
Milpa Alta	HNP	35	3.419	1.621	11.430	1.910	9.520

Tabla 32. Estadística descriptiva de la Longitud hocico-cloaca (mm) para los dos principales sexos y estados reproductivos (M: machos; HP: hembras preñadas y HNP: hembras no preñadas) en las cuatro localidades.

Localidad	Edo. fisiológico	N	Promedio	D. E.	Máximo	Minimo	Intervalo
Cuicatán	M	44	43.982	4.651	51.00	35.00	16.00
Nopalillo	M	53	44.115	3.974	50.00	35.00	15.00
Calimaya	M	35	51.826	7.350	90.90	46.00	44.90
Milpa Alta	M	37	50.705	3.241	61.00	46.00	15.00
Cuicatán	HP	34	50.765	3.677	57.00	44.00	13.00
Nopalillo	HP	67	51.100	3.465	59.00	39.00	20.00
Calimaya	HP	40	49.938	2.824	57.00	42.00	15.00
Milpa Alta	HP	30	48.917	2.570	61.00	46.00	15.00
Cuicatán	HNP	27	46.000	4.674	56.00	40.00	16.00
Nopalillo	HNP	41	47.456	5.488	59.00	38.50	20.50
Calimaya	HNP	39	46.179	4.284	60.00	38.00	22.00
Milpa Alta	HNP	36	47.442	3.806	61.00	42.500	18.50

Tabla 33. La tabla muestra el número de puestas (Ovíparas) o las veces que cada hembra parió (Vivíparas) en el laboratorio siendo diferentes en el número de camadas; se tomó como una camada si el número de días entre puestas ó veces que parió cada hembra fue menor de 14 días.
 (*) son hembras que se regresaron al campo y fueron nuevamente capturadas.

Localidad	Código de la Hembra	Número de Puestas	Número de días entre puestas	Huevos / críos en cada puesta	Número de camadas	Temperatura de cautiverio (°C)
Cuicatlán	0-4-1-5	2	17	6/6	2	28
Cuicatlán	0-4-2-3	2	17	6/4	2	32
Nopalillo	1-4-2-5	2	14	4/1	2	32/28
Nopalillo	1-5-1-2	2	4	1/3	1	36
Nopalillo	1-5-2(5)-1	2	3	1/5	1	32
Calimaya	0-4-4-1	5	8/10/24/5	5/1/1/3/1	2	24/28
Calimaya	0-4-3-4 *	4	60/1/3	7/2/3/2	2	32/28
Calimaya	0-5-2-5	2	3	3/1	1	28
Calimaya	0-4-3-2	4	2/9/36	1/3/1/8	2	32
Calimaya	0-4-3-5*	3	7/40	3/1/7	2	36/32
Calimaya	0-5-4-4	2	4	7/2	1	36/28
Milpa Alta	0-3-2-1	2	4	2/2	1	24
Milpa Alta	0-3-2-3	2	8	1/4	1	24
Milpa Alta	0-4-4-1	2	2	3/2	1	28
Milpa Alta	0-4-2-1*	2	28	9/8	2	32
Milpa Alta	0-3-3-4	2	7	5/1	1	36
Milpa Alta	0-2-5-3	2	4	1/1	1	24

DISCUSION.

Ambiente Térmico.

Altitud.

La altitud ha sido señalada como un factor primordial en la evolución de la viviparidad en los reptiles escamados. Incluso se ha dicho que la mayoría de los lacertilios y serpientes con un modo de reproducción vivípara se encuentran habitando sitios a grandes altitudes o latitudes debido a la relación con el clima frío que puede imperar en estos lugares (Tinkle y Gibbons, 1977; Shine, 1985). En este trabajo las dos localidades que representan el tipo reproductivo vivíparo no se encuentran a mayor altitud que las localidades en donde el tipo reproductivo es el ovíparo (Figura 1; y tablas 1y 2). Por tanto parece no haber correlación entre el tipo de paridad y la altitud de las cuatro localidades estudiadas, probablemente debido que no se estudió un gradiente altitudinal para conocer la distribución de las especies (Benabib *et al.*, 1997). En un estudio realizado en el Estado de México, Camarillo (1990) encontró que el tipo reproductivo en estas dos especies se encontraba relacionado con la altitud, encontrando a *Sceloporus aeneus* en un intervalo altitudinal de los 2000 a los 3000 msnm, a *S. bicanthalis* entre los 3000 y los 4000 msnm y finalmente a *S. subniger* (considerado por Benabib *et al.*, 1997 a *S. subniger* como *S. aeneus*) entre los 3000 y 4500 msnm. *S. bicanthalis* habita las zonas elevadas de las áreas donde habitan ambas especies y *S. aeneus* regularmente en la base de esas "montañas". Dichas zona altas funcionan como islas (Camarillo, 1990), debido que regularmente encontramos a la especie vivípara en la parte alta del sitio de estudio, aunque estas zonas no sean más altas que otros sitios donde puede habitar *S. aeneus*. (Figura D). Entonces, se podría decir que la altitud por sí misma no restringe la existencia de poblaciones ovíparas, ya que varias especies ovíparas se encuentran habitando altas elevaciones (Guillette *et al.*, 1980; Méndez-De la Cruz *et al.*, 1995)

Por otro lado, las presiones selectivas a altas latitudes no son las mismas que en altas elevaciones a bajas latitudes (Guillette *et al.*, 1980), aunque en ambos casos la temperatura fría sea el factor primordial que favorece la transición a la viviparidad. Esto mismo podría también ocurrir en diferentes sitios con una misma altitud, aunque en uno de los lugares se encuentre en la parte más alta de la zona, como son los casos de este trabajo (Figura D). Probablemente la viviparidad pueda

encontrarse asociada con mayor fuerza con los cambios estacionales de la temperatura, la viabilidad del alimento, humedad u otros factores (Méndez de la Cruz *et al.* 1998), que con el clima frío ocasionada por la altitud. Por ejemplo: Méndez de la Cruz *et al.*, (1998) sugieren que la fenología reproductiva particular asociada con la viviparidad en *Sceloporus* es aparentemente una incompatibilidad ecológica con los sucesos reproductivos a altas latitudes, ya que todas las especies vivíparas de *Sceloporus* excepto *S. bicanthalis* ovulan en el otoño y la gestación continúa hasta el invierno. Sin embargo, en latitudes tropicales el invierno no es particularmente frío. La temperatura media del mes más frío y del más caliente del año difieren sólo en pocos grados en todas las elevaciones y las lagartijas son activas alrededor de un año. La diferencia entre la temperatura de verano y la de invierno se ve incrementada con la latitud y en más zonas templadas las lagartijas suelen hibernar durante el invierno (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). Por tanto, aunque las zonas de estudio no difieran altitudinalmente, podría haber otros factores relacionados con la viviparidad, como son los cambios de temperatura, humedad, vientos, suelo, e incluso el movimiento y permanencia de nubes; ya que las nubes juegan un papel importante el descenso de la temperatura, sobre todo en zonas altas en donde los vientos son más fuertes y la falta de radiación ocasionada por las nubes, disminuyen drásticamente la temperatura (Figura D). Además, la temperatura ambiente puede ser cambiada o anulada por cambios en la velocidad y tipo de viento (Tracy y Christian, 1986). Podría también ser parte de la distribución de las especies ovíparas con respecto a la vivíparas la ubicación de la ladera donde habitan con respecto al sol; ya que la ladera norte siempre es la más fría, la que tiene menor cobertura de vegetación, la más húmeda y la que recibe con mayor intensidad los vientos fríos (Figura E).

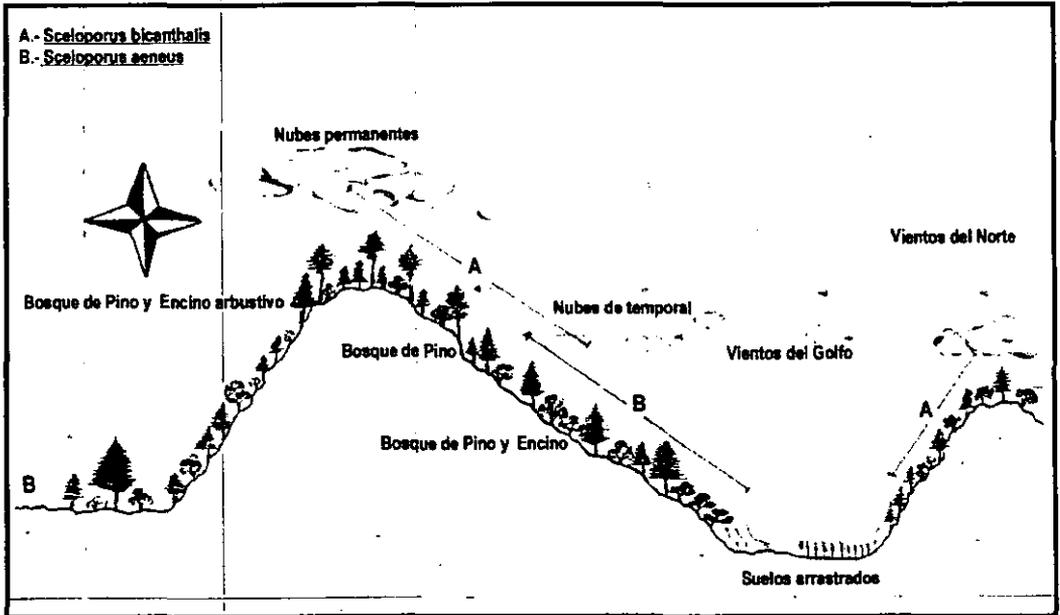


Figura D. *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* pueden convivir en la misma zona geográfica pero en altitudes que pueden sobreponerse, pudiendo habitar la especie vivípara en la partes más altas y la ovípara en las zonas bajas, aunque en otras zonas a la misma altitud que la especie ovípara *S. bicanthalis* puede habitar en la parte alta de dicha zona, en donde los factores ambientales a la misma altitud pero en distinta ubicación topográfica y geográfica pueden cambiar drásticamente.

Temperatura Ambiente (T_a).

La temperatura del aire ha sido muy importante en la teoría de la evolución de la viviparidad. Siempre se ha mencionado como un factor importante del medio ambiente que promueve la retención del embrión en el útero de la madre favoreciendo la viviparidad (Shine, 1985; Qualls, 1997). Entonces, la temperatura puede influir en los ciclos reproductivos de los reptiles, ya que los ciclos reproductivos en los animales no están fijados genéticamente, y por ello pueden ser variables, incluso pueden diferir drásticamente en especies hermanas (Guillette, 1981b), y en poblaciones de una misma región. Por tanto, se ha propuesto que son los factores ambientales los que principalmente afectan a los ciclos reproductivos. Por ejemplo, los cuerpos grasos que se relacionan con los ciclos reproductivos, son afectados directamente por la disponibilidad de alimento (Manríquez-Moran, 1995). Varios autores también han señalado que la máxima actividad reproductiva se encuentra asociada con los meses de mayor temperatura (Méndez De la Cruz *et al*, 1988; Daut y Andrews, 1993; Manríquez-Moran, 1995). Además, no sólo la T_a es un factor que puede promover cambios en los ciclos reproductivos y por ende en el tipo reproductivo, sino que son tres los factores ambientales que se ha observado tienen un efecto de la actividad reproductiva: la temperatura ambiente, el fotoperiodo y la precipitación (Méndez de la Cruz *et al*, 1988). Además se supone que la viviparidad apareció en climas fríos, debido a que las bajas temperaturas promueven la retención del embrión dentro del útero y finalmente la viviparidad; por tanto se supondría que las localidades donde habita *Sceloporus bicanthalis* (Nopalillo, Hidalgo y Cuicatlán, Oaxaca) tendrían temperaturas menores que en las localidades donde el tipo reproductivo es el oviparo (Milpa Alta, D.F. y Calimaya, Edo. De México). Los resultados no demostraron que la temperatura ambiente anual para este caso, figure como una condición predominante para determinar el tipo reproductivo viviparo. Y aunque la menor temperatura media anual se presentó en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca (vivípara) y la mayor en Milpa Alta, D. F. (ovípara), entre Nopalillo, Hgo. y Calimaya, Edo. de México las temperaturas medias anuales fueron muy semejantes, demostrando con ésto que debe haber otros factores diferentes a la temperatura.

La T_a promedio anual no refleja en realidad las condiciones de estrés que podrían provocar la retención del embrión en una lagartija ovípara hasta el pleno desarrollo de la viviparidad, debido a que no existe correlación entre la temperatura anual y el tipo de paridad. Además, las condiciones

estresantes más importantes para el tipo de paridad deberían de ocurrir en la época reproductiva, que es el periodo en que puede haber temperaturas bajas o condiciones que puedan provocar algún cambio a través del tiempo en el tipo reproductivo inicial. Por lo tanto, la temperatura promedio anual no es la única medida en el que pueda uno basarse para demostrar que en lugares fríos pudo haberse desarrollado la viviparidad. Lo mismo sucede con las altas elevaciones, en donde puede existir en muchos casos una relación directa entre la altura y la temperatura. Si bien es cierto que ambos factores pueden provocar estrés en los reptiles, éstos deben tener un efecto directo en el periodo principalmente de reproducción. Si éste no fuese el caso, entonces en cualquier lugar en donde las condiciones de bajas temperaturas predominaran deberíamos encontrar reptiles vivíparos (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). Tales son los ejemplos de las zonas con altas altitudes y latitudes en donde en la mayoría de los casos la T_b anual es baja; sin embargo como anteriormente se dijo existen lagartijas ovíparas en altas altitudes y latitudes (Guillette *et al.*, 1980; Méndez-De la Cruz *et al.*, 1995; Méndez De la Cruz *et al.*, 1998)

La temperatura media mensual podría representar más objetivamente que la T_b anual el ambiente térmico durante la época reproductiva, ya que ésta es la época en la que las lagartijas hembras en estado reproductivo podrían sufrir el estrés por parte del ambiente que influiría en la retención de los embriones en el útero. La época reproductiva (febrero a agosto) en las localidades de Milpa Alta y Calimaya (Figura 9 y 10) coincidieron con los meses de mayor temperatura (Figura 3, Tablas 5 y 6), y el nacimiento de las crías coincidió con el comienzo de la temporada de lluvias (Figura 9 y 10), que es cuando hay mayor abundancia de insectos (Manríquez-Moran, 1995).

Durante el mes de abril, cuando en las localidades de Milpa Alta y Calimaya se alcanzó la temperatura más alta del año (figuras 3,10 y 11), también se disparó el porcentaje de hembras preñadas, y aunque en el mes anterior se comenzaron a observar hembras preñadas, no fue hasta el mes de abril cuando se incrementó considerablemente. Posterior a este mes, aumentó el porcentaje de hembras preñadas y la temperatura comenzó a disminuir durante los siguientes meses. Probablemente en el momento que se disparó la temperatura, el primer periodo de reproducción comenzó y no se detuvo, lo cual podría también explicar el porcentaje de hembras preñadas tan alto que se observó en el mes de mayo en la localidad de Calimaya, Edo. de México. En la misma temporada de reproducción probablemente hubo una segunda puesta por hembras

ovíparas, probablemente en el mes de julio, que es cuando disminuyó el porcentaje de *HP*, y probablemente ni la mitad de las hembras que tuvieron una primera camada tuvieron una segunda.

En el caso de las localidades con lagartijas vivíparas, la temperatura comienza a aumentar desde el mes de febrero y alcanza el valor más alto para el mes de marzo en el caso de Nopalillo, en cambio para ese mismo mes en Cuicatlán la temperatura baja y al siguiente mes vuelve a subir y después a bajar. En Nopalillo, las temperaturas más bajas se observaron en los meses de noviembre, diciembre y febrero; meses en los que no se encontraron *HP*. Esta localidad se comporta muy semejante a Calimaya, la diferencia radica en que existieron fluctuaciones en el porcentaje de *HP* durante el año sin seguir una curva normal como en las localidades de lagartijas ovíparas, probablemente porque la temporada de lluvias también se incrementa a un número mayor de meses, al igual que en Cuicatlán. En Cuicatlán la temperatura a lo largo del año fue muy heterogénea lo que permite que se mantenga las mismas condiciones de cambios extremos de temperatura durante casi todo el año, es decir, la misma fluctuación de temperaturas permiten conservar un patrón de crestas y valles de temperatura, lo que podría explicar el porqué se encontraron *HP* casi todo el año. Las hembras probablemente aprovechen los meses de altas temperaturas para comenzar a reproducirse, para el siguiente mes esas mismas hembras podrían seguir preñadas, cuando vuelve a subir la temperatura las hembras que no se aparearon en los meses con altas temperaturas anteriormente, probablemente al siguiente mes lo hagan; lo que podría dar como resultado el encontrar *HP* en campo todo el año sin que algún mes en especial haya un porcentaje muy alto de hembras preñadas, aunque se hayan encontrado un porcentaje alto de *HP* en mayo. Manríquez-Moran (1995), encontró en esta misma especie que ese mismo mes fue el de mayor proporción de hembras preñadas en el parque Nacional de Zoquiapan, Edo. de México. Estos resultados podrían marcar la plasticidad de las lagartijas sobre todo vivíparas, a los cambios ambientales con respecto a la reproducción.

Además, podría también suponerse para el caso de lagartijas ovíparas que puedan retener los huevos hasta que las condiciones sean favorables, e incluso tener una o dos camadas dependiendo de los factores ambientales y ecológicos, que dependen directamente de la temporada del año (ver adelante datos importantes sobre reproducción y desempeño de las crías). Además, se ha observado que en los lugares donde existe una alternancia entre la temporada seca y la húmeda

del año, las hembras de algunos lacertilios ovopositan durante la época húmeda y pueden retener los embriones en el oviducto en la temporada de sequia en espera de la lluvia (Manríquez-Moran, 1995). Debido a esto, podría esperarse que durante diferentes años, la temporada reproductiva se ampliara o disminuyera dependiendo de los factores "biológicos" y "ambientales" susceptibles de influir en la dinámica y la genética de las poblaciones naturales; además, los sistemas biológicos están regidos por mecanismos no lineales (May, 1992).

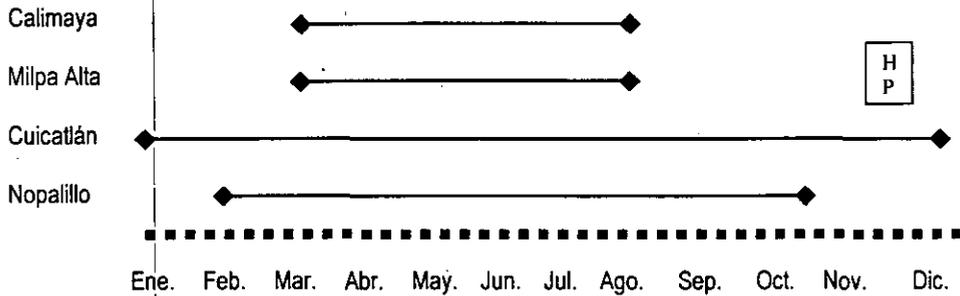


Figura F. Probablemente la temporada de reproducción se extienda a todas las temporadas del año, encontrándose durante prácticamente todo el año hembras grávidas (ver figuras 7 a 10) en las localidades de Nopalillo, Hidalgo y Cuicatlán, Oaxaca (*Sceloporus bicanthalis*)

En *S. bicanthalis* parece ser la combinación de diversos factores ambientales, tales como la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo, lo que permite que a lo largo de prácticamente todo el año existan hembras reproductivamente activas (figura F). Además, las temperaturas bajas repercuten en una temperatura corporal también baja, lo que reduce en consecuencia la velocidad de la vitelogenénesis y el desarrollo embrionario (Méndez de la Cruz *et al*, 1998). Probablemente el hecho de que no se hayan encontrado hembras preñadas en los meses de julio y agosto en Cuicatlán se debió a que en esos meses las lluvias fueron muy abundantes y no permitieron a las lagartijas salir de sus escondites para asolearse (Beuchat, 1986). Si esto es así, formaría parte de las condiciones de estrés a las que están sujetas las lagartijas de Oaxaca. El que en las dos zonas donde se estudió a *S. bicanthalis* se encontraran todos los estados fisiológicos de esta especie durante la mayor parte del año, desde las crías recién nacidas (20 – 22 mm LHC) hasta los adultos reproductivos, pudo deberse a que como Manríquez-Moran (1995) menciona, *S. bicanthalis* alcanza la talla adulta entre los cuatro y seis meses de vida, es decir durante su primer año de vida, aunado

a que prácticamente todo el año están naciendo crías es fácil encontrar a los dos sexos en las diferentes edades y estados reproductivos. Manríquez-Moran también encontró que la vitelogénesis de este lacertilio se presentó durante otoño, invierno y primavera (de septiembre a mayo), encontrando en mayo la mayor proporción de hembras en esta etapa, hembras preñadas de enero a septiembre y el nacimiento durante todo el año. Cabe mencionar que varios autores señalan el nacimiento de las crías como la época más favorable, debido a que es la temporada de lluvias y por consiguiente la de mayor abundancia de alimento (figuras 7,8,9 y 10; Méndez de la Cruz *et al*, 1995; 1998). Y para estas localidades con poblaciones de lagartijas vivíparas la temporada de lluvias es muy amplia, la abundancia de insectos es grande (observaciones de campo), además estos lacertilios pueden alcanzar temperaturas corporales altas en el día, aunque por corto tiempo. Por tanto, el ambiente es favorable para esta especie adaptada a climas fríos y con cambios drásticos de temperatura. Además en estas localidades sobre todo en Cuicatlán no parece haber una estacionalidad claramente definida.

En las cuatro localidades sólo se graficó a las hembras preñadas y no a las hembras con folículos vitelogénicos, lo que podría ampliar el intervalo de la época reproductiva en los cuatro casos. Manríquez-Moran (1995), encontró para la especie *S. aeneus* en Milpa Alta, que la vitelogénesis se presentó durante la primavera y principios del verano (de marzo a junio), la ovulación y fecundación en abril y de mayo a julio observó la etapa de gestación; la ovoposición coincidió con la época de mayor precipitación (junio y julio). También en la localidad Milpa Alta observó crías a partir del mes de agosto hasta noviembre, lo que coincide con nuestros resultados (Figura 10). La población de *S. aeneus* estudiada por Manríquez-Moran, se ubicó aproximadamente a 1 Km. al sur de la estudiada en este trabajo, viajando por la carretera federal a Oaxtepec, en una zona conservada de bosque de pino y entre ambas poblaciones existen tierras para cultivo y la carretera federal. La población de este trabajo habita una zona de alta perturbación con vegetación secundaria. Probablemente ambas poblaciones conformaron una misma población antes de la actividad humana.

La alimentación durante toda la época reproductiva y anterior a ésta para ambos sexos es indispensable, ya que desde el cortejo, la vitelogénesis, la espermatogénesis y la gestación para el caso de las hembras, necesitan de la energía proporcionada por el alimento obtenido y acumulado

como formación de reservas de grasas, las cuales son altamente importantes para el adecuado funcionamiento de estas actividades (Méndez de la Cruz *et al.*, 1988). Dado que en Cuicatlán se encontraron hembras en estado reproductivo durante todo el año, probablemente existe mayor cantidad de alimento disponible durante todo el año. En el campo se observaron gran cantidad de hormigas y pequeños escarabajos, habitantes de los musgos y de los zacatones (observación de campo), y presas frecuentes de esta especie de lagartija durante todo el año. En la temporada de mayor abundancia de lluvias (de mayo a junio) fueron los escarabajos grandes (5 a 10 mm) y los chapulines, los insectos presa de las lagartijas, sin que estos fueran abundantes durante esta temporada. Aunque no exista una relativa abundancia de alimento durante todo el año en Cuicatlán, esto no es una desventaja, ya que en especies vivíparas que tienen una gestación más o menos larga, la alimentación también se reduce. Y aunque la habilidad de escapar a los depredadores también disminuye parece ser que durante los meses fríos como en invierno también disminuye la presión por parte de los depredadores (Méndez De la cruz *et al.*, 1988). Además, En Cuicatlán pareciere todo el año invierno por las bajas temperaturas y no se observaron muchos depredadores de esta lagartija como en Milpa Alta y Calimaya, en donde se observó en diversas ocasiones como diversas aves se alimentaban de esta lagartija ovípara. En Nopalillo, durante casi todo el año los escarabajos fueron observados como presa de *S. bicanthalis*, aunque durante la época de lluvias las lagartijas preferían otro tipo de insectos debido a diversidad de éstos en la localidad. En las lagartijas ovíparas, además de la disponibilidad de alimento y de los lípidos en los cuerpos grasos, la temperatura y la precipitación parecen estar jugando un papel importante en la reproducción de *S. aeneus*, ya que estos factores se conjugan en la época reproductiva. Además, al ser *S. aeneus* una lagartija ovípara con el patrón reproductor primaveral, típico de lacertilios de ambientes templados al igual que *S. scalaris*, en donde la máxima actividad gonadal, el cortejo, el apareamiento y la ovulación ocurren durante la primavera y las crías nacen en el verano (Ortega y Barbault, 1986; Manriquez-Moran, 1995). Esta propuesta también es apoyada por la recrudescencia gonadal (Manriquez-Moran, 1995), la cual se presenta cuando la temperatura ambiental sufre un incremento y alcanza los valores más altos; al contrario que en *S. bicanthalis*, en donde la reproducción no parece estar restringida sólo por el medio ambiente térmico, sino que podría ser la combinación de muchos otros factores, lo que permite que se mantenga una actividad reproductora tan singular.

estrés generado por la variabilidad de la temperatura podría producir una alta concentración de progesterona que es la hormona que permite mantener a los embriones dentro del útero materno, debido al estímulo de la glándula adrenal y de los ovarios (Guillette, 1982, 1985; Shine y Guillette, 1988). Los estudios realizados por Manríquez-Moran demostraron que en *S. bicanthalis* a comparación de *S. aeneus*, el lapso de vida del cuerpo lúteo es mayor; recordando que éste parece ser la fuente principal de progesterona durante el periodo de gravidez y en segundo lugar los folículos atrésicos. Manríquez también encontró que para *S. bicanthalis* los cuerpos lúteos fueron observados de enero a septiembre y los folículos atrésicos durante todas las fases de actividad reproductora y en *S. aeneus* los folículos atrésicos y los cuerpos lúteos los observó de mayo a agosto, lo que coincide con la época de mayor porcentaje de hembras preñadas (Figura 9 y 10). Esta reacción sugiere que el cuerpo lúteo juega un papel importante en la biología reproductiva en reptiles y esencialmente en el control del tiempo de gestación, la inhibición de la síntesis de prostaglandinas podría bloquear la luteolisis y así evitar las contracciones uterinas y por tanto alargar el periodo de gestación (Guillette, 1985, 1993; Shine y Guillette, 1988).

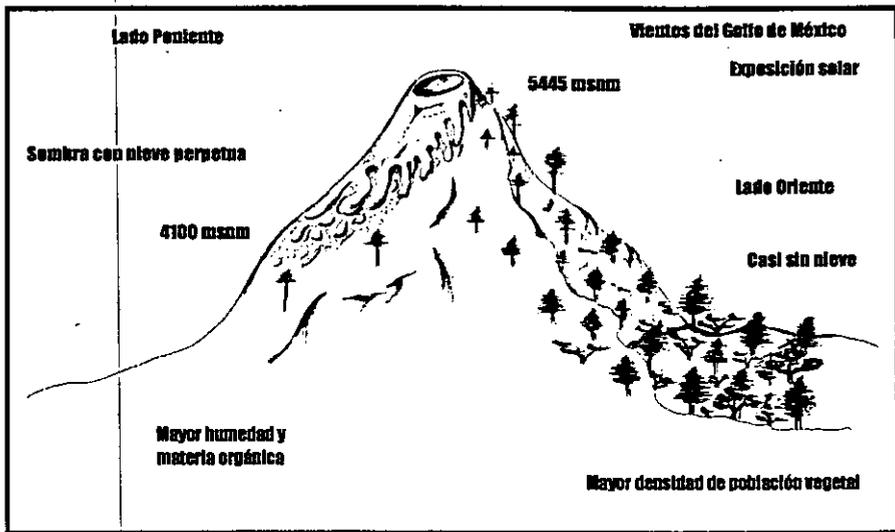


Figura E. En el Volcán Popocatepetl se pueden estudiar los efectos de la altitud, temperatura, vegetación y suelos. Tiene un cobertura de nieve perpetua en el lado poniente a los 4000 msnm; en el lado oeste la sombra provoca temperaturas más bajas por lo que se acumula mayor humedad y materia orgánica, siendo la actividad de la microflora más baja. La vegetación es de pinos, abetos y cupresus; en el lado oriente, casi ausente de nieve, se observa mayor densidad vegetal. Dominan los crisoles entre los 4100 y 3500 msnm (Aguilera, 1989).

Suelos.

Entre los factores ambientales involucrados como importantes en las hipótesis de la evolución de la viviparidad están los que se refieren a los medios ambientes con suelos muy húmedos que podrían provocar la invasión de bacterias y hongos a los nidos (Shine y Bull, 1979; Guillette 1985; Guillette 1993). Por tanto el conocimiento del substrato como factor en la evolución de la viviparidad es importante. También cabe añadir que en la efectividad de la termorregulación y del asoleo participa una compleja combinación de funciones biofísicas del organismo como tamaño corporal, forma, coloración, comportamiento y fisiología, pero también de los factores medio ambientales como es la convección y conducción del substrato, y la radiación solar (Hertz y Huey, 1981; Huey *et al.*, 1989), siendo estos importantes para determinar cuáles son los factores a los que se enfrentan los reptiles cuando explotan su medio ambiente. Por otro lado, el suelo participa directamente sobre la incubación de los huevos (Shine y Bull, 1989), debido a la influencia del potencial hídrico del suelo (Muth, 1980; Andrews y Sexton, 1981) y la temperatura de éste sobre el efecto directo en el desarrollo adecuado de los huevos de reptiles ovíparos en los nidos (Shine y Bull, 1979; Muth, 1980; Shine y Guillette, 1988).

En Cuicatlán el tipo de suelo correspondió a un Luvisol (L). Son suelos que se encuentran en zonas templadas o tropicales lluviosas, aunque en ocasiones se pueden encontrar en climas muy secos. Su vegetación es de bosque o selva. Se caracterizan por ser semejantes a los Acrisoles, un enriquecimiento de arcillas en el subsuelo que hacen que se grietan cuando están secos (vertico (Lv)), pero son muy fértiles y menos ácidos que éstos. Son frecuentemente rojos o claros, pero también hay muchos de tonos pardos a grises, aunque no muy oscuros. Algunos de ellos presentan una capa que se satura con agua, al menos en alguna época.

En Nopalillo el tipo de suelo encontrado fue un Cambisol. Estos (B) son suelos jóvenes y poco desarrollados, se presentan en cualquier clima menos en las zonas áridas. Pueden tener cualquier tipo de vegetación, ya que ésta se encuentra condicionada por el clima y no por el tipo de suelo. Se caracterizan por presentar en el subsuelo una capa que parece más roca que suelo, ya que en ella se forman terrones. Además pueden presentar acumulación de algunos materiales como arcilla, carbonato de calcio, fierro, manganeso, etc. pero sin que esta acumulación sea muy

abundante. En México son muy abundantes y se destinan a muchos usos; son de moderada a alta susceptibilidad a la erosión. Algunos presentan una capa arcillosa se agrietan cuando esta suelta, otros de ellos se caracterizan por presentar alguna capa que se satura periódicamente con agua, en muchos de ellos la primera capa es muy ácida y rica en materia orgánica (húmico: Bh).

Tanto los Cambisoles como los Luvisoles forman parte de los suelos empardecidos, el empardecimiento es un proceso de edafogénesis de tipo climático característico de las regiones de clima templado, en donde el hierro activo liberado en la alteración y ligado a las arcillas finas, es el agente motor de este proceso. Este hierro da origen a la formación del mus forestal, ya que provoca la insolubilización rápida de los precursores húmicos y, en el interior de los agregados húmico-arcillosos se forma un puente entre las moléculas de arcilla y las del humus (catión de enlace). Este material puede derivar de la alteración de rocas cristalinas (granito, gabros, micaesquistos, etc.) como de las rocas sedimentarias (limos, areniscas etc.). En el caso de materiales volcánicos, aunque en clima bastante húmedo dan andosoles (Duchaufour y Souchier, 1984). En ambas localidades el porcentaje de limos fue mayor en comparación con Milpa Alta y Calimaya, los limos que son fracciones de 2 a 50 micras desempeñan un papel importante en la retención del agua (Arteta, 1991).

En Calimaya y Milpa Alta los tipos de suelos determinados correspondieron a un Regosol y un Andosol, respectivamente. Los Andosoles (T) son suelos que se encuentran en aquellas áreas donde ha habido actividad volcánica reciente, puesto que se originan a partir de cenizas volcánicas. Los Regosoles son también suelos formados por material suelto, aunque a diferencia de los Andosoles no están exclusivamente formados por ceniza volcánica, sino el material parental es muy variable. En condiciones naturales tienen vegetación de bosque de pino, abeto, encino, etc. o si los volcanes se encuentran en zona vegetal, tienen vegetación de selva. Se caracterizan por tener una capa superficial de color negro o muy oscuro (aunque a veces es clara: ocrice (To)) y por ser de estructura esponjosa o muy sueltos. Son muy susceptibles a la erosión. Se usan en agricultura, también se usan con pastos naturales o inducidos, principalmente pastos amacollados. (SPP, 1980; Aguilera, 1989).

Observación.- En adelante se tratará al Regosol como Andosol por las características del material parental, además el Regosol encontrado para Calimaya probablemente haya evolucionado del un Andosol debido a los orígenes volcánicos provenientes del Nevado de Toluca. Además, comparten ambos suelos las mismas características físicas.

Según Duchaufour y Souchier (1984), los andosoles sólo pueden producirse en climas constantemente húmedos, en los que no existe un período seco bien caracterizado; si las fases de desecación son largas o repetidas, se produce una evolución irreversible de los amorfos minerales y orgánicos y el andosol se transforma en otro tipo de suelo. Entonces, los verdaderos andosoles sólo pueden encontrarse en condiciones climáticas muy precisas: montañas muy húmedas, en cualquier latitud donde los andosoles forman un piso característico, cuya altitud media es función del clima general. A altitudes superiores o inferiores, el andosol verdadero es sustituido por formas de transición como en las situaciones de pie de monte y en las hondonadas de los valles, fisiografía característica de Calimaya, Edo de México y Milpa Alta, D.F., con frecuencia más soleadas en donde el aporte de sílices y de bases por vía lateral, favorecen el proceso de vertisolización. Aunque los andosoles se caracterizan por presentar la capa superficial de color oscuro y en Milpa Alta y Calimaya se encontraron suelos claros, se debió, a que además de haber de colores claros, probablemente son suelos en un proceso de transición, ocasionada por la acumulación de material acarreado debido a su situación geográfica en la cadena montañosa que se encuentran, a la poca humedad y la mayor insolación ocasionada por la deforestación. Además las características del andosol pudieran ser debidas a que es también material acarreado desde las partes altas y no como formación *in situ* ocasionada por los procesos de edafogénesis naturales; ya que, por ejemplo en milpa Alta se encontró un suelo enterrado, y en Calimaya los procesos de lixiviación son altos en la localidad.

Los suelos de las localidades de *Sceloporus bicanthalis* presentaron características físicas semejantes entre sí. En primer lugar son suelos oscuros gracias al proceso de empardecimiento provocado por las arcillas y otros materiales como rocas cristalinas, este proceso forma una capa superficial con gran cantidad de materia orgánica llamada humus de color oscuro (Tabla 11, en Cuicatlán se observó gran cantidad de rocas con incrustaciones de cristales y en Nopalillo gran cantidad de minas de obsidiana); ya que sin este proceso ocasionado por la alta humedad y material arcilloso el suelo tendría un color más claro. Entonces el color oscuro, permite que el suelo se caliente mucho más fácil que los suelos de color claro, ya que el reflejo de la radiación solar y la radiación térmica emitida por las superficies puede influenciar a los reptiles (Bakken, 1989). Esta característica permite que *S. bicanthalis* pueda escoger sitios térmicamente favorables para termorregular aún con un ambiente frío. Además en zonas húmedas, la temperatura de la superficie

del suelo asciende hasta 10°C más caliente que la temperatura del aire poco después del medio día (Gavande, 1991). Por el contrario, para el caso de las localidades ovíparas los suelos presentaron un color claro lo que no permite alcanzar temperaturas tan altas como en suelos oscuros, ya que como se sabe los colores claros reflejan la luz y los oscuros la absorben. Las características térmicas ambientales permiten a *S. aeneus* usar regularmente la radiación solar directa; por tanto la transmisión térmica del suelo con las lagartijas por conducción y convección es mayor en Nopalillo y Cuicatlán que en Milpa Alta y Calimaya. Además, la alta correlación de la temperatura corporal de los reptiles por medio del comportamiento termorregulatorio con la temperatura del suelo o superficie de contacto de los reptiles ha sido interpretado como evidencia de la importancia de la conducción (Bakken, 1989).

La convección es una transmisión más efectiva en las localidades vivíparas que en las ovíparas, debido a que los suelos en donde vive *S. bicanthalis* tienden a inundarse más que los suelos donde el tipo reproductivo es el ovíparo y por consiguiente absorben la humedad más fácil lo que implica más rápida evaporación. Gavande (1991), menciona que cuando el agua se encuentra presente en el suelo, en el flujo del calor a través del suelo participan en forma paralela la conducción, la convección y la radiación entre el flujo de materiales sólidos y porosos del suelo. Grant (1990) encontró que la pérdida de agua corporal en *S. merriami*, incrementa la temperatura corporal y que este aumento se relaciona con la baja humedad ambiental relativa en las tardes. Además una explicación de la correlación de la temperatura del suelo con la temperatura corporal es que los animales y el suelo absorben la misma cantidad de radiación teniendo ambos una comparable coeficiente de convección (Bakken, 1989).

En Milpa Alta y Calimaya los suelos presentan gran cantidad de arenas lo que le confiere la característica al suelo de filtrar rápidamente el agua y no inundarse, es decir tienen una alta permeabilidad y porosidad. Además, el arreglo estructural de las arenas permite el flujo de aire entre las partículas porosas (Aguilera, 1989). Según Duchaufour y Souchier (1984) los andosoles son suelos con un edafoclima húmedo, pero relativamente drenado; por el contrario en Nopalillo y Cuicatlán al presentar suelos relativamente ricos en arcillas y limos (Tabla 11) en las primeras capas, además los limos que son fracciones de 2 a 50 micras desempeñan un papel importante en la retención del agua (Arteta, 1991). Por tanto, el agua en estos tipos de suelos no drena tan

fácilmente y además el arreglo de las partículas no permiten una filtración de aire adecuada entre cada partícula (Palmer y Troech, 1989), lo que no favorece para nada la incubación y sobrevivencia de huevos en estos suelos.

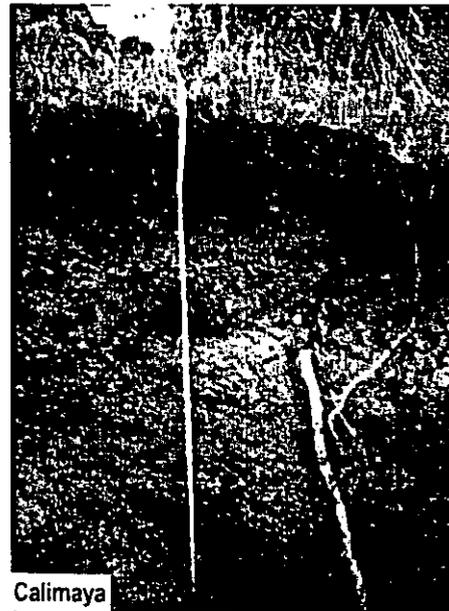
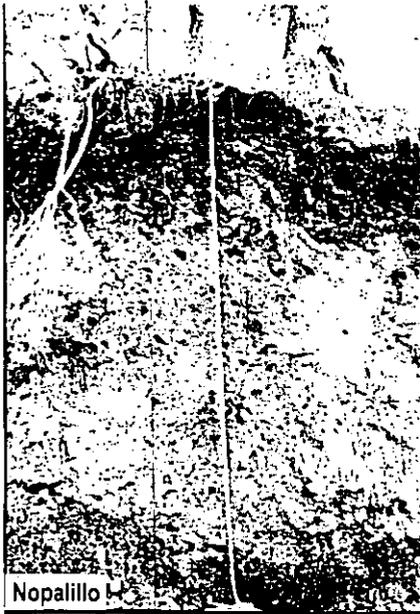
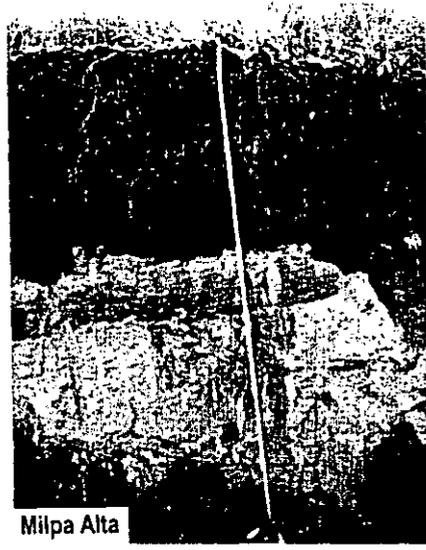
Ahora imaginemos que en las zonas donde habita *S. bicanthalis* viviera *S. aeneus*; en primer lugar por ser suelos duros debido al arreglo estructural y a la textura, las lagartijas no podrían cavar sus nidos; en segundo lugar, los huevos se inundarían y/o morirían, ya que la época reproductiva se lleva a cabo en la temporada de lluvias (Rose, 1981). El potencial hídrico de los nidos en suelo parece ser una causa de defectos congénitos similar a los observados a incubación a altas temperaturas, como los observados por Muth (1980), en donde a las nidadas incubadas con potenciales hídricos de entre 50 y 1000 KPa fueron normales, pero el 20 % de las nidadas incubadas a 1500 Kpa y el 50 % de los incubados a 2000 Kpa, tuvieron deformidades. Finalmente, por ser suelos oscuros y con gran cantidad de materia orgánica, los huevos se calentarían tanto que morirían.

Los Luvisoles y Cambisoles cuando se deshidratan forman agregados grandes de suelo debido a las partículas de limos y arcillas. En cambio, los Andosoles al secarse no forman agregados y se deshacen en partículas finas; del tamaño de los limos (ver manual de Edafología) (llamados "pseudolimos), con una consistencia particular «tixotrópica», es decir, pegajosa y untuosa al tacto, en estado húmedo, y pulverulento en seco (Duchaufour y Souchier, 1984). Entonces, en los suelos donde habita *S. bicanthalis* los huevos quedarían inmersos en los agregados (si esta especie pusiera huevos) los cuales son muy duros, debido a que con esas características encontradas, el suelo húmedo en un clima suficientemente frío el agua al congelarse ayudaría a la agregación de los suelos, los cuales son muy difíciles de separar (Arteta, 1991). Además, también las arcillas deshidratarían los huevos cuando la temporada de lluvias acabara y el suelo comenzara a secarse, debido a las altas concentraciones de cargas superficiales constantes o cargas minerales permanentes, que tienen estos tipos de suelos (Arteta, 1991), lo que les llevaría a la muerte y en el caso de no pasar esto, sería muy difícil que las crías lograran abrirse paso entre los agregados de textura muy dura; en cambio la característica tixotrópica en los suelos de las localidades de *S. aeneus* permite mantener a los huevos con una humedad más o menos constante y sin que esté saturada. Además, a un suelo arenoso como los encontrados en Calimaya y Milpa Alta con materia

orgánica le da características de retención catiónica y humedad, lo que contribuye a retener cierta cantidad de agua, ya que también el porcentaje de materia orgánica es poco, pero importante para darle esa característica al suelo (Arteta, 1991). Y finalmente en el caso que se secase el suelo, los huevos quedarían libres, gracias a que estos suelos al secarse se vuelven de textura fina y suelta. Cabe recordar que la época de ovoposición en *S. aeneus* coincide con la temporada de lluvias; por tanto las lagartijas deben escoger el tiempo y el sitio de la ovoposición para brindar a su progenie las mejores condiciones, ya que los cambios en el potencial hídrico y la temperatura del suelo varían grandemente con la estación (Muth, 1980). Además, también los huevos de los reptiles se encuentran adaptados a su medio ambiente, ya que los huevos deben soportar cambios drásticos de temperatura como sucede en los nidos de *S. aeneus* (comunicación personal con Rodolfo García Collazo) u otro tipo de factores ambientales, por tanto los huevos presentan tanto adaptaciones fisiológicas como morfológicas, ya que además los huevos deben permanecer en el mismo lugar durante todo el periodo de incubación (Andrews y Sexton, 1981), entonces la combinación de las altas temperaturas en verano, la temporada de lluvias y la capacidad hídrica del suelo permiten la combinación de factores indispensables para la incubación de los huevos de *Sceloporus aeneus*.

Por otro lado, en Milpa Alta se encontró un suelo enterrado (Tabla 12: horizonte 2C2). El suelo se considera enterrado si está cubierto con un manto superficial de materiales edáficos nuevos, que tienen, ya sea, 50 cm ó más de espesor, o de 30 a 50 cm de espesor y tiene al menos un espesor igual a la mitad de los horizontes de diagnóstico nombrados, que se preservan en el suelo enterrado (Soil Survey Staff, 1995). El haber encontrado este tipo de suelos es muy importante, ya que indica que la zona de estudio es relativamente nueva y/o que la deforestación en las partes altas de la zona ha provocado la constante acumulación de suelo nuevo en las partes bajas debido a la erosión y al arrastre de material edáfico por las lluvias (ver Figura D). Este material, por ser sedimentario facilita la excavación para las lagartijas, contribuyendo así a la formación de nidos adecuadamente térmicos para la incubación. En la localidad de Calimaya el arrastre de suelo de las partes altas hacia la localidad también es abundante, lo que contribuye a la formación de un suelo adecuado al igual que en Milpa Alta, incluso hay muchos sitios dentro de las dos localidades (observación personal) en donde los suelos arrastrados por la erosión han cubierto parte de la vegetación, contribuyendo a la acumulación de suelos de partículas finas característica idónea para la incubación adecuada de los huevos de *S. aeneus*.

En el laboratorio se observó que cuando se mojó mucho el suelo o substrato dentro de las cajas de cautiverio donde se encontraba *S. aeneus*, se llegó a compactar y se tornó duro. En esas circunstancias, las hembras de esta especie no enterraban los huevos, sino que los dejaban sobre el suelo y los encontramos deshidratados (observación personal); a lo mejor debido a que ya no podían retener más tiempo los huevos y aunque el substrato no tenía las características idóneas para la incubación tuvieron que ovopositar, además si estas no ovopositaran el volumen del huevo se incrementaría dentro del oviducto y sería más difícil por el tamaño de los huevos, que las hembras tuvieran la capacidad de ovopositar (Mathies y Andrews, 1996). Ahora imaginemos que sucediera esto en el campo, los huevos morirían y las poblaciones tendrían a desaparecer, obviamente existe alta drenación en los suelos de Calimaya y Milpa Alta. Mathies y Andrews (1996), mencionan que *S. undulatus* ovoposita cuando el substrato tiene las características idóneas de incubación; por tal razón también en el campo las lagartijas comienzan con la época reproductiva al comienzo de la temporada de lluvias.



Figuras F. Fotografías de los perfiles edafológicos en cada una de las localidades.
(1: Cuicatlán, 2: Nopalillo, 3: Milpa Alta y 4: Calimaya.)

Vegetación.

En la localidad de Cuicatlán se determinaron dos especies de pinos: *Pinus hartwegii* y *Pinus patula*. La primera especie crece en muy altas elevaciones formando bosques puros entre los 3000 a 4000 msnm, en zonas donde la temperatura está por debajo del punto de congelamiento varias veces al año debido a la elevación, las bajas temperaturas y las nevadas son frecuentes durante prácticamente todos los meses. Dichas temperaturas regularmente son acompañadas por fuertes vientos; esta especie suele crecer en las partes altas o picos de montaña con nieve. La segunda especie crece a altitudes entre los 1500 a 3100 msnm y suele crecer mejor en lugares donde la precipitación anual es del orden de los 1000 a 1500 mm, es decir donde las condiciones de humedad suelen ser constantes, su principal distribución es a lo largo de la Sierra Madre Oriental (Perry, 1991). Por todo lo anterior son innegables las características ambientales estresantes a las que se enfrenta *S. bicanthalis* en Cuicatlán. El frío y la humedad presente en el ambiente debe haber promovido que esta lagartija esté peculiarmente adaptada a condiciones de baja temperatura y alta humedad (figura H1). El viento también promueve condiciones de baja calidad térmica para la mayoría de reptiles. Estos bosques al desarrollarse a menudo en las laderas con fuertes pendientes de las montañas han provocado que el ambiente subalpino sea prácticamente con un sotobosque abierto (Rzedowski y Rzedowski, 1991) y por tanto se pueden encontrar zonas con alta insolación aún con temperaturas ambientales bajas, lo que beneficia para el calentamiento termorregulatorio de esta especie de lagartija.

En las localidades de Nopalillo, Calimaya y Milpa Alta el *Pinus montezumae* es una especie común para las tres localidades, esta especie de pino crece bajo una gran variedad de condiciones ambientales y esta especie es la que mayormente constituye los bosques de pinos del centro de México (Critchfield y Little, 1966). Estos bosques se desarrollan desde los climas con temperatura caliente hasta climas con temperaturas frías y desde altitudes que van desde los 2000 msnm hasta los 3200 msnm, crecen igualmente en una gran variedad de condiciones de lluvias que pueden ir desde los 800 a 1000 mm anuales e incluso con intervalos de precipitación mayores. Esta especie de pino crece mejor en suelos drenados de las altas mesetas y bajas pendientes de las montañas (Perry, 1991). Nopalillo, se encuentra en una meseta alta, en cambio Calimaya y Milpa Alta se encuentran en las laderas bajas de las montañas. También en la localidad de Nopalillo fue

determinado *Pinus rudis*, esta especie es frecuente de altas elevaciones, generalmente crece entre los 2200 y 3300 msnm; muy raramente esta especie es encontrada a bajas elevaciones y por encima de los 3300 msnm. Este pino crece mejor en climas fríos con una precipitación anual de 1000 mm o más, también en las pendientes de las montañas este pino crece bien, en donde las temperaturas de congelación son frecuentes durante los meses de invierno. Esta segunda especie de pino en la localidad de Nopalillo, Hidalgo confirma lo dicho anteriormente en las secciones de sobre la T_a y suelos. En ambas localidades, las condiciones ambientales suelen ser frecuentemente más frías que en las localidades ovíparas, aunque en estas localidades las temperaturas también lleguen a ser bastante bajas, no son constantemente bajas como en Cuicatlán y Nopalillo, lo cual queda confirmado por las principales comunidades vegetales determinadas para las localidades donde se desarrolla *Sceloporus bicanthalis*.

Por otro lado, en Calimaya fue determinado *Pinus radiata*, esta especie al parecer es un árbol reforestado; ya que su hábitat natural corresponde a dos islas: isla cedros e isla Guadalupe, ambas perteneciente al estado de Baja California Norte, de hecho en varias zonas del distrito federal, incluyendo las zonas arboladas de la Ciudad Universitaria en la UNAM es probable encontrar esta especie reforestada. Por su parte, la otra especie de pino determinada para Milpa Alta, D.F. (*Pinus leiophylla*), corresponde a una especie que le gusta crecer mejor en climas templados a calientes y con suelos drenados con una precipitación anual de 600 a 1000 mm; este pino crece en altitudes entre los 2200 a 2800 msnm; esta especie de pino también puede soportar temperaturas de congelamiento durante los meses de invierno (Perry, 1991). Por otro lado, estos pinos por encontrarse en las partes bajas de las sierras son zonas en donde la perturbación (figura H4) por parte del hombre es frecuente (Rzedowski y Rzedowski, 1991).

Temperatura microambiental (T_m).

La temperatura en los microhábitats se midió a partir de modelos de cobre ($T_e = T_m$), debido a que las temperaturas operativas (T_e) representados en este trabajo por modelos de cobre (Figura H), son exploradores del medio ambiente térmico a la misma escala espacial que los animales verdaderos experimentan (Grant, 1990; Bakken, 1992). Además las T_e representan la suma de varios factores en el ambiente como son la temperatura ambiente (T_a), la radiación, la convección y la conducción, que dan como resultado el intercambio calórico entre el animal y su medio ambiente (Hertz, 1992). También, las características del ambiente térmico que un animal experimenta dentro de su intervalo de casa han sido incorporadas dentro de las medidas para cuantificar la calidad del hábitat explotado (Tracy y Christian, 1986).

Cuando se hace una comparación de la temperatura entre diferentes zonas, se toma como medida de comparación el promedio o los datos mensuales de la temperatura ambiente (T_a), la cual es medida por el investigador a nivel del pecho. Dicha medida es usada normalmente para diferentes estudios tanto de flora como de fauna, pero en muchos de los casos se hace caso omiso al tamaño y a la ecología de la planta o animal para establecer puntos de referencia para realizar las mediciones térmicas; por tal motivo la medición que podría demostrar con mayor precisión el ambiente térmico y sobre todo el efecto en reptiles y en el caso particular en lagartijas; es la que reúne las características ya mencionadas (Wikramanayake y Dryden, 1993). Además, la temperatura del aire es independiente de la temperatura de especies ectotérmicas (Heath, 1964) como el caso de reptiles. La temperatura de los modelos de cobre y las mediciones de temperatura realizadas a un centímetro por encima del suelo, utilizadas en este trabajo nos brindan un panorama más amplio del complejo ambiente térmico "verdadero" (Bakken, 1992). Los modelos nulos como los utilizados en este trabajo, muestran patrones en los diferentes espacios temporales en el ambiente, debido a que éstos pueden ser influenciados directamente por los cambios ambientales y nos brindan un panorama amplio de los factores que actúan sobre algún mecanismo en especial (Harvey, 1983), como es la temperatura. Ahora bien, los modelos de animales hechos de cobre responden más rápidamente a las variaciones o cambios térmicos en el ambiente en comparación con otros modelos hechos de otros materiales (Bakken, 1992).

Los diferentes microhábitats existentes en cada población mostraron la variabilidad y la complejidad del ambiente térmico, ya que la temperatura es el disparador más importante del comienzo y del final de la actividad diaria (Beuchat, 1986; Bakken, 1992), tanto de *Sceloporus aeneus* como de *S. bicanthalis*. El ambiente térmico de la especie vivípara tiende a presentar una mayor variación de microhábitats térmicos que la especie ovípara (Figura 61).

En Cuicatlán se pudieron observar una gran cantidad de microambientes, la zona tiene desde agujeros en rocas, troncos y en el substrato, hasta cuerpos permanentes de agua; la vegetación presente en ésta zona es de hojas muy duras (Figura H1), y la mayoría son plantas perennes con hojas gruesas, como son los encinos arbustivos, la perilla y plantas resetifolias de hojas gruesas que protegen a las lagartijas del viento cuando estas perchan en éstos sitios. En Nopalillo la mayoría de la vegetación estaba constituida por zacatones, aunque si gran cantidad de plantas perennes como la perilla y varios encinos, siendo éstos, los microambientes más utilizados cuando el viento soplabá. Para Calimaya y Milpa Alta la diversidad de microambientes por medio de la vegetación fue más reducido, en donde los pastos amacollados y algunas plantas anuales cumplían la función de escondite para temorregular, y en donde fueron colocados los modelos de cobre. Al presentarse mayor cantidad de vegetación, mayor humedad, un suelo más oscuro y mayor cantidad de materia orgánica en el suelo, la temperatura que recibieron los modelos de cobre fue más diversa en las localidades con el tipo reproductivo vivíparo. Gavande (1991) menciona que la temperatura del suelo y de la vegetación influyen en el microclima de un área, ya que la temperatura de las hojas transpirantes es más alta que la del aire durante los periodos de pérdida activa de agua. Sin embargo, las hojas que transpiran son más frías de lo que podrían ser sino hubiera conversión de agua en vapor, ya que este cambio requiere calor. Además la condensación del agua en las hojas frías produce calor que las calienta. En Cuicatlán y en algunas zonas de Nopalillo se observó gran cantidad de musgo, en comparación con Milpa Alta y Calimaya, donde no se encontró este tipo de vegetación, salvo en algunas grietas en las rocas bajo la sombra de algún pino. Los musgos fueron importantes como microambientes para las lagartijas, en donde la temperatura en estos sitios aumentaba después de medio día, cuando el sol calentaba la vegetación y estas comenzaba a desprender calor ocasionada por la condensación de la noche anterior.

Por todas las características ya mencionadas se podría presumir que en Cuicatlán, Oaxaca y en Nopalillo, Hidalgo la transferencia de calor a nivel del suelo y entre la planta y su ambiente fue mayor que en Milpa Alta, D.F. y Calimaya, Edo. de México. Por un lado, como se explico en la parte de suelos la capacidad térmica de los suelos en las localidades con el tipo viviparo fue mayor; y por otro lado, la diversidad y abundancia de vegetación en los microambientes permite mayor transferencia de calor de la planta al ambiente formando microclimas. La transferencia de calor entre la planta y la planta ocurre de tres maneras: a) a través de conducción y convección en forma de calor sensible; b) a través de la evaporación de agua en forma de calor latente (a la que hay que agregar los procesos de condensación, deshielamiento y sublimación) y c) por medio de radiación (Gavande, 1991).

Cuicatlán presentó los promedios de temperatura mensuales de los modelos de cobre más bajos, pero también las temperaturas más altas y las más bajas en varias de las mediciones hechas con los modelos de cobre. Por ejemplo, se obtuvo en el mes de abril la temperatura más altas con 70°C y en marzo la temperatura más baja con -8.4°C. Esto probablemente demuestre que *S. bicanthalis* en esta zona puede escoger libremente las temperaturas que prefiera para llevar a cabo una termorregulación eficaz, debido a que se registró un amplio intervalo de temperaturas en los diferentes microhábitats en comparación con las otras localidades. En Nopalillo la temperatura más altas se registró en el mes de febrero con 69.4°C y la más baja en diciembre con -0.2°C. Por el contrario en las localidades oviparas las temperaturas de los modelos de cobre no llegaron a los intervalos anteriores, en donde los intervalos de las T_m fueron más pequeños. En Milpa Alta la más alta temperatura se alcanzó en el mes de julio con 62°C y en Calimaya en abril con 66.2°C y las más frías se alcanzaron en enero con 7.9° y 2.5°C respectivamente (Tablas 13 a 16). Por otro lado, observaciones de campo en la localidad de Cuicatlán, Oaxaca nos mostraron que esta especie tolera temperaturas de congelamiento aún estando fuera de sus escondites. Por ejemplo, las lagartijas se mantuvieron en mascotas de plástico en el campo durante los días de muestreo y en una ocasión por descuido estos encierros se mantuvieron a la intemperie a temperaturas bajo cero grados centígrados, y al revisartas al otro día pareciera que no les hubiera afectado las bajas temperaturas. En otra ocasión, en una localidad de Puebla al capturar una lagartija hembra de la especie *S. bicanthalis* debajo de un agave, la cual pensamos que estaba lastimada (Ivan Rubio, Cristina Ordoñez y Francisco Trujillo) decidimos meterla dentro de una bolsa de plástico e introducir

el paquete dentro de una hielera completamente llena de hielo para sacrificarla, durante casi 24 horas; después de ese tiempo al revisar el recipiente nos percatamos que la lagartija se encontraba viva. Estas observaciones podrían ser apoyadas por el trabajo de campo de Lemos-Espinal y Ballinger (1992), quienes congelaron a individuos de *S. mucronatus* y de *S. grammicus* en cubos de hielo y después de una hora de calentamiento a 25 °C observaron que la primera especie estaba muerta mientras que la segunda seguía viva.



Figura G1. Fotografía de Cuicatlán, Oaxaca.



Figura G 2. Fotografía de Nopalillo, Hidalgo.



Figura G 3. Fotografía de Calimaya, Edo de México.



Figura G 4. Fotografía de Milpa Alta, D.F.

Termorregulación.

Temperaturas Preferidas (T_{set}).

La regulación de la temperatura por reptiles es un proceso dinámico en el que el comportamiento y los mecanismos fisiológicos contribuyen a la selección de la temperatura corporal dentro de un intervalo de valores preferidos (Daut y Andrews, 1993). Las temperaturas corporales seleccionadas nos brindan un panorama amplio de cuáles son las preferencias térmicas corporales más explotadas en donde exista un gradiente térmico al cual la lagartija pueda acceder evitando los costos ecológicos que pueden motivar la elección de algún sitio para termorregular, como son los depredadores, el viento, la humedad, los territorios, etc. (Mathies y Andrews, 1997).

Como se indicó anteriormente, Cuicatlán parece ser el sitio con una mayor variación térmica en los diferentes microambientes, seguida de Nopalillo, Calimaya y Milpa Alta. Por lo tanto supondríamos que las especies vivíparas se encuentran adaptadas a ambientes en donde las lagartijas teóricamente pueden seleccionar de una gama grande de sitios para termorregular, seleccionados básicamente por sus características térmicas; en cambio para *Sceloporus aeneus* la gama de ambientes térmicos es menor, lo que implicaría un menor intervalo de temperaturas donde escoger, pero estando este intervalo dentro de las temperaturas escogidas por las lagartijas.

Las T_{set} para las lagartijas de las cuatro localidades y agrupadas por sexo y estados reproductivos (machos = *M*, hembras no preñadas = *HNP* y hembras preñadas *HP*), no mostraron diferencias significativas entre los datos tomados a diferentes horas del día, al igual que para *Sceloporus jarrovi* (Mathies y Andrews, 1997). Aunque en *HP* de la localidad de Cuicatlán sí se observaron diferencias significativas, probablemente pudo ser debido a que se encuentran acostumbradas a encontrar parches con temperaturas altas muy pocas veces al día y más si estos parches térmicos tienen gradientes en donde se puedan escoger sitios sin "preocuparse" por otros factores: Esto sucede principalmente en ambientes en donde las condiciones son muy variables día a día y de hora en hora en el mismo día; ya que estas lagartijas termorregulan dentro de una máxima y una mínima T_b y no en una sólo temperatura corporal (Beuchat, 1986). Por tanto la variación que dio la prueba de ANOVA fue entre varianzas y en donde la diferencia de medias no

excedió a los $.7^{\circ}\text{C}$, además como todas las mediciones estuvieron en el mismo intervalo, entonces se podría interpretar que la diferencia significativa estuvo dada por la casualidad. Aunado a lo anterior, la prueba de Tukey mostró diferencia entre la cuarta medición del día con la tercera y la primera, pero sin diferencias entre la segunda medición; la segunda medición no mostró diferencias entre la tercera y la primera y tampoco la prueba de Tukey mostró diferencia entre la primera y tercera medición, lo que confirma como casualidad las diferencias entre las cuatro mediciones de T_{set} realizadas al día. Daut y Andrews (1993) encontró que la temperatura corporal medida en el laboratorio para la lagartija *Chalcides ocellatus* cinco veces durante la estación de actividad, fue diferente durante todos los periodos de observación, además las hembras presentaron sus temperaturas corporales de laboratorio (T_{set}) más altas que las de machos.

La poca variabilidad del ambiente también que se observó en Cuicatlán, también ocurrió en Nopalillo, aunque un poco menos que en esta primera localidad, entonces *S. bicanthalis* en el laboratorio al hallar temperaturas altas en la caja para medir las T_{set} , aprovecharon este espacio de tiempo (15 min.) para poder alcanzar las temperaturas corporales necesarias dado su estado reproductivo y sexo (revisar efectividad de la termorregulación). En las localidades de Milpa Alta y Calimaya los microambientes fueron menos variables, y en la mayor parte del día o de un día para otro fueron muy semejantes las condiciones térmicas ambientales y por tanto se pudieron encontrar las condiciones térmica necesarias para una óptima termorregulación.

En los machos de las cuatro localidades se observó que la temperatura corporal promedio seleccionada fue mayor que para los otros dos estados reproductivos de hembras en sus respectivas poblaciones ($M > HP > HNP$), seguidas de las hembras preñadas y de las hembras no preñadas (Tabla 21). Estos resultados son opuestos a los encontrados por Andrews *et al* (1999), ya que ella encontró que no hubo diferencias significativas entre la temperatura corporal preferida en función del sexo o status reproductivo para *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus*. Creo que esta diferencia es dada por el número de datos utilizados. Por otro lado, cabe mencionar que en el campo los machos sólo eran vistos cuando la temperatura ambiente estaba alta y había gran luminosidad solar, lo que puede explicar él por qué de un promedio mayor para este sexo. Además en el laboratorio los machos dejaban de comer sino los colocábamos a una temperatura superior ó igual a 36°C en el encierro, y en algunos casos llegaban a morir en un porcentaje mayor que para los otros

estados. También hay que mencionar que los machos de la especie vivípara exhiben una actividad testicular continua durante todas las estaciones del año y la ovípara a finales del invierno y principios de primavera (Hernández-Gallegos, 1995), lo que provoca que estén constantemente activos durante casi todo el año y por tanto necesiten temperaturas corporales altas.

La cercanía de las T_{set} de *HP* con la de *M* en Cuicatlán, Oaxaca se debió probablemente a la necesidad de las hembras preñadas de mantener constante y alta su temperatura corporal para que los embriones se desarrollen lo más rápido posible y así "sacarlos" de su cuerpo. Además es indispensable para estas hembras termorregular eficientemente y realizar muchos de sus procesos fisiológicos durante la mayor parte de tiempo posible, ya que de ello depende el buen desarrollo de los embriones dentro del útero materno. DeMarco y Guillette (1992) mencionan que los costos energéticos de la preñez no son tan altos como se suponía, sino que sólo ocupan una pequeña fracción de la energía proporcionada a la reproducción; por tanto aunque no sea tan costosa la preñez, el obtener temperaturas corporales óptimas durante ese estado, es indispensable y particularmente necesario. Por otro lado se observa que la desviación estándar para las *HP* es menor que para los otros dos estados, siendo el más alto el de las *HNP*, en las cuales se observa que las temperaturas fluctúan entre un intervalo superior (Tabla 21 y Figura 70). Esto podría indicar la optimización de la temperatura y su relación con la precisión de la termorregulación para la mejor adecuación de la progenie y reducir los costos de reproducción gracias a la selección adecuada de la temperatura (Mathies y Andrews, 1997).

En Nopalillo, Hidalgo *S. bicanthalis* como en la anterior localidad, las hembras preñadas necesitan mantenerse en un intervalo de temperaturas corporales para llevar a cabo el mejor funcionamiento que su estado requiere y que las *HNP* no requieren de esa cualidad durante la época que no están reproduciendo, lo cual sugiere ampliar el intervalo de temperaturas dado el hábitat en el que se desarrollan (Figura 71). Además una baja varianza de la temperatura corporal tradicionalmente ha sido interpretada como evidencia de una cuidadosa regulación de la temperatura en pequeños ectotermos que ocupan medios ambientes terrestres ásperos donde las temperaturas cambian rápidamente (Beuchat, 1986; Hertz *et al*, 1993; Daut and Andrews, 1993).

En Calimaya, Edo de México el comportamiento de las T_{set} de hembras tanto preñadas como no preñadas y el de los machos con respecto a éstas fue semejante a Nopalillo, y al igual que en Nopalillo y Cuicatlán el intervalo de temperaturas corporales seleccionadas en *HNP* fue superior al de *HP* y machos (Tabla 21). La similitud del comportamiento de las T_{set} entre *S. aeneus* en Calimaya y *S. bicanthalis* en Cuicatlán pudo deberse a la similitud presente en el medio ambiente, tal como en la T_a , T_m y vientos principalmente. Aunque cabe aclarar, que la T_m en Hidalgo presenta mayor variación térmica que en Calimaya.

En Milpa Alta, el comportamiento de las T_{set} fue similar con las temperaturas corporales preferidas de las lagartijas de Cuicatlán, pero con la diferencia que para las lagartijas de Milpa Alta los intervalos de las T_{set} fueron mayores que para las lagartijas de Cuicatlán. Aunque, las desviaciones estándar superiores en Cuicatlán podrían mostrar la mayor variación dentro del intervalo de temperaturas corporales preferidas entre los sexos y estados reproductivos. El mayor intervalo encontrado para las T_{set} de las lagartijas de Milpa Alta, podría deberse a que probablemente durante el día las lagartijas de esta localidad pueden encontrar un mayor intervalo de gradientes térmicos con temperaturas altas durante todo el día, obteniendo así intervalos de T_{set} con temperaturas más altas que en Cuicatlán. En última localidad, el intervalo de temperaturas preferidas se ve reducida por la menor variación de gradientes térmicos con temperaturas altas, aunque haya una mayor variación de gradientes en general en comparación con las otras localidades. Además en la localidad de Milpa Alta, tal y como se ha indicado desde el principio, al parecer es una zona homogénea en comparación con las otras zonas de estudio, con poca variabilidad térmica y en donde esta poca variabilidad se encuentra con temperatura más altas en general que en las otras localidades. Tiene también poca influencia de vientos debido a la fisonomía del lugar y suelos muy claros provenientes de formaciones sedimentarias, etc., lo que demuestra la poca variación a la que se encuentran ambientadas la población de *S. aeneus*.

El que las *HP* vivíparas se muevan dentro de intervalos de T_{set} más pequeños y con temperaturas más altas en comparación con las ovíparas, se debió a que probablemente en el campo aprovechan cualquier oportunidad para obtener temperaturas corporales altas y en el momento que se les brinda un gradiente en el laboratorio con cualidades térmicas muy favorables, aprovecharon ese tiempo para alcanzar temperaturas altas, aún cuando en el campo es difícil que

simplemente encuentren gradientes altos de temperaturas durante mucho tiempo. Las hembras no preñadas presentaron los intervalos más grandes en sus respectivas poblaciones, probablemente por que para estas hembras no es tan importante obtener temperaturas altas, sino simplemente deben ser adecuadas para activarse fisiológicamente, y al contrario de hembras preñadas que necesitan intensificar su actividad fisiológica por medio de la temperatura.

Los machos al presentar T_{set} promedio más altas que para hembras en sus dos estados reproductivos, probablemente se deba a que necesiten de temperaturas altas para obtener mejores resultados, ya sea defendiendo un territorio ó en el cortejo y en el apareamiento durante la época reproductiva; lo que resulta de preferir temperatura más altas que el otro sexo durante más tiempo. Además, en machos vivíparos los intervalos se encontraron dentro de temperaturas más bajas que para machos ovíparo, lo que comprueba lo difícil que podría ser elegir en campo sitios térmicamente altos y defenderlos para obtener además temperaturas corporales altas. Creo que la necesidad de temperaturas altas para los machos es muy importante para el desempeño en el comportamiento territorialista, ya que un macho poco activo come menos y por ende crece menos rápido, además no se movería tan rápido para defender un territorio en cualquier época de año. El que la prueba de t no haya mostrado diferencias significativas en la T_{set} entre *S. bicanthalis* y *S. aeneus*, a diferencia de Andrews *et al.* (1999) donde encontraron que la T_{set} de *S. aeneus* (35.5°C) fue más alta que la T_{set} de *S. bicanthalis* (34.9°), pudo deberse al tamaño de la muestra registrada en ambos trabajos.

Temperaturas corporales (T_b).

Las temperaturas corporales reflejan en buena medida el intervalo de temperaturas reales en las que las lagartijas se desarrollan en su ambiente natural y muestra las restricciones del ambiente (Andrews *et al.*, 1999). Por ejemplo, si se encontraran pocas lagartijas con temperaturas altas y gran cantidad de ellas con bajas temperaturas, podríamos suponer que solamente parte de la población puede acceder a obtener temperaturas altas y el ambiente es muy heterogéneo; si por el contrario, el grueso de las T_b estuviese con temperaturas altas, asumiríamos la alta calidad térmica en el ambiente. Aunque también es necesario de observaciones del comportamiento en el campo y registrar las horas de actividad. Las restricciones del ambiente muestran también la diferencia entre los diferentes estados fisiológicos de una población, ya que las temperaturas corporales suelen

variar dependiendo de la hora del día, época del año, estado de digestión y estado reproductivo (Daut y Andrews, 1993). Las T_b en cada población, tanto de *Sceloporus bicanthalis* como de *S. aeneus* no mostraron diferencias significativas dependiendo del sexo o estado reproductivo (Tabla 23) al igual que en Andrews *et al.* (1999), lo cual marca las mismas condiciones a las que realmente se encuentran machos, hembras preñadas como no preñadas. Aunque para otras especies como en *Sceloporus jarrovi* las T_b de HP fue significativamente inferior a machos y hembras no grávidas, debido a que éstas se encuentran entre dos conflictos térmicos, en primer lugar su propia temperatura corporal y una temperatura óptima baja para el desarrollo de los embriones (Beuchat, 1986; Daut and Andrews, 1993). En *Chalcides ocellatus* la temperatura corporal de hembras preñadas estuvo por encima de la de machos y hembras no grávidas (Daut y Andrews, 1993). En hembras preñadas de *Thamnophis sirtalis* y *T. elegans* la temperatura corporal de las hembras preñadas fueron superiores a la de las hembras no grávidas (Charland, 1995). En *S. virgatus* la temperatura corporal de hembras preñadas fue sólo un grado menor que de hembras no preñadas (Andrews y Rose, 1994).

Ahora bien, debido a las mismas condiciones ambientales como de microambientes en las que sobreviven los diferentes individuos de cada población de *S. bicanthalis* y *S. aeneus* parece que de algún modo se encuentran bajo las mismas restricciones térmicas y ecológicas (Figura 70-73). Por un lado, los machos necesitan temperaturas corporales óptimas para mantener su territorio y jerarquía, y las hembras preñadas necesitan temperaturas óptimas para llevar a cabo en el tiempo más corto la preñez. Pero por otro lado, es difícil mantener un territorio térmicamente favorable si existen pocos sitios con temperaturas altas para obtener temperaturas corporales óptimas, como en el caso de Cuicatlán y Nopalillo y/o hay gran variedad de depredadores en las zonas abiertas donde la temperatura es más alta como en Milpa Alta y Calimaya. La búsqueda del alimento, el cual es escaso en las cuatro localidades, quita tiempo para sólo dedicarse a buscar sitios de termorregulación tan difíciles de encontrar en zonas templadas. De todos modos, ambas especies y sobre todo *S. bicanthalis*, deben de estar sujetas a las condiciones ambientales que imperen aún si éstas no son térmicamente favorables para ambos sexos y estados reproductivos.

Aunque, se encontró que las T_b de las HP se mueven en intervalos de temperatura más grandes que para el caso de M y HNP en las localidades de lagartijas vivíparas y no así en Calimaya

y Milpa Alta como en Beuchat (1986), quien encontró que para *Sceloporus jarrovi* el intervalo de temperaturas corporales tolerado por hembras grávidas fue mayor que para machos y hembras no preñadas. Esto probablemente se deba a que las hembras grávidas necesiten activarse lo más rápido posible y utilicen por tanto las temperaturas disponibles, para así llevar a término el desarrollo de los embriones lo más rápido posible.

Creo, que una gran mayoría de reptiles de zonas frías deben presentar temperaturas corporales semejantes entre sexos y estados reproductivos, aunque ligeramente mayor en machos y menor en hembras preñadas debido a los intervalos de temperaturas que necesitan utilizar dependiendo su sexo y estado reproductivo. Además, los costos energéticos son muy altos y más si éstos sirven para mantener una cierta temperatura (Charland, 1995), aún cuando las condiciones ambientales frenen este beneficio térmico. Aunque los estudios de DeMarco y Guillette (1992), sugieran que el costo energético debido a la preñez como en hembras de *Sceloporus jarrovi* no sea tan alto como antes se suponía, y sólo constituye una pequeña fracción de la energía proporcionada para la reproducción, probablemente sí repercute en otras cualidades fisiológicas y ecológicas. Y aunque los resultados encontrados demuestren que las HP en *S. bicanthalis* y *S. aeneus* no difieran significativamente en la temperatura corporal promedio entre los diferentes sexos y estados reproductivos (M, HP y HNP), si se amplían los intervalos de temperaturas corporales debido a las necesidades térmicas de las HP, aunque sólo en las localidades vivíparas, debido a las características térmicas ambientales que imperan en las localidades donde habita cada especie.

La prueba estadística de Tukey mostró que las temperaturas corporales entre la población de Nopalillo (*S. bicanthalis*) y Calimaya (*S. aeneus*) no existieron diferencias significativas, lo que tiende a reforzar las semejanzas en cuanto a las características medio ambientales térmicas de ambas poblaciones (Figura 1, 2,3,5,6,12; Tablas 1,3,9). Además, otra vez se observó que la población de Cuicatlán, Oaxaca presentó las menores temperaturas corporales y en Milpa Alta se observan las mayores temperaturas, lo cual coincide con lo que se observa en el ambiente, pero indica también que probablemente *S. bicanthalis* es activa a bajas temperaturas, debido principalmente a las pocas oportunidades o restricciones del ambiente térmico (Andrews *et al.*, 1999). Por ejemplo, en Cuicatlán aunque alguna lagartija tratara de mantener una temperatura corporal alta durante un lapso más o menos largo en los sitios más calientes como son las zonas

abiertas, el ambiente influiría en dicha lagartija y ésta, trataría de contrarrestar dichas adversidades, como los cambios repentinos en las temperaturas ambientales, en los microambientes y los repentinos brotes de viento frío, entre otros, ocultándose o buscando micro ambientes menos calientes pero más protegidos. Cuando esos factores adversos son eliminados como en las mediciones de las temperaturas preferidas tomadas en el laboratorio, se pudo observar que si existen las condiciones térmicas pueden obtenerse temperaturas corporales altas (Tabla 21). Lo que podría demostrar que *S. bicanthalis* presenta una "fortaleza térmica de aprovechamiento", mayor a la de *S. aeneus*, debido a que aprovecha cualquier situación térmica favorable y además se encuentra adaptada a cambios drásticos de temperatura (observación de campo y laboratorio) en comparación con *S. aeneus*. Y no sólo al comparar su T_b tanto en campo como en laboratorio, sino al observar el intervalo de temperaturas en las que se mueven en cada situación (tabla 21 y 23). Además, Andrews *et al.* (1999), utilizando el método de la pendiente (T_b vs. T_a) encontraron que la temperatura corporal de *S. aeneus* era más dependiente de la temperatura ambiental que la de *S. bicanthalis*. Creo que *S. bicanthalis* en condiciones térmicas favorables se mueven en un intervalo pequeño de temperaturas, pero cuando las condiciones son malas el intervalo de temperaturas en el que se desarrollan se amplia y así aprovechan cualquier situación térmica.

En ambas situaciones, tanto *S. aeneus* como *S. bicanthalis* muestran con los resultados de sus temperaturas corporales de campo, las condiciones en las que realmente sobreviven como en Mathies y Andrews (1995), quienes encontraron que las T_{set} de los juveniles de *Sceloporus scalaris* de altas y bajas elevaciones fue más alta que la T_b de campo. Lo que confirma nuevamente que Cuicatlán tiene las más heterogéneas y más bajas condiciones térmicas y Milpa alta las más homogéneas y más altas temperaturas. Aunque al igual que en la T_a promedio anual, T_m , y T_{set} , parece ser que la T_b promedio de las lagartijas de Nopalillo y Calimaya fue semejante, ya que no se encontraron diferencias significativas entre estas dos localidades. Probablemente porque las variaciones ambientales y las temperaturas ambientales, y de microhábitat tienden a ser semejantes en general. Lo que confirma que no sólo es la temperatura la que esta influyendo en el tipo reproductivo sino deben de ser muchos más factores, además las condiciones ambientales son diferentes en cada localidad y las T_b demuestran esas condiciones que imperan en diferentes situaciones geográficas a diferentes altitudes y latitudes, como lo observado por Benabib y Congdon (1992), quienes encontraron que en la lagartija tropical *Sceloporus variabilis* la temperatura corporal

en una población a 1000 msnm fue de 28.9°C, en comparación con una temperatura promedio corporal de 32.4°C en una población a 75 msnm.

Entonces, la temperatura corporal de campo (T_b) muestra las condiciones naturales reales de temperatura en cada ambiente, pero no las capacidades térmicas de las lagartijas, porque no se puede obtener en campo una temperatura alta sino la hay; además las condiciones térmicas son diferentes en cada localidad. Es por eso que para conocer mejor las capacidades y preferencias térmicas de cada población y especie, deben ser sometidas a las mismas condiciones de temperatura, como fue lo que ocurrió con las temperaturas corporales seleccionadas en laboratorio (T_{set}). Mathies y Andrews (1995), encontraron que las T_{set} de los juveniles de *Sceloporus scalaris* de altas y bajas elevaciones fue más alta que la T_b de campo. Además, con las T_{set} se observó, que probablemente *S. bicanthalis* pueda compensar su temperatura de alguna forma, para poder enfrentarse a los retos térmico ambientales, ya que parece ser que sus preferencias térmicas son mayores que en *S. aeneus*, debido principalmente a la poca variación en sus temperaturas corporales de laboratorio; ya que una baja varianza de la temperatura corporal ha sido interpretada como evidencia de una cuidadosa regulación de la temperatura de ectotermos que ocupan medios ambientes terrestres "ásperos" donde las temperaturas varían rápidamente (Beuchat, 1986; Hertz *et al.*, 1993; Daut y Andrews, 1993).

Ahora bien, los amplios intervalos de T_b permiten catalogar a ambas especies podrían ser catalogadas como euritérmicas (Tabla 23), debido a su incremento en los tiempos y temperatura de actividad (Figura 74 - 77), como *Abronia graminea*, *A. taeniata*, *A. mixteca*, *Barisia imbricata imbricata* y *B. imbricata jonesi* (Villamar, 1998). Además generalmente a altas altitudes los tiempos de asoleo son menores que en bajas altitudes, debido a los factores ambientales, tales como el viento y las nubes (Beuchat, 1986). Dicha característica podría resultar adaptativa, ya que conjuntamente con sus hábitos predatorios, coloración mimética y diferentes conductas, pueden evitar a sus depredadores; dándoles mayores beneficios en ambientes con temperaturas frecuentemente bajas o variables donde los costos de termorregulación son altos (Villamar, 1998). Por ejemplo, son cazadores pasivos cuando hay poco sol y la temperatura no es muy alta, pero cuando la temperatura es muy alta son cazadores activos y se les encuentra corriendo de un lado para otro, y si en ese momento un depredador se acerca, generalmente no corren y se quedan quietos sin que uno los

logre distinguir tan fácilmente gracias a su patrón de coloración, esperando que él viento aparezca o se oculte el sol para ellas echar a correr. Cuando hay poco sol, regularmente se les encuentra entre las hojas de los zacatones son que se muevan, esperando a que salga el sol y si pasa un insecto cerca de ellas no tardan en atraparlo, cuando sopla el viento sólo se dejan caer hacia el centro del macollo, es difícil verlas correr cuando no hay sol, pero si cuando hay sol y sopla el viento (observaciones de campo).

Temperaturas operativas nulas (T_e).

Las T_e no sólo reflejan cómo se encuentra el microambiente térmico en donde se desenvuelven los individuos, sino también las temperaturas obtenidas a partir de modelos inertes como los utilizados en este estudio reflejan la probable temperatura corporal que tendría alguno de estos individuos si éstos no termorregularan (Bakken, 1989; Hertz *et al.*, 1993). Además, los datos obtenidos a partir de modelos de cobre cumplen cuatro principales funciones: (1) Realizan una exploración y mapeo del ambiente térmico dentro de escalas espaciales pequeñas (Grant, 1990); (2) Prueban modelos microclimáticos (Bakken, 1992); (3) Los modelos nulos (T_e) sirven para cuantificar el valor de los efectos termorregulatorios (Harvey *et al.*, 1983; Charland, 1995); (4) Los índices térmicos sirven para variados estudios ecológicos (Harvey *et al.*, 1983; Bakken, 1992).

Las mediciones de temperaturas operativas nulas (T_e) realizadas con los modelos de cobre (Figura H), se tomaron en los sitios homólogos y a la misma hora que la toma de datos de la temperatura corporal de campo, en cambio para las mediciones sobre el mapeo térmico (Temperaturas en los microambientes T_m) fueron utilizados todos los modelos de cobre y registrados cada hora a diferencia de esta sección. En las localidades con lagartijas vivíparas se observó un intervalo más amplio de temperaturas operativas (tabla 24) que en las localidades con lagartijas ovíparas, demostrando la variabilidad del ambiente y las condiciones de altas y bajas temperaturas a las que se encuentran directamente expuesta *S. bicanthalis* y la complejidad del ambiente, ya que las temperaturas operativas nulas nos brindan índices de la representación del complejo ambiente térmico (Bakken, 1992). Si nosotros realizáramos la suma de las tres T_e de cada estado reproductivo y lo dividiéramos entre tres para obtener el promedio de T_e por cada localidad, nos daríamos cuenta que la menor temperatura correspondería a Cuicatlán, seguida de Nopalillo, Calimaya y la más alta

sería Milpa Alta. Estadísticamente entre Nopalillo, Calimaya y Milpa Alta no se observaron diferencias significativas, pero sí entre Cuicatlán y todas las demás localidades. Esto pudo deberse a que en Cuicatlán el grosor de los datos en el intervalo se encuentran hacia las temperaturas más bajas, en comparación con las otras localidades donde se distribuyen los datos de las T_e más homogéneamente en todo el intervalo, aunque en Nopalillo el tamaño del intervalo y los valores máximos y mínimos fueran similares que en Cuicatlán, el comportamiento de los datos en Nopalillo fue semejante a Milpa Alta y Calimaya. El comportamiento de los datos confirma que no todas las lagartijas tienen acceso a microambientes con temperaturas altas, en donde la mayoría de la población utiliza los sitios más protegidos contra el viento, depredadores, lluvia, neblina, etc., en donde temperatura es más estable aún si no es muy alta.

Estas temperaturas operativas nulas (T_e) representan el balance térmico que existe entre el medio ambiente y las lagartijas si éstas no termorregularan, ya que dan un balance entre los cambios ambientales, la radiación solar, los movimientos de aire, la convección y la conducción para dar una temperatura equilibrada que depende también del tamaño del modelo, su forma y su color (Bakken, 1992). Este equilibrio está dado principalmente por el ambiente, si estas temperaturas fueran similares a las T_b indicaría que estos lacertilios no necesitan realizar ajustes de su comportamiento para mantener en un intervalo sus temperaturas corporales. En cambio si los valores de las T_e fueran más altos o menores a las T_b de campo, indicaría que estas lagartijas están llevando a cabo algún comportamiento o ajuste termorregulatorio y por tanto están utilizando algunos parches térmicos para poder alcanzar el intervalo de temperaturas que necesitan para mantener T_b óptimas. Bakken (1992) considera a las temperaturas operativas nulas como la verdadera temperatura que experimenta un objeto en las mismas circunstancias externas que un animal.



Figura G. Fotografía de un modelo de cobre para la toma de las temperaturas operativas nulas (izquierda) y un macho de *Sceloporus aeneus* (derecha). Los modelos de cobre tenían la forma, tamaño y color de las lagartijas vivas y se colocaron en los diferentes microhábitats donde probablemente pudiera perchar una lagartija.

Efectividad de la termorregulación.

La comparación directa de los intervalos de las temperaturas corporales (T_b), y de las temperaturas operativas nulas (T_e) contra el intervalo de temperaturas corporales preferidas (T_{set}) en el laboratorio, nos demuestran más eficazmente la calidad del ambiente térmico. Por ejemplo, hay que recordar que las T_{set} se realizan en el laboratorio y tratan de evitar los factores externos que puedan provocar una disminución o aumento en la temperatura corporal por causa de depredadores, cambios ambientales, etc. Las T_b son las temperaturas corporales reales a las que sobreviven las lagartijas y las T_e mide la temperatura corporal que podría tener una lagartija si esta no termorregulara y estuviera en el sitio de termorregulación escogido por éstas y representadas por objetos inanimados del mismo tamaño y color que las lagartijas vivas. Cuando las T_b se encuentran dentro del intervalo de las T_{set} indicarían una buena termorregulación y cuando las T_e son las que se encuentran dentro del intervalo de las temperaturas corporales preferidas significa que el hábitat es térmicamente adecuado (Hertz *et al*, 1993). Bajo esta definición, la primera parte de esta sección es determinar la similitud o diferencias de las T_e y T_b con respecto a las T_{set} .

Cuicatlán, Oaxaca parece ser la localidad con la más baja calidad térmica (Figura 74), ya que las temperaturas operativas nulas se encuentran muy por debajo de las temperaturas corporales seleccionadas y Milpa Alta parece ser la localidad que presenta los mejores microambientes desde el punto de vista térmico (Figura 77), lo que puede indicar que las lagartijas de esta localidad pueden llegar a obtener las mejores temperaturas corporales, ya que son muy semejantes las T_b de campo de las lagartijas de esta localidad con las obtenidas en el laboratorio (T_{set}) y las T_e con las T_{set} . Por tanto, el ambiente debe tener las características idóneas para termorregular eficientemente y probablemente en Milpa Alta se pueden alcanzar temperaturas adecuadas con un gasto energético menor en comparación con Cuicatlán, debido a que es fácil encontrar temperaturas altas sin necesidad de buscar mucho y por tanto exponerse a depredadores, vientos, etc. El intervalo de T_b en Calimaya y en Nopalillo se encuentran también dentro del intervalo de las T_{set} y además las T_e se encuentra dentro del intervalo de las T_{set} , lo que demuestra que dichas localidades presentan ambientes con cualidades térmicas favorables (Figura 75 y 76), aunque ligeramente es mejor térmicamente el hábitat en Calimaya que en Nopalillo. En todas las localidades a excepción de Cuicatlán las T_e se encuentran dentro del intervalo de las T_b (Beuchat, 1986), pero en Cuicatlán las

T_b se encuentran por encima de las T_e , lo que indica que sólo en la población de Cuicatlán las temperaturas corporales que alcanzan los individuos en el campo tienden a ser mayores y superar las temperaturas en los microhábitats elegidos para termorregular ($T_e = T_m$), similar a *Anolis cristatellus* y *A. gundlachi* (Hertz, 1992). En las localidades con lagartijas ovíparas las temperaturas seleccionadas (T_{set}) se acercan mucho a las temperaturas registradas con los modelos de cobre (T_e), lo que indica que en el campo pueden obtenerse las temperaturas corporales que ellas quieran.

En Calimaya y Milpa Alta (Figura 75, 76 y 77), las poblaciones son mejores termorreguladores que la población de Cuicatlán debido a la cercanía del intervalo de las T_b en campo con las T_{set} , pero también hay que mencionar que en estas localidades los hábitats son térmicamente favorables y se pueden alcanzar temperaturas corporales óptimas. Esta afirmación podría ser apoyada por los estudios de Andrews *et al.* (1999), utilizando el método de la pendiente (T_b vs. T_e) encontraron que la temperatura corporal de *S. aeneus* era más dependiente de la temperatura ambiental que la de *S. bicanthalis*, ya que mientras en el ambiente haya temperaturas favorables *S. aeneus* tendrá temperaturas también altas, mientras que *S. bicanthalis* obtendrá temperaturas favorables probablemente por selección activa de hábitats. En Cuicatlán las temperaturas operativas nulas (Figura 74 y 75) fueron bajas y para que los individuos en el campo alcancen las temperaturas corporales como las obtuvieron en el laboratorio (T_{set}), primero necesitan contrarrestar las temperaturas en los diferentes microhábitats, el viento y el aire frío, la humedad, la lluvia y los cambios drásticos de temperatura y en Nopalillo aunque la variación en la temperatura a lo largo del día es drástica es menos drástica que en Cuicatlán (Figura 13- 36). Las variaciones encontradas en las temperaturas operativas nulas, temperaturas corporales y otras mediciones ya mencionadas de *S. bicanthalis* en Nopalillo con respecto a *S. bicanthalis* de la localidad de Cuicatlán, se deben probablemente a que la variación geográfica tiene expresiones de variabilidad poblacional en una misma especie, como son las variaciones en las historias de vida y por tanto, la adecuación a los factores ambientales son diferentes. Como en el caso de *Lacerta vivipara* en dos poblaciones a diferentes altitudes en donde se encontró que existieron diferencia en el crecimiento de las lagartijas, encontrando que estas diferencias no estaban dadas por diferencia genética entre poblaciones sino que demostraban su plasticidad fenotípica (Sorci *et al.*, 1996)

En la tabla 25 se observan los resultados obtenidos del modelo matemático de termorregulación, en donde parece ser que la población que termorregula mejor fue la de Milpa Alta. En ninguna de las poblaciones los individuos escogen al azar el sitio para alcanzar una buena temperatura como sucede en especies de lagartijas de climas extremos como son los desiertos (Huey y Pianka, 1977), debido a que en todas las localidades las $\bar{d}b$ son menores a las $\bar{d}e$, ya que las T_b están muy cercanas a las T_{set} . Aunque, los resultados deben ser interpretados cuidadosamente debido a que como se indicó anteriormente de las T_e se encuentran dentro del intervalo de las T_{set} . Cabe mencionar que hábitats con $\bar{d}e$ igual a cero son térmicamente ideales, debido a que un animal podría tener siempre su temperatura corporal (T_b) dentro del intervalo de T_{set} (Hertz *et al*, 1993). En Cuicatlán y Nopalillo la efectividad de la termorregulación (E) para las hembras preñadas fue menor; en primer lugar debido a que la viviparidad contiene algunas desventajas como incremento en el metabolismo energético que puede ser un componente que probablemente pueda repercutir en la efectividad termorregulatoria, además la poca movilidad puede acompañar el incremento en la predación de estas lagartijas. También las hembras preñadas de varias especies vivíparas al mostrar un reducido desempeño locomotor debido al peso, se ha encontrado que reducen ó paran su alimentación durante la gestación (Charland, 1995), lo que aumenta los costos energéticos en hembras preñadas vivíparas. Probablemente esto repercute en su efectividad termorregulatoria, ya que las hembras de ambas localidades vivíparas al comenzar activarse desde los primeros rayos de sol hasta los últimos no seleccionan cuidadosamente la temperatura, sino que lo que buscan es activarse lo más pronto posible. En cambio, en las poblaciones ovíparas las hembras sólo comienzan sus actividades cuando el tiempo es favorable ya que no tienen el compromiso de la viviparidad y además el ambiente térmico es más favorable en éstos sitios que en donde vive *S. bicanthalis*.

Aunque en las localidades con lagartijas vivíparas existe una mayor variedad de sitios para la termorregulación que en las localidades con lagartijas ovíparas, la mayoría de ellos son lugares inadecuados para alcanzar las temperaturas corporales preferidas (ó ideales como menciona Hertz *et al.*, 1993), otros sitios presentan cualidades térmicas más o menos adecuadas (subóptimos) y muy pocos de ellos realmente son sitios termorregulatorios óptimos (Tracy y Christian, 1986). Además la influencia de vientos, humedad, nubes etc. provoca que los sitios óptimos para la termorregulación sean pocos. Por tanto, la característica de espacio-tiempo óptima (temperaturas

adecuadas a determinada hora y los lugares correctos) disminuyen drásticamente, ya que dicha característica es, muy difícil de encontrar y llega a comportarse aleatoriamente en ciertas ocasiones en toda la zona de estudio. En cambio en las localidades con lagartijas ovíparas aunque hay menor variabilidad de temperatura en los sitios para la termorregulación, las temperaturas son más homogéneas en diferentes sitios a la misma hora, lo que le confiere a estas zonas cualidades óptimas para termorregular.

Otro factor importante que dio como resultado encontrar a la especie ovípara como "mejor termorreguladora" es que obedece al espacio-tiempo de la época reproductiva. Por un lado las hembras preñadas necesitan deshacerse de la carga tan pesada que tienen para poder volver a tener otra camada en un tiempo corto, ya sea apareándose otra vez y/o guardando el esperma (retención de esperma facultativo: observación personal y tabla 33). Por tanto necesitan alcanzar temperaturas altas rápidamente, las cuales pueden alcanzarse ya que el ambiente les brinda esa ventaja. Este último factor pudiera ser el más importante para comprender porque en Calimaya y Milpa Alta la *E* obtenida es más próxima a 1 que en Cuicatlán y Nopalillo, y sobre todo en Milpa Alta. Además hay que añadir que poco más del 40% del desarrollo embrionario se lleva a cabo en el útero de las especies ovíparas (Shine, 1984; Shine y Guillette, 1988), y ovopositan antes del máximo volumen y peso de los huevos (Guillette, 1982). También la ovoposición se lleva a cabo cuando el intercambio de gas en el útero ya no es suficiente para mantener las necesidades de los embriones, debido al rápido incremento en su tamaño y sus demandas metabólicas (Mathies y Andrews, 1996). Por lo tanto, la ovoposición favorece a la locomoción entre otras cosas.

En cambio, en la especie vivípara se ha observado que su peso aumenta mucho más en comparación con hembras ovíparas como en *Lerista bougainvilli* (Qualls y Shine, 1995), lo que podría repercutir en los lugares seleccionados para termorregular, ya que deben esconderse en esta época debido a su vulnerabilidad hacia los depredadores debido a su estado. Si la depredación de hembras aumenta cuando se encuentran grávidas, la selección y la capacidad para poder alcanzar temperaturas corporales benéficas para el desarrollo embrionario minimizarían este periodo de alta vulnerabilidad (Charland, 1995). Además al tener mayor variación de microhábitats no necesariamente implica que estos se encuentren disponibles todo el tiempo, o que estos parches térmicos sean todos favorables, las observaciones de campo y los resultados del mapeo térmico han

demostrado que en Cuicatlán, Oaxaca y en Nopalillo, Hidalgo los sitios óptimos para termorregular son escasos, además muchos ya tienen dueño (territorialismo dependiente del status reproductivo y social) y/o suelen estar muy alejados los parches térmicos unos de otros (Figura G1 y G2)

Por otro lado las observaciones del mantenimiento en cautiverio meten algo de ruido sobre los resultados de la efectividad de la termorregulación (E). En primer lugar, los individuos de las poblaciones vivíparas podían mantenerse durante periodos largos de tiempo en cautiverio en comparación con las ovíparas, que morían y comenzaban a presentar problemas de apetito, no se observaban tan activas, comenzaban a tener problemas en los ojos (ceguera), etc. En cambio, los individuos vivíparas no presentaron dichos síntomas al comparar los mismos tiempos de cautiverio y a las mismas temperaturas de mantenimiento, sobre todo a 24°C. García-Alavez (1999), menciona que el estrés puede en cautiverio inmunodeprimir a los organismos siendo más fácil la invasión de patógenos como en las crías de *Pituophis deppei deppei*. Campbell (1995), menciona que la temperatura óptima del mantenimiento en cautiverio cambia dependiendo de la especie, pero en la mayoría de las especies el intervalo óptimo oscila entre los 25° y 34°C, por tanto cuando las condiciones de cautiverio no son las adecuadas, los reptiles pueden presentar numerosos padecimientos patológicos debido a la falta de apetito por la letargia que conlleva el mantenimiento a temperaturas bajas constantes en cautiverio y no óptimas para la especie (Observación personal y Amaya González Ruiz, Enrique Godínez Cano, comunicación personal).

Entonces, si son tan buenos termorreguladores las lagartijas ovíparas ¿porqué su actividad disminuyó a temperaturas bajas?, ¿acaso necesitaban mayores temperaturas?; o ¿realmente es mejor termorreguladora *S. aeneus* que *S. bicanthalis*? Debido a todas las observaciones tanto de campo como de laboratorio creo que el medio ambiente térmico apoya el mejor resultado de la E en las lagartijas ovíparas más que el propio desempeño fisiológico. Además, según Adolph (1990), la fisiología térmica entre especies varía dependiendo de los microhábitats usados, en donde la selección natural podría favorecer esa selección dependiendo de las facultades térmicas de la especie, las que a su vez pueden ser fijadas genéticamente por la adaptación espacio-térmico-temporal del medio ambiente, lo que confirmaría los resultados de los datos sobre que las poblaciones vivíparas presentan un intervalo más corto de T_{set} , es decir, se presume una mayor selectividad térmica (Tabla 21).

Por otro lado, en Cuicatlán la temperaturas corporales de campo (T_b) fueron más altas que las temperaturas de las T_e en las mismas condiciones ambientales (Figura 74 y 78) y la observación de lagartijas vivíparas en actividad cuando las temperaturas ambientales (T_a , T_e , T_m) fueron menores a 15°C (Figura 3, 4, 5, 6, 74, 75, 78 y 79). Además cuando se mantuvieron en cautiverio a las hembras preñadas hasta que las vivíparas parieran y las ovíparas ovopositaran, las lagartijas ovíparas requirieron de mayor tiempo (Figura 90), aunque tanto *HP* vivíparas y ovíparas se mantuvieron a las mismas condiciones, y además entre las poblaciones vivíparas no importo si estaban a 28, 32 ó 36 °C en cautiverio y para las hembras preñadas de Calimaya y Milpa Alta el tiempo fue diferente (Figura 90). Esto podría indicar que *S. bicanthalis* puede mantenerse activamente reproductiva tanto en temperaturas bajas como en altas, y que a *S. aeneus* tiempos prolongados en temperaturas bajas podría provocar una disminución en su actividad reproductiva e incluso provocarles daños fisiológicos y por tanto la muerte de la progenie. Ésta hipótesis es apoyada por los experimentos de Qualls (1997) con *Lenista bougainvillii* en donde los individuos vivíparos presentan tanto en climas frios como calientes alto índice reproductivo en comparación con los ovíparos en ambos climas, lo que favorecería a la viviparidad en condiciones tanto de altas como de bajas temperaturas. También cabe mencionar que en las localidades vivíparas se alcanzan \bar{d}_e más altas que en las ovíparas y superiores en Cuicatlán (Tabla 25), lo que indica que el ambiente tiene una baja calidad térmica (Hertz, et al. 1993).

Los machos en todas las poblaciones tuvieron mejor efectividad de la termorregulación (Tabla 25), que en *HP* y *HNP*, probablemente debido a sus hábitos de territorialismo, cortejo, etc., que les demanda mayores temperaturas. La mayor E en los machos en las poblaciones de lagartijas vivíparas probablemente se debió a que sólo salen a termorregular cuando las condiciones térmicas son favorables y buscan sitios térmicamente altos como sucede con el lagarto monitor *Varano rosenbergi* (Christian y Weavers, 1996). De hecho sólo se observan machos en estas zonas cuando las temperaturas en el día son las más altas, en cambio en las poblaciones ovíparas estos individuos se encuentran termorregulando durante casi todas las horas del día al igual que *HP* y *HNP*. En Milpa Alta y Calimaya las horas del día con altas temperaturas es mayor que en las localidades vivíparas (Figura 13 - 60), por tanto se amplía el tiempo de asoleo. Además, el menor tamaño corporal en *S. bicanthalis* en comparación con *S. aeneus* (Tabla 31 y 32) podría ser adaptativo sobre todo en

Cuicatlán, Oaxaca; a) el tamaño más pequeño significativamente de los machos vivíparos con respecto a los ovíparos disminuye los tiempos de asoleo, ya que podrían calentarse en un menor tiempo y llevar a cabo una buena termorregulación con un menor gasto energético, ya que al haber pocos sitios con temperaturas altas y con poca duración esto les podría favorecer; b) las mejores cualidades de convección y conducción ocasionadas por el tipo y humedad del suelo favorece el calentamiento de sus pequeños cuerpos.

Charland (1995), utilizando el método de baja varianza como medida de la precisión de la termorregulación, encontró que las hembras preñadas de *Thamnophis sirtalis* y *T. elegans* termorregulan mejor que las hembras no preñadas. Entonces en teoría se podría decir que la *HP* termorregulan mejor que machos y *HNP*, debido a que según Beuchat (1986), y Daut y Andrews (1993), una menor desviación estándar de la T_b refleja una mayor precisión de la termorregulación, tal como en *S. jarrovi*.

Las T_{set} de las lagartijas vivíparas fueron altas (tabla 21), demostrando que las condiciones en el campo no permiten a esta especie alcanzar altas temperaturas, lo cual es evidente en las T_b de campo (Tabla 23), al parecer las bajas temperaturas corporales de las especies vivíparas sobre todo de hembras preñadas se compensa con la baja variabilidad y altas temperaturas (T_{set}) que pueden alcanzar cuando las condiciones son favorables, demostrando su selectividad térmica. Si no tuvieran esa alta selectividad y monitoreo térmico, en el campo su potencial termorregulatorio sería menor y sus temperaturas corporales disminuirían también. Además al no haber diferencias significativas en la T_b entre hembras preñadas, hembras no preñadas y machos, podría sugerir que la causa principal de la menor efectividad de la termorregulación en hembras preñadas y en general para *S. bicanthalis* podría deberse a los costos ecológicos en el medio ambiente (Mathies y Andrews, 1997). Además, probablemente *S. bicanthalis* responda termorregulatoriamente diferente en un ambiente artificial comparado con el campo (Christian y Weavers); ya que en el laboratorio encuentran muy fácil los gradientes térmicos, factor importante que no ocurre en estas localidades (ver T_m). En cambio, en *S. aeneus* al parecerse mucho las T_{set} y las T_b y tener similar comportamiento, muestra que en campo estas lagartijas pueden encontrar gradientes térmicos similares a los trabajados en laboratorio.

Christian y Weavers (1996), mencionan en su trabajo de termorregulación para cuatro especies de varánidos utilizando el mismo método de este trabajo, que este índice (E : efectividad de la termorregulación) puede ser cuantitativamente bajo en ambientes térmicamente homogéneos, y aunque para las localidades estudiadas en este trabajo los ambientes no son del todo homogéneos, si lo son en comparación con las localidades vivíparas, por tanto creó que deben de tomarse en cuenta un mayor número de factores para cuantificar la termorregulación, como son las temperaturas máximas y mínimas letales.

Sitios y Posturas de termorregulación.

El comportamiento termorregulatorio de muchos reptiles se encuentra directamente relacionado con la selección de hábitats y microhábitats apropiados y con el tiempo dedicado a la actividad (Huey y Pianka, 1977; Adolph, 1990; Wikramanayake y Dryden, 1993). Estos mecanismos termorregulatorios son desarrollados por la combinación de posturas y morfologías especializadas (Bogert, 1900; Huey and Pianka, 1977; Bakken, 1992). Además esta selección de parches térmicos pueden también ser seleccionados por el tipo de superficie y/o substrato, los cuales varían de temperatura, color, capacidad térmica, conductibilidad térmica y capacidad de convección (Bakken, 1989) o también varían dependiendo la densidad de vegetación (Adolph, 1990). Además, la termorregulación puede ser adaptativa siempre y cuando los costos en tiempo y energía sean bajos (Huey, 1974), ya que demasiada inversión en termorregulación disminuiría el buen desempeño de muchas otras actividades como la reproducción, la alimentación, el crecimiento, etc.

Entre los sitios más frecuentados directamente están los lugares en donde se observó a las lagartijas previas a su captura y a la medición de su T_b . Las temperaturas en los microhábitats seleccionados en el lugar de captura (T_{mc}) fueron obtenidas con el termómetro cloacal inmediatamente después de tomar los datos de las T_b (Tabla 26). Según Wikramanayake y Dryden (1993), un microhábitat es definido como el ambiente físico inmediato hasta el más lejano con las cualidades similares al tipo de hábitat en donde se encontró en asoleo o perchando a dicho animal. En todos los sitios de todas las localidades las temperaturas corporales estuvieron por encima de las temperaturas de los microhábitats (T_{mc}) en donde fueron capturadas, lo que podría revelar una

termorregulación favorable en las cuatro localidades (Figura 78-81). Esto viene a confirmar lo dicho anteriormente en la efectividad de la termorregulación, en donde las lagartijas no escogen al azar el ambiente térmico sino escogen una serie de parches térmicos adecuados que les brinden condiciones térmicas favorables. Este resultado podría apoyar la siguiente tesis: El que las T_b estuvieran por encima de las T_{mc} podría deberse a que en el momento de la captura de cada lagartija en cada localidad, estos lacertilios se encontraban allí para buscar un sitio adecuado para obtener una determinada T_b , pero que ese sitio no indicaría necesariamente que allí podría obtener una determinada T_b o una serie de T_b que entran dentro de su intervalo de temperaturas corporales. Por lo tanto, el entendimiento de la termorregulación se vuelve más difícil, ya que es muy complicado conocer exactamente cuáles son los sitios en donde cada individuo obtiene la T_b deseada, ó es mas bien si la elección de varios sitios térmicamente favorables dependen de si se encuentran disponibles ó si estos microambientes se van encontrando azarosamente sin que haya una previa elección o finalmente se van eligiendo de una serie de sitios visitados. La elección implica comparación, por tanto la elección de los sitios térmicamente favorables implica el movimiento hacia varias zonas que contribuyen en un gasto de tiempo y energía. Además creo que estos sitios no están disponibles para todos los individuos de una misma población, ya que depende en un porcentaje grande la elección del sitio, del status reproductivo ó social. También para los individuos menos "dominantes" como la elección de sitios se va reduciendo lo que implicaría más el azar que la misma elección del sitio, ya que la elección significa buscar mas sitios y ende hay más movimiento, lo que contribuye un gasto más de energía. Entonces adaptativamente la termorregulación podría resultar costosa en estas circunstancias, ya que como se dijo anteriormente: "La termorregulación puede ser adaptativa siempre y cuando los costos en tiempo y energía sean bajos".

Por tanto, la termorregulación es afectada directamente por el sitio elegido por cada individuo (Huey y Pianka, 1977), así como el estado físico, el intervalo del individuo (macho dominante, hembra dominante, etc.) y los territorios de cada individuo, por lo que los mejores sitios son elegidos por los individuos más fuertes (observaciones de campo). Los sitios además están elegidos por las características particulares de éste y por las generales del ambiente (Villamar, 1998; Wikramanayake y Dryden, 1993). Por ejemplo, en Cuicatlán los microambientes más elegido fueron los protegidos por los encinos arbustivos (Figura 82) con el 23 %. Dichos sitios brindaban a los individuos una protección contra los depredadores debido a que en esos sitios habia una capa más

o menos importante de hojarasca que servía de refugio y como sitios de camuflaje. Además el encino protegía contra los vientos y se formaba una especie de invernadero debajo de estos arbustos. Dichos refugios solían tener cualidades térmicas más o menos constantes, aunque inferiores en algunas horas a la temperatura ambiente (T_a) y al parecer eran microambientes con las características idóneas para una protección contra los factores climáticos adversos (Wikramanayake y Dryden, 1993). Además, éstos presentaban zonas con luz solar directa, luz filtrada por las ramas y sombra (Adolph, 1990). Dichos sitios fueron los más visitados por *M*, *HP* y *HNP* (Figura 86) probablemente debido a los bajos costos asociados con los tiempos de asoleo cortos (Huey, 1974), ya que la temperatura ambiente (T_a) suele variar mucho.

En Nopalillo los mejores sitios fueron los espacios desnudos de vegetación que se encontraban rodeados por zacatones o arbustos, seguidos de los sitios con gran cantidad de hojarasca, que además de ser térmicamente favorables funcionan como escondite y protección; también los pequeños macollos fueron algunos de los sitios más elegidos (Figura 83). Estos sitios funcionaban como pequeños invernaderos ya que se encuentran rodeados por arbustos o zacatones más grandes que servían como barreras protectoras contra el viento y cuando bajaba la temperatura ambiente (T_a) éstos se encuentran con una temperatura más favorable. Estos sitios contenían zonas de luz y sombra lo que les ayudaba a bajar los costos energéticos debido a que allí el microambiente les brindaba muchas ventajas (Huey, 1974). Las hembras preñadas prefirieron los lugares donde podían protegerse y esconderse, lo que facilitaría su desempeño termorregulatorio aún cuando las temperaturas en esos sitios no fueran tan altas (Figura 74 a 77), como los sitios no expuestos al sol, por un lado y por el otro, probablemente evitarían el alto índice de predación que son objeto cuando se encuentran en la temporada de gestación. Temperatura no tan altas probablemente ayudaría a explicar también los largos periodos de gestación (Charland, 1995). Las *HNP* buscaban sitios donde podían alcanzar temperaturas altas como los lugares abiertos, sitios protegidos por la vegetación, etc.; lugares donde las condiciones térmicas sean lo más favorables. Para los machos lo más importante era alcanzar las temperaturas altas casi sin importar el lugar (Figura 87), además los machos son más pequeños que las hembras (Andrews *et al.*, 1999) y rápidos, y regularmente de colores oscuros, y por tanto pueden alcanzar más rápido las temperaturas deseadas (Bogert, 1949; Tracy y Christian, 1986). En cambio, las hembras van de colores claros a un poco oscuros. En general para las poblaciones vivíparas tanto machos como hembras tenían los colores y tonos más

oscuros que machos y hembras ovíparas, pero las hembras ovíparas se observaron con tonos más oscuros que los machos en las localidades ovíparas. También los machos vivíparos presentaron los tonos más oscuros y poca variabilidad de color en comparación con las hembras, y los machos ovíparos se observaron con tonos regularmente claros. Los colores oscuros de las lagartijas vivíparas y el menor tamaño sobre todo de machos vivíparos aumenta la probabilidad de alcanzar temperaturas altas con un gasto menor de energía y tiempo, que los machos de *S. aeneus* si éstos vivieran en los sitios donde habita *S. bicanthalis*. Estas observaciones pueden ser apoyadas en el experimento que realizó Bogert (1900), quien expuso al sol de medio día a tres individuos de *Phrynosoma solare* con diferentes tamaños (12.4 g, 29.4 g. y 85.5 g), y registró la temperatura corporal; el color de las lagartijas fue el mismo para los tres casos al empezar, pero posteriormente el más chico comenzó a palidecer. Ahora bien tomando en cuenta el ambiente, el status reproductivo, el tamaño de los individuos y tanto el tono como el color reflejarían, las adecuaciones físicas de las lagartijas al ambiente en sus respectivas localidades. Además, el patrón de coloración tanto de *S. bicanthalis* y *S. aeneus* además de ayudarles a absorber más rápido los rayos solares, les brinda una mimetización perfecta con su ambiente para evitar a los depredadores; ya que la selección de hábitat y la forma del cuerpo de las lagartijas pueden evolucionar de forma coadaptada, si la selección de este ambiente reduce la mortalidad resultante de la depredación (Benabib, 1993).

Por otro lado, la distribución y el hábitat del género *Sceloporus* según Bogert sugiere una correlación entre el clima y el tamaño del cuerpo, en donde las especies más largas suelen habitar regiones calientes a bajas elevaciones y en las regiones frías o de altas elevaciones tienden a ser más pequeñas (Bogert, 1949). Por su parte, De Fraipont *et al.* (1996), encontró que la retención de huevos está relacionado con un incremento en el tamaño del cuerpo y que la viviparidad con un decrecimiento en dicho tamaño.

Manriquez-Morán (1995) observó que todos los individuos de *S. bicanthalis* maduran sexualmente durante su primer año de vida (entre los cuatro y seis meses de edad), mientras que *S. aeneus* sólo los que nacen al principio de la época reproductiva logran reproducirse en el siguiente periodo reproductor posterior a su nacimiento. La diferencia de tamaños entre las dos especies (tabla 31 y 32), debido a la edad que comienzan a reproducirse muestran las restricciones del ambiente al rápido crecimiento de las lagartijas ocasionada por las bajas temperaturas, pero también

muestra las ventajas del tamaño de las lagartijas con los tiempos de insolación. A mayores temperaturas se favorece el crecimiento longitudinal del animal y prolonga el tiempo de insolación; ya que el tamaño del cuerpo del animal está relacionado con los tiempos de asoleo y su habilidad para ejercer un control sobre el flujo térmico corporal (Wikramanayake y Dryden, 1993). Además por las condiciones ambientales estresantes y largo periodo de reproducción que se encuentra *S. bicanthalis*, es mejor reproducirse lo antes posible y dejar descendencia que crecer, ya que según Smith (1974), las estaciones de actividad muy cortas promueven la longevidad y que los tamaños pequeños muestran probablemente corta vida. El dejar de crecer para reproducirse podría ser como un "intercambio" o "trueque" en la evolución de alguno de los dos caracteres, ya que según Benabib (1993), los trueques en historias de vida son las conexiones entre características que restringen la evolución simultánea de dos o más caracteres. Probablemente la subsecuente diversificación y dispersión del género *Sceloporus* y la especialización de *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* pudo haber mostrado cambios en sus historias de vida y en ciertas características como el tamaño, forma, pigmentación y comportamiento termorregulatorio para sobrevivir bajo varias combinaciones de condiciones ambientales (Bogert, 1900).

S. bicanthalis regulaba su temperatura por exposición directa a los rayos solares comenzando por la cabeza y siguiendo por el cuerpo conforme éste se iba activando (Figura IA), después calentaban poco a poco su cuerpo por orientación de éste hacia el sol, ocultándose regularmente del viento dentro de zacatonos, debajo de éstos, debajo del encino arbustivo o simplemente en los espacios pequeños que deja la vegetación, siempre y cuando ese microambiente protegía a la lagartija del viento (pequeños invemaderos). Cuando el sol llegaba a calentar más intensamente y no había viento, comenzaban por buscar espacios abiertos, lo cual ocurría en pocas ocasiones; pero cuando las temperaturas permanecían altas por largos periodos de tiempo, las lagartijas disminuían su actividad y era difícil verlas debido a que no necesitaban exposición del sol para aumentar su temperatura. Además, las temperaturas altas probablemente aceleraban el metabolismo de estas lagartijas, como en *Thamnophis melanogaster*, que bajó su actividad de forrajeo cuando la temperatura del agua llegó a ser la más alta del día y continuaban activas cuando la temperatura disminuía (Manjarrez y Drummond, 1996). Ahora bien, si continuaba el sol calentando fuertemente y con viento, utilizaban zonas de refugio como eran algunos agujeros (Figura IB), los zacatonos, debajo de la hojarasca (hojas de encinos o de acículas de pino) etc., los

cuales permanecían calientes y les brindaban seguridad y un clima adecuado para que las lagartijas no bajaran mucho su temperatura corporal. Cuando las nubes ocultaban el sol y no había viento, las lagartijas pegaban sus cuerpos al suelo ó a las rocas procurando obtener calor por convección y conducción (Figura IC), siendo esta última conducta muy importante para lagartijas con actividad en la tarde (Bakken, 1989). Si había viento, se refugiaban en escondites ó buscaban microambientes con temperaturas más favorables a la del aire y así continúan calentándose hasta los últimos rayos de sol (Observación personal).

Las lagartijas cuando utilizaban la conducción como medio para obtener calor, primero buscaban superficies grandes como rocas debido a la capacidad calórica y a la variedad de temperaturas en éstas en comparación con rocas pequeñas (Huey *et al.*, 1989), ya que la cantidad de calor generada en cualquier superficie es incrementada por el tamaño y volumen de la superficie del sitio de percha (Bakken, 1989). Si estos sitios de percha se encontraban ocupados por otros individuos o se encontraban húmedas, estos lacertilios ocupaban ramas, pequeños troncos y rocas pequeñas, aunque estos sitios no tuvieran temperaturas tan altas como las superficies más grandes y de mayor volumen. Huey *et al.* (1989) en un estudio hecho a partir del mapeo térmico de rocas de diferentes tamaños como sitios de elección de refugios por *Thamnophis elegans*, encontraron que las temperaturas a partir de medio día eran tan altas, tanto el suelo como en las rocas, que les podían brindar temperaturas muy favorables para la termorregulación, que incluso podían aprovechar estos sitios por varios días sin necesidad de asolearse directamente al sol (Figura J).

En las localidades con lagartijas vivíparas el factor contra el que más directamente afectaba a los individuos de cada población era el viento, que azotaba con mayor fuerza en los sitios abiertos. En cambio en las poblaciones con lagartijas ovíparas las zonas más elegidas para perchar fueron los espacios abiertos (Figura 84 y 85), en donde se alcanzan temperaturas altas, ya que las lagartijas que frecuentemente se calientan bajo el sol directo suelen mantener temperaturas corporales altas en comparación con otras especies que no frecuentan estos espacios (Huey y Pianka, 1977). Además, los suelos en Milpa Alta y Calimaya eran claros y no oscuros como en las localidades donde había lagartijas vivíparas (tablas 11 y 12), y por tanto las temperaturas que se llegaban alcanzar no eran tan altas como en Cuicatlán y Nopalillo. Lo que ayudaba a prolongar también el tiempo de exposición a los rayos solares a *S. aeneus*, además en estos microambientes es donde se

alcanzaron las mayores temperatura (tablas 19 y 20), tanto para Calimaya como Milpa Alta. Al parecer, para *HP*, *HNP* y *M* los espacios abiertos es donde se alcanzaban las mejores temperaturas (Figura 88). En Milpa Alta como se ha indicado ha lo largo de este trabajo, presenta el mejor ambiente térmico de las cuatro localidades, lo que beneficia a toda la población en general, aunque para la elección del sitio estaba dado más que nada por la jerarquía, como el caso de machos (Figura 89) (Grant, 1990; Observaciones de campo). En cambio, para *HP* y *HNP* son indistintos, ya que la homología térmica en esta localidad es muy alta (Tabla 20 y Figura 69) en comparación con las otras localidades.

S. aeneus regulaba su temperatura por la mañana y después de medio día por exposición directa a los rayos solares como en *S. merriami* (Grant, 1990), comenzando por la cabeza y siguiendo por el cuerpo conforme ésta se iba activando (Figura 1), después prolongaban su cuerpo al calentamiento solar por orientación de éste hacia el sol. A medio día cuando el sol calentaba más intensamente y los días eran claros, utilizaban zonas de refugio como eran algunos agujeros y los zacatones, los cuales continuaban calentándose, y les brindan seguridad y un clima adecuado (ver Grant, 1990). Huey *et al.* (1989), encontró que las hembras preñadas de *Thamnophis elegans* se refugiaban en escondites en los días claros, cuando la temperaturas eran altas y los microambiente les ayudaban a mantener la temperatura corporal dentro de sus intervalos preferidos debido a las capacidades térmicas de los refugios. Cuando las nubes lograban ocultar el sol, las lagartijas pegaban sus cuerpos al suelo ó a las rocas procurando obtener calor por conducción, ó se refugian en escondites como pequeños agujeros y cuevas, esperando que las nubes fueran removidas por el viento, si esto ocurría, las lagartijas volvían adoptar sus posturas de termorregulación. Si durante todo el día, las condiciones térmicas permanecían favorables, las lagartijas continúan perchando hasta los últimos rayos de sol; pero si comenzaba a llover ó bajaba la temperatura cuando las nubes ocultaban el sol, estos reptiles ya no salían de sus escondites (observación personal).

Grant (1990), menciona que *Sceloporus merriami* después de la mitad de la tarde se retraía en cuevas ó pequeños orificios en el suelo permaneciendo inmóvil y con los ojos cerrados; esta misma especie a altas elevaciones el clima frío le permitía ser activo casi durante todo el día en comparación con poblaciones del desierto, en donde a medio día disminuía la actividad considerablemente. Este patrón es parecido al de *S. bicanthalis* y *S. aeneus*, el primero era

visiblemente activo durante casi todo el día, en cambio la segunda especie a medio día disminuía su actividad. Además, la radiación solar se incrementa ligeramente con la altitud, por tanto los ajustes del comportamiento vía exposición a la radiación solar puede minimizar el impacto del clima frío por la altitud (Hertz y Huey, 1981; González Ruiz Amaya, comunicación personal), lo cual beneficiaría a *S. aeneus* y sobre todo a *S. bicanthalis*, debido a que la especie ovípara suele asolearse más frecuentemente a la radiación solar directa (Figura 86 - 89) y el sol calentaría el substrato a temperaturas altas en las localidades con lagartijas vivíparas.

En Nopalillo cuando había cortos periodos de sol los primeros en observarse eran crías y juveniles, debido al tamaño, ya que éste le permite a estas pequeñas lagartijas calentarse más rápidamente (Bogert, 1949). Las hembras preñadas se encontraban regularmente durante todo el día, debido a que necesitan alcanzar temperaturas corporales adecuadas para llevar a cabo un buen desarrollo de los embriones y los machos regularmente en periodos largos de sol (observación personal). Rose (1981), encontró para *Sceloporus virgatus* que los machos adultos emergen de sus escondites antes que las hembras debido al establecimiento de territorios e incluso desde antes de la época de crianza.

Ambas especies utilizan el substrato cuando las condiciones de calor por luminosidad no eran favorables ó la temperatura ambiente era baja (Tigmotérmos), pero también utilizaban el calor que brindaban los rayos solares cuando las condiciones eran favorables (Heliotérmos). Por lo tanto, la forma de escoger el sitio para termorregular estaba basado en las características térmicas (Huey y Pianka, 1977). Probablemente tanto *S. aeneus* como *S. bicanthalis* seleccionen sitios de termorregulación basados en la experiencia y/o memoria, ya que en las observaciones de campo y laboratorio se observó, que antes de seleccionar un sitio de termorregulación las lagartijas exploraban una determinada zona en el campo, y todo el encierro en el caso del laboratorio; y después seleccionaban el sitio de percha. Al otro día se observó que las lagartijas ya no exploraban la zona, sino que directamente se dirigían al lugar seleccionado un día anterior. Probablemente, tengan receptores de calor en determinadas partes del cuerpo que les faciliten la búsqueda de sitios para termorregular, como en algunas lagartijas del género *Barisia* que tienen receptores térmicos sensibles en las palmas de las patas, que les ayudan a encontrar ambientes térmicamente adecuados (Villamar, 1998).

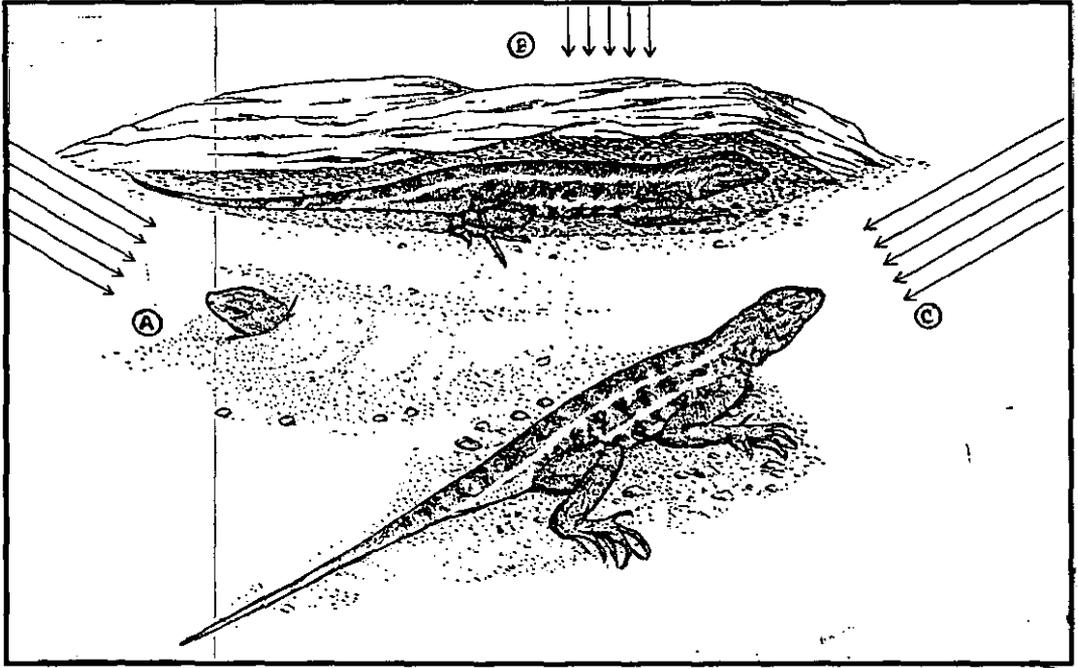


Figura I. En la mañana cuando el sol comienza a calentar las lagartijas empiezan con sus comportamientos termorregulatorios comenzando por asomar la cabeza (A) hasta ir exponiendo poco a poco todo su cuerpo a la radiación solar; medio día cuando la temperatura es muy alta las lagartijas optan por buscar sitios para protegerse del quemante sol, además en dichos lugares la temperatura también es térmicamente buena (B); al atardecer las lagartijas vuelven a exponerse al sol y utilizan la convección como método para aumentar su temperatura corporal (C).

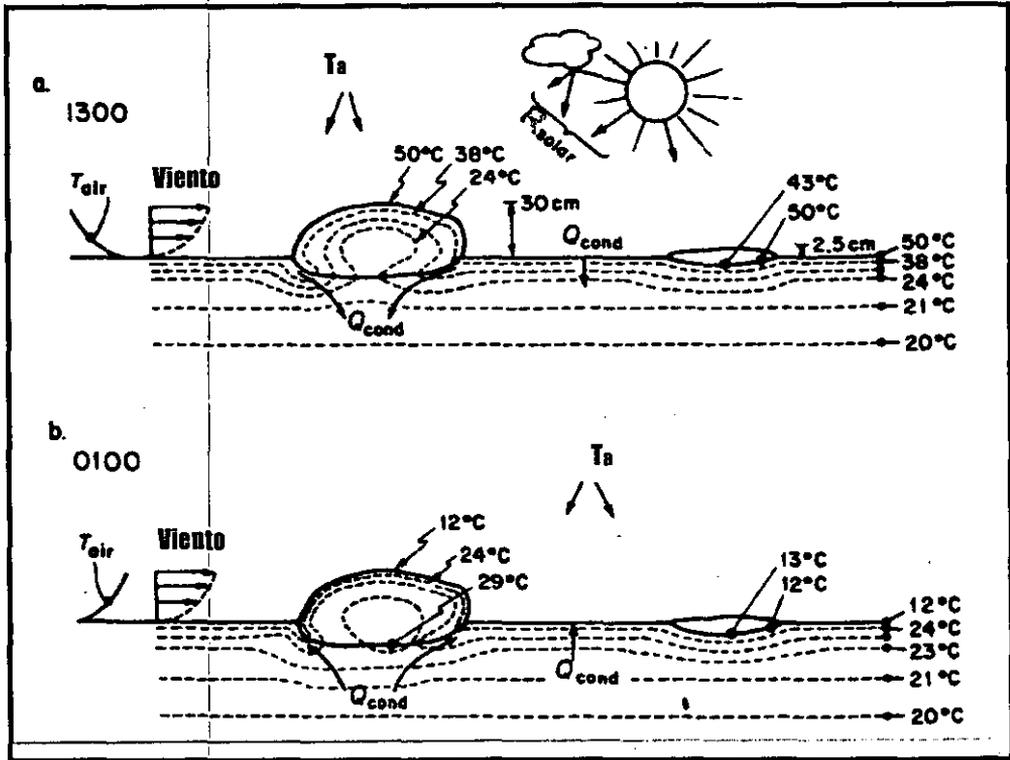


Figura J. La exploración del medio ambiente térmico nos brindan un panorama muy amplio de las cualidades térmicas de los sitios elegidos por los ectotérmos. A medio día la temperatura en las zonas de estudio puede subir demasiado, lo que aprovechan las lagartijas para seleccionar escondites o refugios con condiciones térmicas idóneas, ya que el substrato llega a alcanzar temperaturas sorprendentemente altas (a), en cambio en la mañana y por la tarde la temperatura en el suelo y en las rocas baja considerablemente, por lo que las lagartijas pueden exponerse al sol sobre éstas (Figura tomada de Huey y Porter, 1989).

Efectos de la Termorregulación sobre el tipo reproductivo.

La termorregulación es un factor muy importante para la vida ovípara e indispensable para la vivípara, ya que una adecuada termorregulación reduce el tiempo de gestación en las hembras preñadas vivíparas y de retención de los huevos en las ovíparas. Además, entre mejor se lleve a cabo la función fisiológica de la termorregulación, mejores condiciones recibirán los críos dentro del cuerpo de la madre (Shine y Bull, 1979). Por otro lado, existen costos y beneficios referente a la viviparidad, en primer lugar, el beneficio de la retención de huevos y viviparidad en climas fríos, debido a la capacidad termorregulatoria de las hembras, ya que los embriones en el útero pueden estar más calientes que embriones en los nidos (Shine y Bull, 1979). Beuchat (1986) y Méndez De la Cruz *et al.* (1998) mencionan que la velocidad de desarrollo de los embriones es fuertemente dependiente de la temperatura ya que los embriones dentro del útero materno pueden soportar cambios de temperaturas y además la retención de huevos aumenta la proporción de desarrollo de embriones y también la sobrevivencia de éstos. Muchos de los críos de especies vivíparas nacen en la temporada de lluvia, y por tanto durante la mayor abundancia de alimento (van Wyk y Mouton, 1996), lo que ayuda al crecimiento de las crías. Pero por otro lado, existen marcadas desventajas como son el gran peso de las hembras grávidas resultado de la masa corporal durante la gestación que puede reducir la habilidad locomotora, puede disminuir la habilidad en el forrajeo y aumentar la probabilidad de ser depredadas cuando aumentan los tiempos de asoleo para las hembras preñadas. Además, la termorregulación puede ser energéticamente muy costosa (Charland, 1995), y los individuos deben repartir su energía entre diferentes funciones como en el crecimiento, manutención, almacenamiento, reparación, reproducción, alimentación, etc.; todas necesarias para sobrevivir y dejar descendencia (Benabib, 1993).

Además hay que recordar que entre los estudios que apoyan la hipótesis del clima frío están los experimentos realizados con reptiles en condiciones adversas, en donde se colocan a éstos en temperaturas bajas o de estrés, y se observa que entre menores sean esas temperaturas y/o haya mayor estrés, más tiempo les lleva a los reptiles ovopositar.

Parece ser que no importa la temperatura a la que se mantengan en cautiverio las HP vivíparas, ya que no existieron diferencias entre el tiempo que tardó la gestación a temperaturas de 28°C, 32°C y 36°C a excepción del mantenimiento a 24°C (Figura 90), que parece ser una

temperatura muy baja cuando permanece constante. Y aunque la temperatura en el ambiente normal baja mucho más, ésta no se mantiene constantemente baja durante toda la temporada de reproducción, sino que la temperatura ambiente fluctúa (Christian *et al.*, 1986) y aun por periodos cortos de tiempo la temperatura llega a ser muy alta (Ver T_m y T_a). Además, las hembras grávidas dejan de alimentarse a temperaturas constantes bajas y consecuentemente su condición física podría deteriorarse (De Marco, 1992). En cambio entre las diferentes temperaturas de mantenimiento en las HP de las poblaciones ovíparas sí existieron diferencias significativas. En las lagartijas de Calimaya el cautiverio a 24°C y 36°C aumentó el tiempo retención de los huevos hasta la ovoposición. A 24°C probablemente pudo deberse a la poca actividad fisiológica que les brinda esa temperatura y que probablemente como en *S. bicanthalis* parece ser una temperatura muy baja cuando permanece constante, lo que aumenta el tiempo de retención (Figura 90) debido a que probablemente también los huevos son puestos en estadios más avanzados cuando las condiciones térmicas son más adversas (Mathies y Andrews, 1996). Además que la retención de los huevos procura un ambiente térmico más adecuado y el desarrollo embrionario dentro del útero de la madre es más rápido que en los nidos (Andrews y Rose, 1994). A 36°C pudo deberse a que probablemente fue una temperatura muy alta cuando permanece constante, además una temperatura así, también aumenta y prolonga la actividad fisiológica de las lagartijas, que trae como consecuencia el alto consumo de la energía en un menor tiempo. Y por tanto, necesitan compensar el alimento que consumen tan rápidamente en sus funciones fisiológicas normales y además alimentarse bien para mantener lo mejor posible a sus crías dentro de sus cuerpos.

En Milpa Alta el tiempo de ovoposición concordó con la hipótesis del clima frío, en donde a menor temperatura, se necesita mayor tiempo, siendo la temperatura 28° y 32°C la mejor para el desarrollo de la progenie y de la pronta ovoposición, estas temperaturas son muy cercanas a la temperatura de 30°C que según Demarco (1992) y González Ruiz (comunicación personal) satisfacen varios requerimientos como son: aumenta la probabilidad de que ocurran puestas satisfactoriamente y permite a las hembras preñadas estar activas y poder alimentarse; lo que para temperaturas bajas o muy altas obliga a las lagartijas priorizar sobre su alimentación ó su temperatura corporal.

En este trabajo sólo se incluyó el tiempo en que las hembras se encontraban grávidas, debido a la importancia de la termorregulación en este estado fisiológico y no hasta la eclosión de huevos de *S. aeneus*, aunque si se sumara el tiempo desde que fueron capturadas ambas especies hasta la eclosión de huevos por parte de la especie ovípara sería mucho mayor el tiempo de desarrollo (Figura 90). DeMarco (1992), menciona que en las especies de climas fríos el tiempo de desarrollo embrionario es más corto que en especies de ambientes más calientes. Nuestros datos por tanto confirman este hecho, y aunque pudo suceder que al capturar a las hembras preñadas en sus respectivas localidades pudieron haber estado con diferentes tiempos de gravidez, este factor fue el mismo para todas las zonas de estudio. Por otra parte, el conteo comenzó desde que llegaron al laboratorio hasta la fecha de ovoposición en el caso de hembras ovíparas o la fecha de parir en el caso de hembras vivíparas que es la época que la hembra debe de satisfacer térmicamente el desarrollo embrionario por medio de la termorregulación efectiva.

Los datos (Figura 90) mostraron que la temperatura no repercutió en el tiempo de desarrollo embrionario en las lagartijas vivíparas, ya que estas probablemente pudieron termorregular aún con las carencias térmicas en cada temperatura de mantenimiento, debido a que en los encierros aunque la temperatura estaba dada por una temperatura dada de mantenimiento, esta pudo ser sólo la máxima temperatura y/o la de mayores proporciones dentro del encierro. Es decir: probablemente había temperaturas más bajas a las dadas por la temperatura de mantenimiento debajo de la hojarasca, cuando se enterraban en el substrato e incluso a las orillas del terrario y utilizar esos escondites dentro de estos encierros para llevar a cabo una termorregulación efectiva (De Marco, 1992; 1993). Además, también pudo darse el caso de que las lagartijas pudieran aumentar su temperatura cuando se calentaban por convección ocasionada por la evaporación del agua proporcionada en cada encierro y cuando el substrato era mojado

En la especie ovípara la temperatura influyó en el tiempo de desarrollo de la progenie hasta el tiempo de ovopositar siendo que ambas especies tuvieron en el ambiente artificial gradientes térmicos que les ayudaría para efectuar una termorregulación conductual efectiva, aunque las lagartijas de la localidad de Calimaya fueron mejores para adaptarse a las demandas del encierro a diferentes temperaturas, ya que además a lo largo del estudio Calimaya y Nopalillo presentan características térmicas muy semejantes a comparación de Milpa Alta, que tiene un ambiente

térmico más favorable (Ver T_a , T_m , altitud, sitios de termorregulación). De Marco (1992), encontró que el tiempo de desarrollo embrionario total desde la ovulación hasta la eclosión para *Sceloporus woodi* (bajas altitudes: 24 msnm) fue de 61.6 días, para *S. virgatus* (altitud intermedia: 1675 msnm) 55.3 días y para *S. scalaris* (altas altitudes: 2500 msnm) fue de 45.6 días (aproximadamente 50 días en Newlin, 1976). El tiempo de incubación que es el tiempo transcurrido desde la ovoposición hasta la eclosión fue de 53.8 días, 38.8 días y 12.0 días respectivamente para las especies ya mencionadas anteriormente. En *S. jarrovi* que es una especie vivípara el tiempo de desarrollo embrionario total fue de 56.6 días, todos ellos mantenidos en cautiverio a una temperatura de 30°C (De Marco, 1993). Los datos mostraron que el tiempo de incubación fue menor en comparación con las especies anteriores: para *S. aeneus* de la localidad de Calimaya, el tiempo de incubación fue de 24 días (± 5.177) a 24°C, de 18 días (una sola nidada) a 32°C, y de 15 días (± 3.536) a 36°C. En el caso de las los huevos de la localidad de Milpa Alta el tiempo de incubación fue de: 20 y 19 días en las temperaturas de incubación de 28° y 32°C respectivamente, en ambos casos sólo una nidada eclosionó. Probablemente, la diferencia entre las especies estudiadas por De Marco y Newlin se debió a que probablemente el encierro a una cierta temperatura constante es una temperatura adversa y probablemente los huevos fueron puestos en estadios más avanzados y por tanto el tiempo de incubación fue menor. Además, *S. aeneus* es una lagartija de climas fríos y según De Marco (1992), en las especies de climas fríos el tiempo de desarrollo embrionario es más corto que en especies de ambientes más calientes. Además la duración de gestación puede ser alterada por pequeños cambios en las temperaturas de desarrollo (Charland, 1995; De Fraipont *et al.*, 1996).

Entonces, las temperaturas en las que se desenvuelven las lagartijas permiten optimizar sus temperaturas corporales (Beuchat, 1986), y podría ser que ciertas temperaturas aún con una buena termorregulación sean menos eficaces para el mantenimiento y traigan como consecuencia un mal desarrollo de los embriones dentro del cuerpo de la madre. Por ejemplo, críos con tamaño pequeño, deformidades, etc. En la población de *HP* de Cuicatlán, Oaxaca mantenidas en cautiverio a las diferentes temperaturas, se demostró que la temperatura de 32°C no fue la mejor en el número de críos paridos por camada (Tabla 27), ya que se observaron diferencias significativas entre las tres temperaturas de cautiverio, en donde a 28°C y 36°C no se encontraron diferencias, este número menor de crías se vio reflejado en el peso de las crías al nacer, en donde el mayor peso de las crías se obtuvo a los 32°C (tabla 29). Parece ser que el comportamiento termorregulatorio de las hembras

cuando están preñadas puede repercutir en el peso de los embriones, igualmente los tiempos de asoleo pueden tener repercusiones en los críos (Beuchat, 1986).

Podría ser que cada lagartija optimiza sus tiempos de termorregulación y asoleo dadas las cualidades térmicas del medio ambiente térmico, brindando a la progenie ciertas características que resulten en la sobrevivencia de toda la progenie, ya sea previniendo el número de huevos o críos y/o el tamaño de estos. Por ejemplo, cuando las temperaturas son altas o muy bajas el número de críos podría ser mayor y así tratar de garantizar la sobrevivencia de la mayoría. En cambio, cuando la temperatura parece ser la mejor (Figura 91) el número de críos o huevos podría ser menor y estos críos podrían presentar mejores características físicas. En el caso de Nopalillo, Hidalgo; el número de críos por camada durante el mantenimiento a diferentes temperaturas no se encontraron diferencias significativas (Tabla 27), pero sí se observan esas diferencias al observar el porcentaje de hembras preñadas que parieron al permanecer a diferentes temperaturas del cautiverio (Figura 92). En donde a 32°C seguido del mantenimiento a 36°C fueron las mejores temperaturas. Probablemente porque cambios en la temperatura y en el fotoperiodo puedan promover cambios en la actividad reproductiva (van Wyk y Mouton, 1996).

En condiciones naturales Manríquez (1995), observó que el número promedio de crías que tienen las hembras de *S. aeneus* es de 6.86 ± 0.3 y fue significativamente diferente al presentado por *S. bicanthalis* que fue de 5.81 ± 0.29 crías en promedio por camada. En cambio, los resultados en este trabajo al comparar el número de crías por camada entre las cuatro localidades, no mostraron diferencias significativas entre las localidades (6.095 ± 1.136 para Cuicatlán; 5.813 ± 1.659 para Nopalillo; 5.538 ± 2.083 para Calimaya y 4.556 ± 2.915 para Milpa Alta). Pero cuando se comparó en número de crías por camada por especie los resultados mostraron diferencias significativas, pero en el sentido contrario a lo encontrado por Manríquez (*S. aeneus*: 5.136 ± 2.474 y *S. bicanthalis*: 5.136 ± 2.474). Probablemente la diferencia en el número de críos por camada registrado por Manríquez y por el obtenido en este trabajo se debió a: 1) El estudio de Manríquez se realizó por conteo de embriones ó huevos según el caso, encontrados en el cuerpo de cada lagartija posterior al sacrificio de los lacertilios; en cambio en este trabajo se realizó por el conteo de crías nacidas por lagartija de *S. bicanthalis* y por el conteo de huevos ovopositados por lagartija de *S. aeneus* y 2) En el trabajo de Manríquez los lacertilios se sacrificaron inmediatamente posterior a su

captura, por lo que las circunstancias de mantenimiento difirieron por localidad; en cambio para este trabajo todas las características de mantenimiento fueron similares en ambas especies (alimentación, fotoperiodo, temperatura humedad, etc.), por lo que en la comparación de crías por camada no intervinieron más factores que la especie por si misma. Además, Cody (1966), menciona que en ambientes estacionales principalmente en altas latitudes, las nidadas son más grandes que en ambientes no estacionales y las localidades ovíparas tienden a presentar ambientes con mayor diferencia entre las temporadas del año que en las localidades vivíparas. Por lo tanto, los resultados muestran la plasticidad en sus historias de vida de cada especie a determinadas características ambientales (controladas) y demuestran además que ciertas características de las historias de vida reflejan la adaptación al ambiente donde habita cada especie.

Para el caso de las lagartijas provenientes de las localidades ovíparas el tamaño de muestra en el número de huevos por camada se vio reducido (Tabla 27), en primer lugar debido a la mayor mortalidad de las *HP* mantenidas en cautiverio de ésta especie; y en segundo lugar debido probablemente al porcentaje de hembras preñadas que ovopositaron (Figura 93 y 95), y en donde se observa que la temperatura de cautiverio a 32°C no fue la mejor en ambas poblaciones. En el momento de eclosionar, el porcentaje de nacimientos a las diferentes temperaturas también fue muy pobre (Figura 94 y 96), y pudo ser ocasionado por una mala humedad dependiente de la temperatura en las incubadoras (Muth, 1980; Rodolfo García Collazo, comunicación personal), aunque la humedad fue la misma para cada tratamiento y en Calimaya hubo nacimientos en todas las temperaturas a excepción de 24°C y en Calimaya sólo a 28 y 32°C. En el laboratorio de Herpetología de la UNAM campus Iztacala la temperatura de incubación en el intervalo de 28° a 30°C ha sido la mejor temperatura para la incubación de muchas especies de reptiles (Amaya González Ruiz y Enrique Godínez Cano, Comunicación personal). También se observó que para los huevos incubados a 36°C la temperatura fue muy alta para su nacimiento, lo que sugiere que las altas temperaturas pueden aumentar el estrés térmico durante el desarrollo y así provocar la muerte (Mathies y Andrews, 1997). Algo importante para tomar en cuenta, es que la vermiculita en los tratamientos de incubación de altas temperaturas (36°C) tiende a bajar más rápido el contenido de agua que en los demás tratamientos, lo que podría provocar que los huevos se hallan desarrollado en condiciones de sequía a ciertas temperaturas (Shine, 1995), y por tanto pudo ser un factor de muerte para los huevos de *S. aeneus* de las dos localidades y más aún en Milpa Alta (Figura 94 y

96), en donde no se observó ninguna eclosión a dicha temperatura. Además al no tener un potencial hídrico adecuado puede provocarse la muerte de los embriones ó el nacimiento con anomalías, por tanto el agua es indispensable en el desarrollo embrionario, y difieren estas relaciones hídricas con el medio ambiente en cada especie dependiendo de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los huevos (Andrews y Sexton, 1981), y además el contenido de agua en los embriones se incrementa linealmente con el tiempo (Mathies y Andrews, 1996). Por tanto, uno podría pensar que es la humedad la que repercutió en la eclosión de las crías, pero si hubiese sido sólo la humedad no hubiera habido ninguna eclosión a temperaturas altas, entonces debe ser la combinación de humedad y temperatura las que contribuyen a un buen desarrollo embrionario en los nidos.

Los nidos de las hembras de *S. aeneus* de Milpa Alta se localizaron en los montículos de tierra construidos por las tuzas (Manríquez-Moran, 1995 y García Collazo, comunicación personal), aunque también se han encontrado los nidos de *S. aeneus* entre los aglomerados de los zacatones (Guillette y Lara-Góngora, 1986). García-Collazo, (datos no publicados) menciona que la temperatura en los nidos a lo largo de día cambia drásticamente y mantienen más o menos constante la humedad. Andrews y Rose (1994), encontraron que la temperatura media corporal de hembras grávidas de *Sceloporus virgatus* y la temperatura de los sitios en los nidos fue muy similar con 25.4°C y 25.2°C respectivamente. La variedad en el tamaño de la camada pudo haber sido dependiente del tamaño y edad de la hembra, como el caso de *Sceloporus scalaris* (Newlin, 1976). Debido a estas diferencias en el tamaño de la camada dependiendo de la temperatura se podría decir que hay un tamaño de nidada óptimo para cada situación ecológica, determinado principalmente por la cantidad de alimento, la capacidad fisiológica del organismo que determina el número de crías que produce cada especie, y el tamaño de la nidada (Potencial reproductivo: Newlin, 1979), también está determinado por un balance de asignación de recursos limitados, la competencia, la evasión de los depredadores y la reproducción (Benabib, 1993).

Desempeño de las crías al nacer.

Velocidad máxima de escape.

En una gran variedad de taxas es bien conocida que las condiciones de incubación influye profundamente en el tamaño de la progenie, en el color, forma, género, comportamiento y habilidad en el desempeño (Shine, 1995). El desempeño de las crías al nacer es una forma alternativa de medir indirectamente el efecto de la temperatura. Es decir, si la termorregulación o el beneficio térmico de la incubación en el cuerpo de la madre de *S. bicanthalis* beneficia el desempeño de los crios al nacer en comparación con la incubación de huevos de *S. aeneus*. Ya que varios autores han señalado que pequeñas diferencias en las temperaturas de incubación de reptiles pueden afectar la calidad de la progenie (Charland, 1995; Shine, 1995). Un ejemplo del desempeño es la velocidad máxima que alcanzan las cías al nacer, esto es muy importante ya que mide indirectamente el desempeño fisiológico (Tabla 28). La velocidad máxima tiene relevancia ecológica como la velocidad de escape a depredadores (Shine, 1985), también una mayor velocidad de carrera puede aumentar el desempeño depredatorio, repercute en la dominancia social y en general en la sobrevivencia (Huey *et al.*, 1989).

Los resultados revelaron que las crías nacidas en cautiverio de Cuicatlán, Nopalillo y Calimaya a las diferentes temperaturas de mantenimiento, no se observaron diferencias significativas en la velocidad de escape (tabla 28). Por el contrario, Shine (1995) menciona que la temperatura corporal seleccionada por hembras grávidas meses antes a la ovoposición afecta la velocidad de la carrera de los crios. Entonces los resultados indican a diferencia de Shine que la velocidad máxima en la carrera es igual sin importar la temperatura a la que se mantuvieron las hembras preñadas. Probablemente debido a que las hembras de *S. bicanthalis* realizaron una buena termorregulación que no afectó el desarrollo de los embriones cuando estos se encontraban en el cuerpo de cada lagartija y que las hembras ovíparas probablemente retuvieron los huevos lo suficiente para ovopositarlos en estadios avanzados para que el desarrollo de los huevos a otras temperaturas diferentes a la materna no afectara el desempeño de los crios, aunque probablemente sí el tiempo de incubación. Esto es muy importante ya que la termorregulación de las hembras en un ambiente con condiciones tan drásticas brinda a la progenie un mejor clima térmicamente. Además

el que no haya habido diferencias en la velocidad máxima de carrera en *S. aeneus* a las diferentes temperaturas de incubación también pudo deberse a que en condiciones naturales en los nidos de esta especie existe una variación alta de la temperatura (García-Collazo, datos no publicados), lo que reflejaría un amplio intervalo de temperaturas a las que los huevos pueden desarrollarse.

Shine (1995), encontró que la velocidad de la carrera en huevos incubados a altas temperaturas (simulación de la temperatura corporal: vivíparos) fue mejor que huevos incubados a bajas temperaturas (simulación de la temperatura del suelo: nidos), pero la velocidad de los críos incubados a altas temperaturas y después transferidos a bajas temperaturas (simulación de retención uterina) fue intermedia entre las dos anteriores. Por tanto, la sensibilidad de la progenie a las diferencias en la temperatura sugiere que la selección de la temperatura en hembras grávidas para mantener su temperatura corporal en el intervalo óptimo para el desarrollo de los embriones favorecería su sobrevivencia y muestra las ventajas de la viviparidad sobre la oviparidad cuando las condiciones ambientales son adversas. Por otro lado si se observo diferencias significativas entre la velocidad máxima de las crías ó también llamada velocidad de escape entre los dos tipos reproductivos; la velocidad de *S. bicanthalis* fue más alta a al de *S. aeneus*, aunque cabe mencionar que el número de datos en las crías ovíparas fue mucho menor. El desempeño en la velocidad de las lagartijas de las localidades ovíparas, puede también ser explicado por el menor tamaño de los críos (Sinervo y Huey; 1990; Benabib, 1993) en comparación con los críos vivíparos (Tabla 29 y 30). Además, parte del desempeño en la velocidad de muchas especies esta dada por la alometría del individuo, lo que permite que cierto desempeño fisiológico sea mejor en individuos grandes que en individuos pequeños como el caso de la velocidad de carrera debido a la diferencia en el cuerpo largo y/o miembros del cuerpo que le permiten avanzar con mayor velocidad, también estas diferencias pueden estar dadas por otras cuestiones morfológicas o fisiológicas (Sinervo y Huey; 1990).

En adultos de diferentes especies de *Geckos* colocados a diferentes temperaturas Huey *et al.* (1989) encontraron que la velocidad de éstos se incrementó proporcionalmente a la temperatura corporal. En este estudio el no encontrar diferencias significativas en la velocidad máxima medida a diferentes temperaturas de incubación y/o mantenimiento. Probablemente debido a que cada lagartija preñada al encontrarse a determinada temperatura ambiental tienen que optimizar su

funcionamiento a dicha temperatura, no importando cual temperatura fuese, ya que los embriones necesitan de un clima térmicamente adecuado en el cuerpo de la madre. Así que cuando las temperaturas son bajas ellas tienen que mantener su cuerpo a ciertas temperaturas que no afecten a sus críos (Beuchat, 1986; Daut y Andrews, 1993). Pero también hay que recordar que existen temperaturas desfavorables como son las bajas temperaturas y más si estas se mantienen constantes como a 24°C en el presente estudio, aunque por la noche las temperaturas en los encierros descendían, aunque los periodos de frío de uno a varios días son ecológicamente más realistas que periodos cortos de frío de unas cuantas horas ó que temperaturas de frío constantes para la incubación (Christian *et al.*, 1986).

Estas temperaturas bajas probablemente son las que pueden promover la retención del embrión en el útero materno de especies ovíparas. En donde la misma presión de las temperaturas bajas sobre las HP puede provocar que éstas dejen de comer y entonces los críos pueden comenzar a recibir poco alimento, ya que como se sabe la temperaturas bajas desacelera el funcionamiento fisiológico de los reptiles. Además, Guillette (1993) menciona que los elevados niveles de progesterona que resultan del estrés generado por las condiciones adversas como las bajas temperaturas, promueven un cambio en las preferencias térmicas de las HP. Estos cambios térmicos promueven una reducción en el consumo de oxígeno (Hipoxia), que a su vez disminuyen la tasa metabólica que amplía el tiempo de retención de los críos debido a una baja fisiológica (estrategia "depresión metabólica), aun cuando el estado de gravidez exija un requerimiento alto de oxígeno para el desarrollo de los embriones (Guillette, 1982; Beuchat, 1986).

Ahora, si la temperatura se incrementa, ellas tendrán que compensar el alimento que consumen para ellas y para sus críos cuando existe una alta optimización fisiológica y el alimento dentro del cuerpo se oxida más rápido. Ahora bien, la temperatura puede jugar un papel importante en el tamaño de los huevos y de la progenie, por un lado tanto temperaturas bajas o muy altas pueden provocar que los huevos sean más pequeños y por tanto el resultado sería individuos más pequeños. Esto mismo puede suceder en temperaturas de mantenimiento para la especie vivípara, debido a la escasa alimentación que los críos recibieron ocasionada por las bajas ó altas temperaturas, ya sea por medio del intercambio de nutrientes dentro del cuerpo de la madre (vivíparas) o por la poca disponibilidad de yema dentro de los huevos en la especie ovípara. Esta

teoría puede ser apoyada por los experimentos de Sinervò y Huey (1990), que removieron la yema de huevos de *S. occidentalis* de una localidad sureña que tenía crías grandes y largas, y que corrían más rápido que la población norteña, que tenía crías chicas. Al remover la yema de los huevos produjeron artificialmente crías de tamaño chico comparables a las norteñas, las cuales no corrieron más rápido que estas últimas. Ya que el tamaño de las crías al nacer generalmente está relacionado con su adecuación, probablemente porque aumenta la supervivencia de los críos y la tasa de crecimiento, ésta última relacionada a que una cría más grande compite más eficientemente por el alimento y el tamaño grande de las crías implica que lleguen a la madurez a una edad más temprana (Benabib, 1993)

Para los críos de Cuicatlán la mejor temperatura de mantenimiento de las hembras preñadas fue la de 32°C, en donde se observa que el peso (g) y la longitud hocico-cloaca (mm) de los críos fue superior a los de 28 y 36°C (tabla 29). En el caso de Nopalillo se observó que las temperaturas altas fueron las mejores (36°C y 32°C); en *S. jarrovi* Mathies y Andrews (1997), encontraron que la temperatura de 35°C fue mejor que la de 32°C, ya que ha esta temperatura el tamaño y el peso de los críos fue superior; Muth (1980), en sus experimentos con huevos de *Dipsosaurus dorsalis*, demostró que la temperatura de incubación utilizada como grupo control de esta lagartija del desierto fue 35 a 36°C, esto refleja las condiciones que imperan en condiciones naturales y que estaban adaptadas a temperaturas altas.

En Calimaya no se observan diferencias en el peso de los críos al nacer, esto pudo deberse a que existe cierta cantidad de alimento disponible dentro del huevo para el desarrollo del embrión y es independiente la temperatura de la cantidad de alimento que el embrión utilice durante su desarrollo (Tabla 29). Pero dependiente de la tasa metabólica del embrión, ya que esta podía encontrarse ya fijada desde antes de la formación de la cáscara del huevo ó fijada desde antes de la ovoposición e incluso puede ser que para todos los huevos ovopositados por una hembra éstos presenten la misma cantidad de alimento (asumiendo que los embriones son del mismo tamaño). Pero el peso puede ser el mismo y no así el tamaño, ya que puede optimizarse el tiempo de desarrollo y la del alimento para ciertas partes del cuerpo, lo que reflejaría estas diferencias en la Longitud hocico-cloaca (LHC) entre los críos incubados a diferentes temperaturas (Tabla 30).

Parece ser que *S. bicanthalis* tiene una mayor adecuación a las variaciones térmicas en el medio ambiente en comparación con *S. aeneus*. Por un lado, los huevos de *S. aeneus* al tratar de ser incubados a diferentes temperaturas hubo algunos que si se desarrollaron y otros que no lo hicieron, posiblemente los que tuvieron sólo la capacidad de soportar las temperaturas altas o bajas constantes sobrevivieron, aunque naturalmente existen grandes cambios térmicos en los nidos de *S. aeneus*. Los experimento de Christian *et al.* (1986), revelaron que los huevos de *Sceloporus undulatus* son capaces de sobrevivir a periodos más o menos largos de frío, pero que a mayores elevaciones la exposición al frío podría aumentar la mortalidad de los huevos. Por su parte Muth (1980), encontró que la temperatura de incubación con condiciones de desarrollo óptimas para *Dipsosaurus dorsalis* fue de 28° a 38°C, con un periodo de incubación de 86 días para la menor temperatura y de 44 días para la temperatura de incubación de 36° a 38°C. Esto podría compararse con las condiciones naturales a las que esta expuesto *S. aeneus*, con bajas y altas temperaturas, pero cabe recordar que esas temperaturas frías no se mantienen durante periodos muy largos.

Datos importantes sobre reproducción.

Según Benabib *et al.* (1997) y Mink y Sites (1996), mencionan que en la localidad de Nopalillo y en las Vigas, Veracruz, probablemente existan poblaciones con individuos vivíparos y ovíparos de *S. bicanthalis*; el trabajo de campo y de laboratorio llevados a cabo desde mayo de 1997 hasta agosto de 1999 y siguiendo los criterios estandarizados para el reconocimiento del tipo reproductivo en reptiles según Blackburn (1993), no hay evidencia que pueda demostrar que existan individuos ovíparos en Nopalillo, Hidalgo.

Según Manríquez-Morán (1995), las hembras de *Sceloporus aeneus* alcanzan la madurez sexual a los 45 mm de LHC, mientras que las de *S. bicanthalis* comienzan a reproducirse al llegar a los 40 mm de LHC. Los datos en este trabajo revelaron que la especie vivípara llega a estar grávida a los 39 mm y la ovípara a los 42 mm. (Tabla 32). Los machos de *S. bicanthalis* comienzan a reproducirse a los 35 mm y *S. aeneus* a los 48 mm de LHC (Hernández, 1995).

Manríquez-Morán (1995), señala que debido a la asincronía reproductora encontrada entre las hembras de *S. bicanthalis* es difícil determinar si un individuo presenta una sola camada o puede reproducirse varias veces al año, y en el caso de *S. aeneus* menciona que en los ovarios de hembras gestantes se encontraron folículos vitelogénicos en desarrollo, lo que podría indicar la existencia de una segunda puesta. Los datos en laboratorio demuestran que *Sceloporus bicanthalis* y *S. aeneus* pueden tener más de una nidada (Tabla 33), además en ambos casos las hembras pueden copular con otros machos para llevar a cabo la fecundación por segunda vez o pueden retener el esperma, ésta hipótesis puede ser apoyada en las observaciones que realizamos en el laboratorio; ya que a las hembras las separamos desde que ingresaron al laboratorio y nunca se juntaron con machos y posterior a su primer puesta, tuvieron otra en donde nunca se aparearon con otros machos. Además Méndez De la Cruz et al. (1988), señala que para el caso de *Sceloporus mucronatus* el cortejo y el apareamiento ocurre antes del comienzo de la vitelogénesis y la fertilización se lleva a cabo mediante el esperma almacenado previamente en el tracto reproductivo de la hembra al igual que en *S. jarrovi* (Goldberg, 1971). Lo que podría esperarse como una retención del esperma (Guillette, 1982), aunque para confirmar este hecho podrían hacerse estudios de parentescos genéticos entre hermanos o de paternidad en el caso de que se tuvieran a ambos padres. También se menciona que *Sceloporus aeneus* encontrado a altas elevaciones en México normalmente tiene una nidada por año, pero hembras en laboratorio a temperaturas más calientes produce hasta dos nidadas; entonces el número de nidadas producidas por año puede ser una respuesta fenotípica a la temperatura (Mathies y Andrews, 1995); esto podría indicar que dependiendo de la calidad térmica del ambiente, tanto *S. aeneus* y *S. bicanthalis* son capaces de producir más de una nidada por año.

Méndez De la Cruz et al. (1998), sugieren que la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus* está dado por tres cambios principales: 1) La transición de la oviparidad a la viviparidad, en donde el grupo *scalaris* provee modelos de esta transición, aunque existen casos de una reversión como en individuos del género *Platysaurus* (*P. capensis* y *P. minor*: ovíparos), los cuales presentan el ciclo reproductivo otoñal característica de lagartijas vivíparas (van Wky y Mouton, 1996); 2) La transición del nacimiento de los críos de otoño a la primavera, el cual está dado por el cambio de los ciclos reproductivos de las hembras de la gestación en verano a invierno, con el nacimiento en primavera de los neonatos, éstos pudieron madurar en el otoño de su primer año de

vida; 3) El cambio de ciclos reproductivos asincrónicos en hembras y machos a ciclos sincrónicos en ambos sexos (ver van Wyk y Mouton, 1996). Los datos de este trabajo aunque no se hizo un estudio histológico, revelaron que *S. bicanthalis* no tiene una estacionalidad reproductiva definida y que puede reproducirse durante todo el año, además que el nacimiento de las crías puede ocurrir a lo largo de todo el año. Además las diferencias en la época reproductiva encontrada en Cuicatlán y Nopalillo demuestran una plasticidad reproductiva de esta especie dependiente del ambiente. Además entre los mecanismos que podrían facilitar la evolución de la viviparidad en referencia a las presiones ambientales según Mathies y Andrews (1996), es la relativa facilidad en los cambios en la duración media en la retención de los embriones dentro de una población; ya que una retención larga de los huevos en el útero materno selectivamente puede ser ventajosa.

Entre uno de tantos factores importantes en la evolución de cualquier carácter en determinada especie, son las presiones selectivas que ejerce el medio ambiente sobre las poblaciones naturales. Estas presiones ambientales pueden estar dadas por cambios en la temperatura, la humedad, la vegetación, el uso del suelo, el tipo de suelo, inundaciones, erupciones volcánicas, etc. Dichos cambios regularmente no son detectados en periodos cortos en alguna investigación, sobre todo si esos cambios ocurrieron hace mucho tiempo o son cíclicos por periodos largos de tiempo, por tal motivo creo que para conocer dichos cambios, es necesario de echar manos de otras disciplinas como es la Edafología, la Geología, la Botánica, la Genética, etc. Por ejemplo, en este estudio la temperatura anual, mensual y la temperatura en los microhábitats no marcaron diferencias entre presiones de climas fríos en Nopalillo (*S. bicanthalis*) y Calimaya (*S. aeneus*), pero el estudio de los pinos determinados y el tipo de suelo encontrado, nos dieron una idea más clara de cómo se comporta regularmente el ambiente en las dos localidades, no sólo en dos o tres años, sino durante mucho tiempo; tiempo que regularmente no dura un estudio. Además, estas fluctuaciones que deben darse por lapsos de tiempo largos "dinámicas caóticas", son las que probablemente mantienen en constante cambio a las poblaciones, y la que mantienen en continua evolución a las especies (May, 1992). Para lagartijas dentro del grupo *scalaris*, al menos la viviparidad pudo desarrollarse relativamente fácil, debido a los pasos intermedios que aparecieron del resultado de reacciones normales preexistentes ó por la facilidad de selección debido a la plasticidad fenotípica (Mathies y Andrews, 1995; 1996).

CONCLUSIONES.

Ambiente Térmico.

La altitud no mostró relación con el tipo reproductivo de *Sceloporus aeneus* como de *S. bicanthalis*; aunque la especie vivípara regularmente habita en las partes altas de las montañas, en cambio la especie ovípara en las laderas bajas de éstas. Cabe mencionar que es necesario realizar estudios altitudinales para determinar donde comienza a desarrollarse una especie y donde comienza la otra.

La temperatura ambiente anual no mostró ninguna relación con el tipo de paridad de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*; las temperaturas en los cuatro sitios fueron muy similares, guardando relación todas ellas con los ambientes templados.

La época reproductiva en las localidades de Milpa Alta y Calimaya coincidieron con los meses de mayor temperatura y el nacimiento de las crías en las localidades ovíparas coincidió con el comienzo de la temporada de lluvias que es el tiempo de mayor abundancia de insectos, en cambio para las localidades vivíparas la época de reproducción se llevó a cabo durante casi todo el año y el nacimiento de las crías se observó prácticamente durante todo el año, además que la época de lluvias se extendió a una mayor cantidad de meses.

El mapeo térmico con los modelos nulos demostró que en las localidades de *S. bicanthalis* se alcanzaron las mayores y más bajas temperaturas en comparación con las localidades ovíparas, lo que demuestra la variabilidad y complejidad del ambiente térmico y el estrés al que se enfrenta *S. bicanthalis*.

Los suelos de Calimaya y Milpa Alta tienen una textura arenosa, en donde el arreglo parcial del suelo permite una buena drenación del agua en la época de lluvias que es la temporada reproductiva para *S. aeneus*, lo que ayuda a mantener una cierta humedad y temperatura y una óptima temperatura ocasionada también por el color claro del suelo. Para Cuicatlán y Nopalillo, el suelo contiene un mayor porcentaje de limos y arcillas lo que podría provocar que estos suelos fácilmente

se inundan en la temporada de lluvias y los colores oscuros aumentan considerablemente la temperatura del sustrato.

Las comunidades vegetales caracterizadas por las especies de pinos en las localidades vivíparas son árboles característicos de lugares con temperatura muy fría, e incluso de temperaturas de congelación, de zonas con influencia de vientos fríos (*Pinus hartwegii* y *Pinus rudis*) y de alta humedad (*Pinus patula*). En cambio las especies de pino de las zonas ovíparas se desarrollan mejor en climas que van del templado a un poco más calientes (*Pinus montezumae*), en zonas de reforestación (*Pinus radiata*) y en zonas perturbadas (*Pinus leiophylla*).

La variación de la temperatura en un mismo microambiente cambia drásticamente a lo largo del día y durante todo el año, en cambio existe mayor homología térmica en los micrositios en las localidades ovíparas; esta diferencia se debe principalmente a la fisonomía de la localidad, factores ambientales y la localización en el gradiente altitudinal del sitio.

Termorregulación.

La T_{set} tomada a diferentes horas del día no difiere en las cuatro poblaciones y en ningún estado reproductivo, excepto HP de Cuicatlán en donde la diferencia probablemente está dada por la casualidad o azar. Las T_{set} promedio para los machos en cada localidad es mayor que para HP y HNP, aunque ligeramente superior la T_{set} promedio para HP que HNP. La T_{set} promedio de los machos de todas las localidades fue muy semejante, por su parte el intervalo de T_{set} para HP vivíparas fue menor que hembras ovíparas y la T_{set} promedio fueron ligeramente mayores en HP, HNP y M de la población de Cuicatlán que para las otras poblaciones y con intervalos menores.

Las T_b de campo fueron muy semejantes entre los diferentes estados reproductivos en cada localidad y las T_b de la población de Milpa Alta tuvo las T_b promedio más altas y Cuicatlán el promedio más bajo, siendo muy semejantes las T_b entre *S. bicanthalis* de Nopalillo y *S. aeneus* de Calimaya, lo que demuestra la relación ambiental entre estas dos localidades y la diferencia drástica térmico-ambiental entre Cuicatlán y Milpa Alta.

Los microhábitats utilizados para termorregular por *S. bicanthalis* en ambas poblaciones fueron cualitativamente más bajos que para las poblaciones de *S. aeneus*, lo que vuelve a confirmar la relación entre la viviparidad y las condiciones térmicas estresantes del ambiente.

Las cuatro poblaciones de lagartijas son termorreguladores activos, debido a que en todos los casos las T_b estuvieron por encima de las T_m en el momento de la captura y además las \bar{d}_b fueron menores a las \bar{d}_a , lo que indica que hay mayor diferencia entre las T_b con respecto a las T_{set} que en relación de las T_b con las T_{set} .

El modelo de Termorregulación de Hertz *et al.*, 1993 demostró que la mejor población termorreguladora es la de Milpa Alta y la población que menor termorregula fue Cuicatlán. En las localidades vivíparas los *M* y *HNP* termorregulan más eficientemente que *HP*, ocasionado principalmente por las desventajas ecológicas que conllevan estar en gravidez como es el peso. En cambio, para las poblaciones ovíparas los mejores termorreguladores fueron las *HP* debido a las ventajas térmicas ambientales y a que necesitan termorregular eficientemente en el corto tiempo que dura la temporada reproductiva en los meses de mayor temperatura y época de lluvias para poder reproducirse por segunda vez.

Los sitios más seleccionados para termorregular en las localidades vivíparas fueron los que les permitieron alcanzar las mayores temperaturas y que además las protegieran contra los factores ambientales como el viento principalmente. Dichos sitios fueron los que se encontraban debajo de arbustos. Por el contrario, en las localidades ovíparas los espacios abiertos fueron los que tuvieron mayor frecuencia de visitas para termorregular.

Efectos de la Termorregulación.

La ventaja de la Termorregulación en lagartijas vivíparas se ve reflejado en la capacidad de parir en un cierto momento sin importar la temperatura en el ambiente y sin que esta influya en el tiempo de desarrollo embrionario, ya que el tiempo en que estas permanecieron preñadas a diferentes

temperaturas de mantenimiento en cautiverio fue muy semejante excepto a 24°C, ya que fue una temperatura muy baja cuando es permanente. En cambio para *S. aeneus* la temperatura tuvo una influencia directa en el tiempo de desarrollo de los embriones (preovoposición y postovoposición).

La temperatura de mantenimiento tuvo un efecto directo en el tamaño de la camada para *S. aeneus*, en donde las temperaturas menores promueven tamaña de camadas más pequeñas, para *S. bicanthalis* la temperatura no influyó en el tamaño de la camada y parece ser que *S. bicanthalis* tiene un mayor número de crías por camada que *S. aeneus*.

S. aeneus tiene dos nidadas por año durante la época reproductiva, habiendo un lapso de tiempo promedio entre nidadas que va de un mes a dos meses. También *S. bicanthalis* probablemente puede tener más de una camada por año, dependiendo de las cualidades del ambiente como es: las cualidades térmicas en un determinado tiempo, temporada de lluvias y sobre todo, el alimento disponible para poder tener una segunda camada.

S. aeneus puede tener más de dos puestas por cada nidada, influenciada principalmente por las cualidades del medio ambiente, pudiendo tener la capacidad de retener huevos cuando las condiciones son desfavorables y ovopositar cuando mejoran las condiciones.

Desempeño de las crías.

La Termorregulación también juega un papel importante en el desempeño de la camada, ya que la efectividad de ésta en las hembras preñadas permite que su progenie tenga el mismo desempeño fisiológico no importando la temperatura de mantenimiento de las hembras, ya que la velocidad máxima de escape de las crías no difirió entre las diferentes camadas en los diferentes tratamientos de temperatura para las poblaciones vivíparas; en cambio, para las poblaciones ovíparas la velocidad varió dependiendo la temperatura de incubación.

La temperatura de mantenimiento de las crías de la población de Cuicatlán, Oaxaca a 28°C mostró ser la mejor temperatura para el crecimiento en el peso y talla, debido a que a mayores temperaturas el desgaste podría ser mayor y que además podrían estar genéticamente adaptadas a bajas

temperaturas. En cambio, para la las crías de la localidad de Nopalillo, Hidalgo la mejor temperatura para el crecimiento fue 32°C pudiendo demostrar también preadaptadas genéticamente a temperaturas más altas que en Cuicatlán.

La temperatura de mantenimiento en las hembras grávidas de *S. bicanthalis* y *S. aeneus* así como la de incubación en esta última especie, tuvo influencia en la morfometría de las crías.

Literatura citada.

- Adolph, C. S. 1990. **Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards.** Ecology, 71 (1): 315 – 327.
- Aguilera, Herrera, N. 1989. **Tratado de Edafología de México. Tomo 1.** Laboratorio de Investigación de Edafología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. Pp. 222.
- Andrews, R. M. and O. J. Sexton. 1981. **Water relations of the eggs of *Anolis aeneus* and *Anolis limifrons*.** Ecology, 62 (3): 556 – 562.
- Andrews, R. M. and B. R. Rose. 1994. **Evolution of viviparity: Constraints on egg retention.** Physiological Zoology, 67 (4): 1006 – 1024.
- Andrews, R. M.; F. R. Méndez-De La Cruz; M. Villagrán-Santa Cruz and F. Rodríguez-Romero. 1999. **Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*.** Journal of Herpetology. 33 (1): 93 – 100.
- Arteta, Regulo L. 1991. **Nueva Edafología.** Segunda Edición. Fontamara. México. Pp. 43 – 89.
- Bakken, George S. 1989. **Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals.** Ecology 70 (4): 922 - 930.
- Bakken, George S. 1992. **Measurement and application of operative and standard operative temperatures in Ecology.** American Zoologist, 32: 194 - 216.
- Bartholomew, A. G. 1982. **Physiological control of body temperature.** In: Gans, C. and Pough, H. F. (Eds.). Biology of the reptilia. Vol. 12. Academic Press, New York. pp. 167 – 204.
- Benabib, M. 1993. **Los vertebrados y las historias de vida.** Ciencias, mayo 7: 23 – 31.
- Benabib, M. and J. D. Congdon. 1992. **Metabolic and water-flux rates of free-ranging tropical lizards *Sceloporus variabilis*.** Physiological Zoology, 65 (4): 788 – 802.
- Benabib, M., K. M. Kjer and J. W. Sites Jr. 1997. **Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and the evolution of viviparity in *Sceloporus scalaris* group (Reptilia, Squamata).** Evolution, 51 (4): 1262 – 1275.
- Beuchat, C. A. 1986. **Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard.** Copeia, 1986 (4): 971 – 979.
- Blackburn, D. G. 1982. **Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria.** Amphibia-Reptilia, 3: 185 – 205.

- Blackburn, D. G. 1992. **Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates.** *American Zoologist*, 32: 313 – 321.
- Blackburn, D. G. 1993. **Standardized criteria for the recognition of reproductive modes in squamate reptiles.** *Herpetologica*, 49 (1): 118 – 132.
- Bogert, C.M. 1949. **Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution.** *Evolución*, 3 (3): 195 – 211.
- Bogert, Charles M. 19???. **How reptiles regulate their body temperature.**
- Camarillo, R. J. L. 1990. **Relationship between reproductive modality and elevational distribution of *Sceloporus aeneus* complex (Sauria: Iguanidae) in the state of México, México.** *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 26 (2): 39 – 54.
- Campbell, T. W. 1995. **Husbandry concerns for pet reptiles.** In *Exotic Animals. A Veterinary Handbook, A Collection of Articles from Veterinary Technician Veterinary Learning Systems.* New Jersey, pp 144 - 146.
- Cowles, R. B. 1958. **Possible origin of dermal temperature regulation.** *Evolution*, 12 (2): 347 – 357.
- Charland, M. B. 1995. **Thermal consequences of reptilian viviparity: Thermoregulation in gravid and nongravid Garter snakes (*Thamnophis*).** *Journal of Herpetology*, 29 (3): 383 – 390.
- Christian, K. A., C. R. Tracy and W. P. Porter. 1986. **The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulatus* eggs.** *Copeia*, 4: 1012 – 1014.
- Christian, K. A. and B. W. Weavers. 1996. **Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal Biology.** *Ecological Monographs*, 66 (2): 139 – 157.
- Critchfield, W. B. and E. L. Little, Jr. 1966. **Geographic distribution of the pines of the world.** U. S. Department of Agriculture, Forest Service. *Miscellaneous Publication*. 991: 1 - 96.
- Daut, E. F. and R. M. Andrews. 1993. **The effect of pregnancy on thermoregulatory behavior of the viviparous lizard *Chalcides ocellatus*.** *Journal of Herpetology*, 27 (1): 6 – 13.
- De Fraipont, M., J. Clobert and R. Barbault. 1996. **The evolution of oviparity with egg guarding and viviparity in lizards and snakes: A phylogenetic analysis.** *Evolution*, 50 (1): 391 – 400.
- DeMarco, V. G. 1992. **Embryonic development times and egg retention in four species of sceloporine lizards.** *Functional Ecology*, 6: 436 – 444.
- DeMarco, V. G. 1993. **Estimating egg retention times in Sceloporine lizards.** *Journal of Herpetology*, 27 (4): 453 – 458.

- DeMarco, V. G. and L. J. Guillette Jr. 1992. **Physiological cost of pregnancy in a viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*)**. The Journal of Experimental Zoology, 262: 383 – 390.
- Duchaufour, P.H. y B. Souchier. 1984. **Edafología 1. Edafogénesis y Clasificación**. Traducción al Español por Ma. Tarsy Carballas Fernández y Modesto Carballas Fernández. Masson. Barcelona, España. Pp. 493.
- Gans, C. and H. F. Pough. 1982. **Physiological Ecology: Its deb to reptilian studies, its value to students of reptiles**. In: Gans, C. y Pough, H. F. (Eds.). Biology of the reptilia. Vol. 12. Academic Press, New York. Pp. 1 – 11.
- García-Alavez, R. 1999. **Características de la flora bacteriana del tracto digestivo bajo en presencia de *Entamoeba invadens*, en una colonia de *Pituophis deppei deppei* (Reptilia; Squamata; Serpentes; Colubridae) en cautiverio**. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma De México, campus Iztacala. Edo de México.
- Gavande, A. Sampat. 1991. **Física de suelos, Principios y Aplicaciones**. Primera Edición. Limusa – Noriega. México. Pp. 131 – 155.
- Godínez- Cano, E. 1985. **Ciclo reproductivo de *Sceloporus megalepidurus* Smith (Reptilia: Sauria: Iguanidae), en la parte oriental de Tlaxcala, México**. Tesis de licenciatura en Biología, ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. de México.
- Goldberg, S. R. 1971. **Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope**. Herpetologica. 27: 123 – 131.
- Gordon, S. M. *et al.* 1982. **Animal Physiology. Principles and Adaptations**. Fourth edition. Macmillan Publishing. New York.
- Grant, W. B. 1990. **Trade- offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, *Sceloporus merriami***. Ecology, 71 (6): 2323 – 2333.
- Guillette, L. J. Jr. 1981a. **Reproductive strategies and evolution of viviparity in two allopatric populations of Mexican lizard, *Sceloporus aeneus***. Ph D. Dissertation University of Colorado, USA.
- Guillette, L. J. Jr. 1981b. **On the occurrence of viviparous and viviparous forms of the lizard *Sceloporus aeneus***. Herpetologica. 38: 94 - 103.
- Guillette, L. J. Jr. 1982. **The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, mexican lizard *Sceloporus aeneus***. Herpetologica, 38 (1): 94 – 103.
- Guillette, L. J. Jr. 1985. **The evolution of egg retention in lizards: A physiological model**. In: Gordon, G. Shine, R. and Ehmann, H. (Eds). Biology of Australian frogs and reptiles. Royal Zoological Society of New South Wales. Sydney, Australia. Pp 379 - 386.

- Guillelte, L. J. Jr. 1993. **The evolution of viviparity in lizards.** *BioScience*, 43 (11): 742 – 751.
- Guillelte, L. J. Jr.; E. R. Jones; K. Fitzgerald and H. M. Smith. 1980. **Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*.** *Herpetologica*, 36 (3): 201 – 215.
- Guillelte, L. J. Jr. and H. M. Smith. 1985. **Cryptic species in the mexican lizard complex, *Sceloporus aeneus*.** *Bulletin of the Maryland herpetological Society*, 21 (1): 1 – 15.
- Guillelte, L. J. Jr. and G. Lara-Gongora. 1986. **Notes on oviposition and nesting in the high elevation lizard, *Sceloporus aeneus*.** *Copeia*, 1986 (1): 232 – 233.
- Harvey, H. P.; R. K. Colwell; J. W. Silvertown and R. M. May. 1983. **Null models in Ecology.** *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 189 – 211.
- Heath, J. E. 1964. **Reptilian thermoregulation: Evaluation of field studies.** *Science*, 146: 784 – 785.
- Hernández-Gallegos, O. 1995. **Estudio comparativo del patrón reproductor de los machos de dos especies de lagartijas emparentadas con distinto modo reproductor: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*.** Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Hertz, P.E. 1992^a. **Evaluating thermal resource partitioning by sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: a field test using null hypotheses.** *Oecología*, 90: 127 – 136.
- Hertz, P.E. 1992^b. **Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* lizards : A field test using null hypotheses.** *Ecology*, 73 (4): 1405 - 1417.
- Hertz, P. E. and R. B. Huey. 1981. **Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola.** *Ecology*, 62 (3): 515 - 521.
- Hertz, P. E.; R. B. Huey and R. D. Stevenson. 1993. **Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question.** *The American Naturalist*, 142 (5): 796 – 818.
- Huey, B. R. 1982. **Temperature, Physiology and Ecology of reptiles.** In: Gans, C. y Pough, H. F. (Eds). *Biology of the reptilia*. Vol. 12. Academic Press, New York. Pp. 25 – 74.
- Huey, B. R.; P. H. Niewiarowski; J. Kaufmann and J. C. Herron. 1989. **Thermal biology of nocturnal ectotherms: Is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures?** *Physiological Zoology*. 62 (2): 488 – 504.
- Huey, B. R.; C. R. Peterson; S. J. Arnold and W. P. Porter. 1989. **Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snake and its thermal consequences.** *Ecology*, 70 (4): 931 - 944.

- Huey, B. Raymond and Erick, R. Pianka. 1977. **Season variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards.** *Ecology*, 58: 1066 – 1075.
- Huey, B. Raymond. 1974. **Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs.** *Science*, 184: 1001 – 1003.
- INEGI. 1998a. Anuario Estadístico del Estado de México. Edición, 1998. México.
- INEGI. 1998b. Anuario Estadístico del Estado de Hidalgo. Edición, 1998. México.
- INEGI. 1998c. Anuario Estadístico del Distrito Federal. Edición, 1998. México.
- INEGI. 1999. Anuario Estadístico del Estado de Oaxaca. Edición, 1999. México.
- Instituto Hidalguense de la Cultura. 1997. **Usos y tradiciones de plantas y animales en la Ranchería del Guajolote del municipio de Epazoyucan, Hidalgo.** Gobierno del Estado de Hidalgo, pp. 16 – 25, 110 – 121.
- Lemos-Espinal, J. A. and R. E. Ballinger. 1992. **Observations on the tolerance to freezing by the lizard, *Sceloporus grammicus*, from Iztaccihuatl Volcano, México.** *Herpetological Review*, 23 (1): 8 – 9.
- Manjarrez, J. and H. Drummond. 1996. **Temperature-limited activity in Garter Snake *Thamnophis melanogaster* (Colubridae).** *Ethology*, 102: 146 – 156.
- Manriquez-Moran, N. L. 1995. **Estrategias reproductoras en las hembras de dos especies hermanas de lacertilios: *Sceloporus aeneus* y *S. bicarthalis*.** Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad nacional Autónoma de México, México.
- Mathies, T. and R. M. Andrews. 1995. **Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: Implications for the evolution of viviparity.** *Oecologia*, 104: 101 – 111.
- Mathies, T. and R. M. Andrews. 1996. **Extended egg retention and its influence on embryonic development and egg water balance: Implication for the evolution of viviparity.** *Physiological Zoology*, 69 (5): 1021 – 1035.
- Mathies, T. and R. M. Andrews. 1997. **Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures?.** *Functional Ecology*, 11: 498 – 507.
- May, R. M. 1992. **El caos en Biología.** *Mundo Científico*, 115 (11): 746 – 754.

- Mendez de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz; Louis J. Guillette and G. Casas-Andreu. 1988. **Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae).** Journal Herpetology, 22 (1): 1 – 12.
- Mendez De La Cruz, F. R., R. Sanchez-Trejo and O. Cuellar. 1995. **Reproductive differences between sympatric oviparous and viviparous mexican spiny lizards.** Biogeographica, 71 (2): 61 – 67.
- Méndez De La Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz and R. M. Andrews. 1998. **Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*.** Herpetologica, 54 (4): 521 – 532.
- Mink, D. G. And J. W. Sites Jr. 1996. **Species limits, phylogenetic relationships, and origins of viviparity in the *scalaris* complex of the lizard genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae: Sauria).** Herpetologica, 52 (4): 551 – 571.
- Muñoz, Iniestra D. 2000. Manual de Edafología. Universidad Nacional Autónoma de México campus Iztacala. Edo. De México. P 3 - 35.
- Muth, A. 1980. **Physiological Ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: Temperature and water relations.** Ecology, 61 (6): 1335 – 1343.
- Newlin, M. E. 1976. **Reproduction in the bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*.** Herpetologica, 32: 171 – 184.
- Ortega, A. and R. Barbault. 1986. **Reproduction in the high elevation mexican lizard *Sceloporus scalaris*.** Journal of herpetology, 20 (1): 111 – 114.
- Palmer, G. Robert y Frederick, R. Troech. 1989. **Introducción a la Ciencia del suelo. Manual de laboratorio.** The Iowa University Press. Colegio de Postgraduados, Chapingo. México. Pp.28, 41 – 46.
- Perry, Jr. J. P. (1991). **The Pines of Mexico and Central America.** Edit. Timber Press, INC. Portland, Oregon, USA. Pp. 231.
- Pough, H. And Gans. 1982. **The vocabulary of reptilian thermoregulation.** In: Gans, C. y Pough, H. F. (Eds). Biology of the reptilia. Vol. 12. Academic Press, New York. p. 17 – 23.
- Qualls, C. P. 1997. **The Effects of Reproductive mode and climate on reproductive success in the Australlian lizard, *Lerista bougainvillii*.** Journal of Herpetology. 31 (1): 60 – 65.
- Qualls, C. P. and R. Shine. 1995. **Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: Evidence from the evolution of viviparity.** Oecologia. 103: 73 – 78.
- Rose, Barbara. 1981. **Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*.** Ecology, 62 (3): 706 – 716.

- Rzedowski, J y G.C. De Rzedowski. 1991. **Flora Fanerogamica del Valle de México, vol. 1.** Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto politecnico Nacional. México, D. F. Pp. 47-53.
- Secretaria de Programación y Presupuesto (SPP). 1980. **Guías para la interpretación de cartografía, Edafología.** Dirección General de Geografía del territorio Nacional y Dirección de Integración de la Información, Secretaria de Programación y Presupuesto. México. Pp 48.
- Shine, R. 1984. **Physiological and ecological question on the evolution of reptilian viviparity.** In: Seymour, R. S., (Eds). Respiration and metabolism of embryonic vertebrates. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/London. Pp 147 – 154.
- Shine, R. R. 1985. **The evolution of viviparity in reptiles: An ecology analysis.** In: Gans, C. and Billet, F. (Eds), Biology of reptilia. Vol. 15. A Wiley-Interscience Publication. pp. 605 – 694.
- Shine, R. 1995. **A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles.** The American Naturalist, 145(5): 809 – 823.
- Shine, R. and J. J. Bull. 1979. **The evolution of live-bearing in lizards and snakes.** The American Naturalist, 113(6): 905 – 923.
- Shine, R. R. and L. J. Guillette Jr.. 1988. **The evolution of viviparity in Reptiles: A physiological model and its ecological consequences.** Journal Theoretical. Biol., 132: 43 – 50.
- Sinervo, B. and R. B. Huey. 1990. **Allometric engineering: An experimental test of the causes of interpopulational differences in performance.** Science, 248: 1106 – 1109.
- Sites, J. W., J.W. Archie, C.J. Cole and O. Flores-Villela. 1992. **A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies.** Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 213: 1-110.
- Smith, H. M. and W. P. Hall. 1974. **Contributions to the concepts of reproductive cycles and the Systematics of the *scalaris* group of the lizard genus *Sceloporus*.** Great Basin Naturalist, 34 (2): 97 – 104.
- Soil Survey Staff. 1995. **Claves para la Taxonomía de suelos, versión 1994.** Traducción de Carlos A. Ortiz Solorio, Ma. Del Carmen Guitierrez Castorena y Jose Luis Garcia Rodriguez. Primera edición en Español, 1995. Publicación especial 3, Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo (S.M.C.S). Chapingo, México. 306 pp.
- Sorci, G., J. Clobert and S. Belichon. 1996. **Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*.** Journal of Animal Ecology, 65: 781 – 790.
- Tinkle, D.W. and W. J. Gibbons. 1977. **The distribution and Evolution of viviparity in reptiles.** Museum of Zoology, University of Michigan, 154: 1 – 55.

- Tracy, R. C. and K. A. Christian. 1986. **Ecological relations among space, time and thermal niche axes.** *Ecology*, 67 (3): 609 – 615.
- Van Wyk, J. H., P. le F. N. Mouton. 1996. **The reproductive cycles of the oviparous lizards *Platysaurus capensis* and *P. minor*: evidence supporting a viviparity-oviparity reversal in the Cordylidae.** *Amphibia-Reptilia*. 17: 115 – 129.
- Villamar-Duque, T. E. 1998. **Contribución al conocimiento de las preferencias térmicas en Anguidos (Reptilia, Sauria).** Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México campus Iztacala, Edo. De México.
- West-Eberhard, M. J. 1989. **Phenotypic plasticity and the origins of diversity.** *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249 – 278.
- Wiens, John, J. 1993. **Phylogenetic relationships of Phrynosomatid lizards and monophyly of the Sceloporus Group.** *Copeia*. 1993 (2): 287 - 299.
- Wiens, John, J and T. W. Reeder. 1997. **Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence.** *Herpetological Monographs*. 11: 1 - 101.
- Wikramanayake, E. D. and G. L. Dryden. 1993. **Thermal ecology of habitat and microhabitat use by sympatric *Varanus bengalensis* and *V. salvator* in Sri Lanka.** *Copeia*, 1993 (3): 709 – 714.
- Zug, R. G. 1993. **Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles.** Academic Press. E.U.A.