2009B / 2014A 206529682

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

"Esfuerzo reproductor y ecología térmica de dos especies vivíparas del género *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) de México"

TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD DE TESIS
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
PRESENTA

FRANCISCO JAVIER MUÑOZ NOLASCO

ZAPOPAN, JALISCO AGOSTO DE 2015

Universidad de Guadalajara

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Coordinación de Carrera de la Licenciatura en Biología

C. FRANCISCO JAVIER MUÑOZ NOLASCO.
PRESENTE

Manifestamos a usted, que con esta fecha, ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: **"Esfuerzo reproductor y ecología térmica de dos especies vivíparas del género *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) de México"**, para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos, que ha sido aceptado como director de dicho trabajo a: **Dr. Fausto Méndez de la Cruz** y como asesor a: **Dra. Claudia Aurora Uribe Mú.**

Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 20 de marzo de 2015

DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

COMITE DE TITULACION
LICENCIATURA EN BIOLOGIA

DRA. CLAUDIA AURORA URIBE MÚ.
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

FORMA F

Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha.
Presidente del Comité de Titulación.
Licenciatura en Biología.
CUCBA.
Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad **Tesis e informes**, opción **Tesis** con el título: **"Esfuerzo reproductor y ecología térmica de dos especies vivíparas del género *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) de México"** que realizó el pasante **Francisco Javier Muñoz Nolasco**, con número de código **206529682**, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente
Las Agujas, Zapopan, Jalisco. 23 de junio de 2015.

Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz
Director del trabajo

Dra. Claudia Aurora Uribe Mú
Asesora

COMITE DE TITULACION
LICENCIATURA EN BIOLOGIA

Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dr. Sergio Guerrero Vázquez		10/JUL/2015
M. C. Verónica Carolina Rosas Espinoza	Verónica Rosas	10/Jul/2015
Biól. Martha Elizabeth Anguiano Santana	Martha Anguiano	10-jul-15
Dra. Claudia Aurora Uribe Mú		10/Julio/2015

140715

“En biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución.”
THEODOSIUS DOBZHANSKY (1900-1975)
Genetista estadounidense de origen ruso

A mis padres,
Juan Javier Muñoz Tenorio y Sara Judith Nolasco Romo.

A Marbella Fernández Salgado, mi amiga y compañera de vida.

Agradecimientos

A la **Universidad de Guadalajara**, mi alma máter, por proveerme de los conocimientos y aptitudes para desempeñarme profesionalmente, y a todos los profesores y compañeros del **Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias** con quienes aprendí y compartí experiencias.

Al **Instituto de Biología** de la **Universidad Nacional Autónoma de México**, por recibirme durante la estancia de investigación que me permitió terminar de desarrollar esta tesis y acercarme más al estudio de la herpetofauna.

A la **Dra. Margarita Martínez Gómez**, del **Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC)**, de la **Universidad Autónoma de Tlaxcala**, por las facilidades brindadas para el uso de las instalaciones de la **Estación Científica La Malinche**.

Al programa ***Macrosystems Biology*** de la ***National Science Foundation*** **(NSF)**, EE. UU., por el apoyo en equipo otorgado al proyecto número **10555**.

Para esta investigación se contó con una extensión de permiso de colecta científica por parte de la **Dirección General de Vida Silvestre (DGVS)** de la **Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat)**, **(folio FAUT 0074)**, emitido a nombre del **Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz**.

Agradecimientos

A mi director de tesis, el doctor **Fausto R. Méndez de la Cruz**, y a los doctores **Daniel Cruz Sáenz** y **Edith Xio Mara García García**, por darme la oportunidad de emprender mi camino en la investigación científica, ofreciéndome siempre su apoyo, consejo y experiencia.

A mi asesora, la doctora **Claudia Aurora Uribe Mú**, por sus valiosas observaciones, comentarios y sugerencias sobre este trabajo, así como por todo el apoyo académico brindado. Así mismo, quiero agradecer a mis sinodales, el doctor **Sergio Guerrero Vázquez**, la maestra **Verónica Carolina Rosas Espinoza** y la maestra **Martha Elizabeth Anguiano Santana**, por la revisión del manuscrito y los acertados comentarios y sugerencias sobre el mismo.

A mis colegas y amigos de la Universidad de Guadalajara: **Oscar Jair Rodríguez Ruvalcaba**, **Isaac Enrique Terrones Ferreiro**, **Santiago Cortés Vázquez**, **Daniel Pérez Lozano**, **Jonathan Eduardo Beas Zepeda**, **Jonathan Justo Prieto**, **Iván Alejandro Coffeen Calvario**, **Miguel Veliz Pérez** y **Juan Daniel Muñoz Nolasco**, por su apoyo en campo, y a **Marbella Fernández Salgado**, por asistirme con el procesamiento de los ejemplares en laboratorio. A **José Luis Barragán Ramírez**, por facilitarme, en varias ocasiones, la literatura científica que necesitaba. De igual manera, quisiera agradecer a **Jesús González Romero** y a **Alejandro Estrada Manzo** por su amistad y por aquellas provechosas conversaciones que me ayudaron a crecer como persona y como profesionista.

A mis colegas y amigos de la Universidad Nacional Autónoma de México: **Diego M. Arenas Moreno**, **Oscar Alberto Rodríguez Aguilar**, **Luis Alberto Rodríguez Miranda**, **Oscar Romero Báez**, **Marcos García Pareja**, **Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez** y **Rafael A. Lara Reséndiz**, por el enorme apoyo prestado durante el trabajo de campo y de laboratorio, por enriquecer este trabajo con valiosas ideas y comentarios, y por el grato recibimiento que me brindaron durante mi estancia en el Instituto de Biología.

Asimismo, quiero dar las gracias a **Luis Oceguera Arana**, administrador del Parque Ecoturístico El Tecolote, por las facilidades otorgadas para el hospedaje en el sitio de estudio de Mazamitla, y a **Santiago Cortés Vázquez**, por proporcionar alojamiento en la localidad de Ferrería de Tula. También quisiera agradecer a **Cesar Muñoz Tenorio** por la "Beca Mute®" para Prácticas Profesionales, la cual fue de gran ayuda durante mi estancia en la Ciudad de México.

De manera muy especial, quiero externar un profundo agradecimiento a mis padres, **Juan Javier Muñoz Tenorio** y **Sara Judith Nolasco Romo**, por todo el tiempo, paciencia y amor incondicional que me han dedicado, y por la vida que me dieron; espero algún día poderles retribuir con creces su esfuerzo. Y a **Marbella Fernández Salgado**, por su amor, apoyo y confianza, por el camino que hemos recorrido juntos, y por la vida que aún nos queda por compartir.

Finalmente, a todas las lagartijas que formaron parte de este estudio, pues fueron ellas quienes tuvieron que soportar las largas sesiones de laboratorio y toma de datos. Confío en que la información obtenida aquí será de utilidad para profundizar en la biología de estas y otras especies de reptiles de México.

Contenido

Resumen 1

Abstract 2

Capítulo I: Introducción General 3

1.1 Sistemática del género *Plestiodon* Duméril & Bibron, 1839 5

1.2 Especies en estudio 5

1.3 Objetivo general 7

1.4 Métodos 7

1.4.1 Sitios de estudio 7

1.4.2 Trabajo de campo 10

1.4.3 Trabajo de laboratorio 11

1.5 Resultados generales 12

Capítulo II: Esfuerzo Reproductor 13

2.1 Introducción 13

2.2 Hipótesis 15

2.3 Objetivos 15

2.4 Material y métodos 15

2.5 Resultados 18

2.5.1 Características morfométricas generales 18

2.5.2 Características reproductoras 18

2.6 Discusión 26

2.7 Conclusiones 30

Capítulo III: Ecología Térmica 31

3.1 Introducción 31

3.2 Hipótesis 33
3.3 Objetivos 33
3.4 Material y métodos 33
3.5 Resultados 36
3.5.1 Ocupación de microhábitat 36
3.5.2 Horario de actividad 37
3.5.3 Termorregulación 40
3.6 Discusión 52
3.7 Conclusiones 56
Capítulo IV: Desempeño Locomotor 58
4.1 Introducción 58
4.2 Hipótesis 59
4.3 Objetivos 59
4.4 Material y métodos 59
4.5 Resultados 61
4.6 Discusión 66
4.7 Conclusiones 69
Literatura Citada 70
Anexo A: Glosario 86
Anexo B: Características reproductoras de algunas especies del grupo *Plestiodon brevirostris* 94
Anexo C: Esquema y definición de las variables morfométricas utilizadas 96

Índice de tablas

Tabla 2.1. Características reproductoras de *P. brevirostris* y *P. dugesii*……..19

Tabla 2.2. Coeficientes de correlación de las características reproductoras de *P. brevirostris* y *P. dugesii*……20

Tabla 2.3. Efecto del peso de las hembras de *P. brevirostris* y *P. dugesii* sobre las características de las camadas……...23

Tabla 3.1. Parámetros térmicos de *P. brevirostris* y de las dos poblaciones estudiadas de *P. dugesii*……...45

Tabla 3.2. Tolerancias térmicas de *P. brevirostris* y *P. dugesii*……51

Tabla 4.1. Resultados del PCA basado en caracteres morfométricos de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii*……...63

Índice de figuras

Fig. 1.1. *Plestiodon brevirostris* (Günther, 1860)……...6

Fig. 1.2. *Plestiodon dugesii* (Thominot, 1883)……...7

Fig. 1.3. Dos vistas de la localidad de colecta de *P. brevirostris* en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala……..9

Fig. 1.4. Localidades de colecta de *P. dugesii* en el estado de Jalisco……..10

Fig. 2.1. Vista dorsal de una hembra gestante de *P. dugesii* y un macho adulto……..16

Fig. 2.2. Relación entre la LHC de las hembras reproductoras y el tamaño de camada de *P. brevirostris*……...…….20

Fig. 2.3. Relación entre la LHC de las hembras reproductoras y el tamaño de camada de *P. dugesii*……...……21

Fig. 2.4. Gráficas de correlación lineal de las características reproductoras de *P. dugesii*.....22

Fig. 2.5. Relación de la LHC de las hembras progenitoras y el peso medio de las crías de *P. brevirostris* y *P. dugesii*……24

Fig. 2.6. Relación entre el peso medio de las crías y el tamaño de camada de *P. brevirostris*……25

Fig. 2.7. Relación entre el peso medio de las crías y el tamaño de camada de *P. dugesii*……...25

Fig. 3.1. Microhábitat registrado para *P. brevirostris* y *P. dugesii* en sus respectivas localidades…….37

Fig. 3.2. Horario de actividad observado para *Plestiodon brevirostris*……38

Fig. 3.3. Horario de actividad observado para *Plestiodon dugesii*……38

Fig. 3.4. Gráfica de regresión del modelo térmico de PVC y un individuo de *P. brevirostris*……39

Fig. 3.5. Gráfica de regresión de la temperatura corporal de *P. brevirostris* y la temperatura del sustrato……40

Fig. 3.6. Gráfica de regresión de la temperatura corporal de *P. brevirostris* y la temperatura del aire……...41

Fig. 3.7. Temperaturas corporales de hembras, machos y jóvenes de *P. brevirostris*……42

Fig. 3.8. Gráfica de dispersión de la temperatura corporal de *P. dugesii* y la temperatura del sustrato……..43

Fig. 3.9. Gráfica de regresión de la temperatura corporal de *P. dugesii* y la temperatura del aire……43

Fig. 3.10. Temperaturas corporales en campo de hembras, machos y jóvenes de *P. dugesii*……...44

Fig. 3.11. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población estudiada de *P. brevirostris*……..……..46

Fig. 3.12. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población de Mazamitla de *P. dugesii*……..……..47

Fig. 3.13. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población de Tapalpa de *P. dugesii*……...…….....47

Fig. 3.14. Temperaturas operativas por hora en la localidad de *P. brevirostris*……...48

Fig. 3.15. Temperaturas operativas por hora de la población de *P. dugesii* de Mazamitla……..48

Fig. 3.16. Temperaturas operativas por hora de la población de *P. dugesii* de Tapalpa……..49

Fig. 3.17. Temperaturas mínimas críticas de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii* estudiadas……..51

Fig. 3.18. Temperaturas máximas voluntarias de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii* estudiadas……..52

Fig. 4.1. Gráfica de correlación de la longitud hocico cloaca y la resistencia de los ejemplares de *P. brevirostris* durante los experimentos de desempeño locomotor……..62

Fig. 4.2. Gráfica de correlación de la longitud hocico cloaca y la resistencia de los ejemplares de *P. dugesii* durante los experimentos de desempeño locomotor…….62

Fig. 4.3. Valores de los dos primeros ejes del PCA de las variables morfométricas de *P. brevirostris* y *P. dugesii*……64

Fig. 4.4. Relación entre los valores del componente principal 1 y la resistencia en *P. brevirostris*……..…..65

Fig. 4.5. Relación entre los valores del componente principal 3 y la resistencia en *P. brevirostris*……...65

Fig. 4.6. Relación entre los valores del componente principal 3 y la resistencia en *P. dugesii*……...66

Resumen

Las características de historia de vida en reptiles, y en particular en lagartijas, pueden variar considerablemente entre especies y poblaciones, en función de factores tanto genéticos como ambientales. En este estudio se utilizaron dos especies cercanas del género *Plestiodon* (*P. brevirostris* y *P. dugesii*), ambas vivíparas y endémicas a México, a fin de comparar la inversión reproductora en términos de masa relativa de camada (MRC) y de sus capacidades fisiológicas de termorregulación y desempeño locomotor. La inversión reproductora de *P. dugesii* fue mayor a la de *P. brevirostris*, tanto en MRC como en tamaño y peso de camada; sin embargo, la talla y peso de las crías de *P. brevirostris* resultaron mayores que las de *P. dugesii*. Asimismo, se detectó un *trade-off* entre el peso medio de las crías de *P. dugesii* y el tamaño de camada.

Los distintos parámetros de termorregulación y tolerancia térmica de ambas especies fueron similares a aquellos registrados para otros representantes del género. Ambas especies presentaron una alta eficiencia en la termorregulación (*E*), esto a pesar de la baja calidad térmica del ambiente (d_e). Aunque no se encontraron diferencias en la precisión de la termorregulación (d_b) de hembras gestantes y no gestantes, las hembras gestantes de *P. brevirostris* mostraron ser más eficientes termorreguladoras, mientras que en *P. dugesii* las hembras no gestantes tuvieron índices de eficiencia más altos.

Tampoco se detectaron diferencias en el desempeño locomotor (medido como resistencia) de acuerdo a la condición reproductora de las hembras. Contrario a las expectativas, las diferencias morfométricas en las extremidades de estas lagartijas resultaron ser de relevancia en determinar sus capacidades de locomoción. En el caso concreto de *P. brevirostris*, la resistencia aumentó respecto a la longitud hocico-cloaca de los individuos, sugiriendo un aumento ontogenético en el desempeño locomotor.

A pesar de la cercanía filogenética de ambas especies y de sus similitudes morfológicas y ecológicas, se encontraron contrastes sustanciales entre ellas y respecto a otros lacertilios emparentados. Los resultados obtenidos aquí resaltan la importancia de integrar aspectos evolutivos y ecológicos en este tipo de estudios.

Palabras clave: características de historia de vida, inversión reproductora, termorregulación, desempeño locomotor, grupo *Plestiodon brevirostris*.

Abstract

Life-history traits in reptiles, and particularly in lizards, may vary greatly among species and even populations, depending on both genetic and environmental factors. In this study, two close species of scincid lizards of the genus *Plestiodon* (*P. brevirostris* and *P. dugesii*), the two viviparous and endemic to Mexico, were used as biological models in order to compare their reproductive investment in terms of relative litter mass (RLM) and their physiological capacities of thermoregulation and locomotor performance. The reproductive investment of *P. dugesii* was higher than that of *P. brevirostris* in terms of RLM, as well as in litter size and mass; however, offspring size and mass of *P. brevirostris* were higher than that of *P. dugesii*. Furthermore, a trade-off between mean weight of neonates and litter size was detected in *P. dugesii*.

The various thermoregulation and thermal tolerance parameters of both species were similar with those reported in literature for other members of the genus. Both species also showed high effectiveness of thermoregulation (*E*) despite the low thermal environment quality (d_e). Even when no differences on accuracy of thermoregulation (d_b) where found between pregnant and non-pregnant females, pregnant females of *P. brevirostris* presented a higher value of effectiveness of thermoregulation, whereas non-pregnant females of *P. dugesii* had higher rates of effectiveness of thermoregulation.

No differences on locomotor performance (measured as endurance) were found according to female reproductive condition. Against expectations, morphometric differences of the limbs of these lizards resulted significant on determining their locomotor capacities. In the case of *P. brevirostris*, endurance increased regarding snout-vent length, suggesting an ontogenetic increment in locomotor performance.

Although both species are phylogenetically very close to each other and have similar morphological and ecological traits, substantial contrasts among them and other related lizards were found. Results obtained here highlight the importance of integrating evolutionary and ecological aspects in this kind of studies.

Key words: life-history traits, reproductive investment, thermoregulation, locomotor performance, *Plestiodon brevirostris* group.

Capítulo I: Introducción General

Los reptiles modernos son el resultado de millones de años de evolución, y comprenden un diverso conjunto de linajes con intrincadas adaptaciones para un estilo de vida de "baja energía". Al estar libres de las demandas que implica el alto consumo energético impuesto a animales endotérmicos, una variedad de arreglos de formas, tamaños y aspectos ecológicos han evolucionado dentro de los distintos grupos de reptiles (Shine, 2006).

El número y tamaño de las crías, la distribución por edades del esfuerzo reproductor y su relación con la mortalidad de los adultos, así como la variación de esas características entre la progenie de un individuo, constituyen las características de historia de vida de los organismos (Stearns, 1976). Muchas de las características de historia de vida con las cuales los reptiles difieren de vertebrados endotérmicos (*e. g*. tamaño pequeño de las crías, grandes tamaños de camada y eventos reproductores poco frecuentes) son consecuencias de la ectotermia, las cuales reflejan la libertad de estos organismos ante las limitantes que impone la conservación de calor sobre la talla corporal y el almacenamiento de energía (Shine, 2005). En el caso concreto de lacertilios, las características de historia de vida pueden variar entre especies y poblaciones. Algunos autores (*e. g*. Tinkle, 1969; Tinkle *et al*., 1970) han buscado explicaciones adaptativas para los patrones de historia de vida con base en predicciones de la teoría de historias de vida; otra aproximación, un poco más reciente, se ha enfocado a estudiar la influencia del tamaño corporal y la filogenia en la variación de estos patrones (*e. g*. Stearns, 1984; Dunham y Miles, 1985). Aunado a lo anterior, Adolph y Porter (1993) destacaron que la plasticidad de las historias de vida en lagartijas responde también a causas ambientales a menudo ignoradas por estas dos corrientes de estudio. En poblaciones naturales de lagartijas, los fenotipos de historias de vida son afectados por distintos factores ambientales, entre ellos la temperatura, la disponibilidad de alimento y la humedad (Ballinger, 1977; Jones *et al*., 1987; Sinervo y Adolph, 1989; Abell, 1999).

La termorregulación es de importancia para la supervivencia y adecuación biológica (*fitness*) de los ectotermos, ya que los procesos fisiológicos en este tipo de animales se ven optimizados dentro de una gama relativamente estrecha de temperaturas corporales (Besson y Cree, 2010). La reproducción no es la excepción, y en reptiles, en particular, la temperatura juega

un papel decisivo sobre ella en, por ejemplo, la determinación del sexo (Ciofi y Swingland, 1997; Ji *et al*., 2006), la evolución del modo reproductor vivíparo (Shine, 1995; Méndez-de la Cruz *et al*., 1998), los ciclos reproductores de los machos (Sun *et al*., 2011), la estacionalidad del parto u oviposición (Shine y Downes, 1999), el fenotipo de las crías (Shine y Downes, 1999; Ji *et al*., 2006), la producción de biomasa (productividad, *sensu* Meiri *et al*., 2011) e incluso en el propio éxito reproductor (Rock *et al*., 2000).

El desempeño locomotor (*i. e*. las capacidades de locomoción en términos de velocidad o resistencia de carrera) ha sido vinculado con la temperatura corporal e, incluso, con las temperaturas predominantes durante el desarrollo embrionario en reptiles (Hertz *et al*., 1988; Kaufmann y Bennett, 1989; Braña y Ji, 2000; Angilleta, Jr., *et al*., 2002; Watson y Formanowicz, 2012). Del mismo modo, la carga reproductora (*i. e*. la masa relativa de nidada/camada) de hembras grávidas, en la mayoría de los casos, influye de manera negativa sobre el desempeño locomotor (Cooper, Jr., *et al*., 1990; Olsson *et al*., 2000; Shine, 2003a, b). Debido a que las capacidades locomotoras pueden verse limitadas por la temperatura y la carga reproductora, dichos estudios han abordado el concepto como punto de inflexión entre la biología reproductora y la termorregulación en reptiles. De esta manera, el desempeño locomotor ha adquirido representatividad en la literatura sobre fisiología y ecología al ser asociado a la supervivencia de los organismos (Garland y Losos, 1994).

A pesar de la importancia que la temperatura ejerce sobre la ecología y fisiología de las lagartijas, sus efectos sobre las historias de vida han recibido escasa atención formal hasta hace poco (Adolph y Porter, 1993; Rock *et al*., 2000; Meiri *et al*., 2011). En ese sentido, la estimación de algunas características de historia de vida, así como de diversos parámetros ecofisiológicos, ha mostrado ser útil para determinar la vulnerabilidad intrínseca de ciertas poblaciones de reptiles ante declives y posibles extirpaciones (Webb *et al*., 2002; Tracy *et al*., 2006; Sinervo *et al*., 2010; Govindarajulu *et al*., 2011). Lo anterior resalta la necesidad de realizar estudios de este tipo en especies endémicas, sobre todo de aquellas de distribución restringida o que ocupan hábitats sujetos a demasiada presión antropogénica. El propósito de este trabajo es aportar información acerca de la biología térmica y reproductora de dos especies de lagartijas vivíparas del género *Plestiodon* (*P. brevirostris* y *P. dugesii*), ambas endémicas a México.

1.1 Sistemática del género *Plestiodon* Duméril & Bibron, 1839

Anterior a los trabajos de Griffith *et al*. (2000) y Smith (2005), las lagartijas que actualmente forman parte del género *Plestiodon* Duméril & Bibron, 1839 se incluían en el género *Eumeces* Wiegmann, 1834, el cual es ahora asignado solamente a especies del norte de África. *Plestiodon* (*sensu stricto*) se distribuye en el este de Eurasia hasta Norte y Centroamérica; de las aproximadamente 43 especies reconocidas a nivel mundial, 21 se encuentran en México (Brandley *et al*., 2011; Wilson *et al*., 2013).

El grupo *P. brevirostris* comprende 12 especies: *P. bilineatus* (Tanner, 1958), *P. brevirostris* (Günther, 1860), *P. colimensis* (Taylor, 1935), *P. copei* (Taylor, 1933), *P. dicei* (Ruthven & Gaige, 1933), *P. dugesii* (Thominot, 1883), *P. indubitus* (Taylor, 1933), *P. lynxe* (Wiegmann, 1834), *P. ochoterenae* (Taylor, 1933), *P. parviauriculatus* (Taylor, 1933), *P. parvulus* (Taylor, 1933) y *P. sumichrasti* Cope, 1866 (Feria-Ortiz *et al*., 2011; Brandley *et al*., 2012), todas ellas endémicas a territorio mexicano (salvo por *P. sumichrasti*, la cual también se distribuye en Belice, Guatemala y Honduras). La mayoría de las especies que componen este grupo habitan bosques templados de regiones montañosas y altiplanos (Robinson, 1979), y en ellas predomina el modo reproductor vivíparo (Ramírez-Bautista *et al*., 1998; Goldberg, 2002; Feria-Ortiz *et al*., 2007; López-Hernández *et al*., 2008).

Debido a su gran diversidad ecológica y evolutiva, las especies de *Plestiodon* han sido empleadas recurrentemente como modelos para responder algunas interrogantes ecológicas, fisiológicas, etológicas, ontogenéticas, biogeográficas y evolutivas (*e. g*. Martoff, 1956; Tanner, 1957; Evans, 1959; Fitch, 1964; Vitt y Cooper, Jr., 1989; Goldberg, 2002; Richmond y Reeder, 2002; Goodman, 2006; Richmond y Jockusch, 2007; Pike *et al*., 2007; Bateson *et al*., 2011; Brandley *et al*., 2011; Cruz-Sáenz *et al*., 2011; Watson y Gough, 2012).

1.2 Especies en estudio

***Plestiodon brevirostris* (Günther, 1860)** (Fig. 1.1) es una lagartija de hasta 70 mm de longitud hocico-cloaca (LHC) en machos y 73 mm de LHC en hembras (Dixon, 1969). Esta especie se distribuye en los estados de Puebla, Tlaxcala, Guerrero y Oaxaca. Sin embargo, Feria-Ortiz *et al*. (2011) mencionan que este linaje está compuesto por tres subclados fuertemente

soportados que, además, coinciden con las provincias fisiográficas de Morrone *et al*. (2002): uno en el estado de Guerrero, otro en Puebla y Tlaxcala, y otro más en Oaxaca.

Plestiodon brevirostris presenta un patrón reproductor otoñal y asincrónico. La vitelogénesis ocurre entre los meses de junio y octubre, mientras que la ovulación y fertilización suceden en noviembre, de modo que el desarrollo embrionario se extiende desde este mes hasta la primavera (Chávez, 2012). Esta especie aparece en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en la categoría de preocupación menor (LC, "*Least Concern*") (Canseco-Márquez *et al*., 2007). De acuerdo a la medida de vulnerabilidad ambiental (*Environmental Vulnerabiliy Score*, EVS) propuesta por Wilson *et al*. (2013) para las especies de reptiles de México, esta especie se encuentra en la categoría media de vulnerabilidad a la degradación del ambiente, con un valor de 11.

Figura 1.1. *Plestiodon brevirostris* (Günther, 1860). Fotografía por Francisco Javier Muñoz Nolasco.

***Plestiodon dugesii* (Thominot, 1883)** (Fig. 1.2) presenta una talla menor a la de *P. brevirostris*, con 66 mm de LHC en machos y 69 mm en hembras (Dixon, 1969). Su ámbito de distribución es relativamente restringido, abarcando solamente parte de los estados de Guanajuato, Michoacán y Jalisco, en altitudes superiores a los 2000 m (Flores-Villela y Santos-Barrera, 2007; Feria-Ortiz *et al*., 2011).

Existe poca información respecto a la biología y ecología de esta especie. Rosas-Espinoza *et al*. (2014) mencionan la presencia de varios individuos de *P. dugesii* dentro de madrigueras de tuza (*Pappogeomys bulleri*), localizadas entre los 1922 y los 2441 msnm en Sierra de Quila, Jalisco. *P. dugesii* se encuentra en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 en la categoría de Protección Especial (Pr) (Semarnat, 2010), y en la UICN en la categoría de Vulnerable (VU B1ab (iii)) (Flores-Villela y Santos-Barrera, 2007). Esta especie se ubica en la categoría alta de riesgo según los criterios de Wilson *et al*. (2013), con un EVS de 16.

Figura 1.2. *Plestiodon dugesii* (Thominot, 1883). Fotografía por Francisco Javier Muñoz Nolasco.

1.3 Objetivo general

Comparar la inversión reproductora, los parámetros de termorregulación y tolerancia térmica, así como el desempeño locomotor de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

1.4 Métodos

1.4.1 Sitios de estudio

Los datos aquí mostrados fueron obtenidos de muestreos realizados durante los años 2013 y 2014 en tres diferentes localidades: una para *P. brevirostris* (Volcán La Malinche, Tlaxcala; 2014) y dos para *P. dugesii* (municipios de Mazamitla y Tapalpa, Jalisco; 2013 y 2014). Se

eligieron estos sitios de muestreo al corroborar, mediante visitas prospectivas, la presencia de poblaciones de las especies de interés.

1. **Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala.** Localizado en la zona centro-oriente de México, este volcán se encuentra ubicado en los estados de Puebla y Tlaxcala, siendo este último el que posee la mayor parte. Alcanza una altitud de 4461 m, siendo la quinta elevación de la Cordillera Volcánica Transmexicana. Presenta tres tipos climáticos: templado subhúmedo con lluvias en verano, desde sus faldas a los 3000 msnm, donde se encuentran las comunidades de *Quercus* y *Pinus*; semifrío, desde los 3000 a los 4000 m de altitud, en el que se desarrollan *Pinus*, *Alnus* y *Abies*, y por encima de los 4000 m se encuentra un clima frío, en el que predomina el zacatonal de alta montaña (Villers *et al*., 2006). El esfuerzo de muestreo en esta localidad se concentró a lo largo de la brecha que conduce de la Estación Científica La Malinche al municipio de Ixtenco, en la ladera oriente del volcán (19°14'05"N, 97°56'24"O, 2700 a 3000 msnm), en el borde entre el bosque de pino-encino y algunas zonas agrícolas (Fig. 1.3). Esta zona se ha visto afectada, durante los últimos años, por el impacto antropogénico ocasionado por el cambio de uso de suelo, la tala inmoderada y los incendios forestales (Piñaza y Hernández, 2011), así como por la desecación de algunos cauces naturales.

Figura 1.3. Dos vistas de la localidad de colecta de *P. brevirostris* en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. Fotografías por Francisco Javier Muñoz Nolasco.

2. **Mazamitla, Jalisco.** Se localiza en la porción meridional del estado de Jalisco, al sur del Lago de Chapala, dentro de zona montañosa conocida como Sierra del Tigre. Los muestreos se realizaron, específicamente, en los alrededores de la barranca El Tecolote (también conocida como El Volantín), ubicada en la zona limítrofe de los municipios de Mazamitla y Valle de Juárez (19°54'43.25"N, 102°59'3.52"W), a una altitud promedio de 2400 m. De acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1988), el clima de esta localidad es templado subhúmedo con lluvias en verano y baja oscilación térmica (Cb(w2)(i')g). La temperatura anual media es de 16°C y la precipitación anual de 935 mm (Ruiz *et al*., 2012). Los ejemplares en esta localidad fueron colectados en el bosque de pino-encino, compuesto por algunas coníferas como *Pinus devoniana* y *Pinus leiophylla* (Pinaceae), encinos (*Quercus* spp., Fagaceae), madroño (*Arbutus glandulosa*, Ericaceae) y aile (*Alnus* sp., Betulaceae), entre varias otras plantas herbáceas (Muñoz-Nolasco *et al*., 2015) (Fig. 1.4).

3. **Ferrería de Tula, Tapalpa, Jalisco.** Esta localidad está situada en la porción septentrional de Tapalpa (20°04'13.89"N, 103°42'59.57"O), muy próxima al municipio de Atemajac de Brizuela, perteneciendo a la provincia Eje Neovolcánico Transversal,

subprovincia Sierras de Jalisco. Los límites correspondientes a las cotas más altas son el cerro El Rabón (2450 msnm), las tierras altas colindantes con Juanacatlán (2860 msnm) y el Cerro Estepeme (2680 msnm); estas constituyen la llamada Sierra de Tapalpa (Barba, 2001). El clima correspondiente es templado subhúmedo con lluvias en verano (Cb(w”2)(w)(i’)g) (Ruiz *et al*., 2012), y la vegetación está compuesta, principalmente, por elementos de *Pinus leiophylla* y varias especies de *Quercus* (*Q. candicans, Q. castanea, Q. gentry, Q. laurina* y *Q. obtusata*) (Barba, 2001). El trabajo de campo en esta localidad se focalizó a las inmediaciones del cerro El Rabón (20°03'46"N, 103°42'39"O), alrededor de los 2500 m de altitud (Fig. 1.4).

Figura 1.4. Localidades de colecta de *P. dugesii* en el estado de Jalisco. A: Mazamitla, y B: Ferrería de Tula, Tapalpa. Fotografías por Francisco Javier Muñoz Nolasco.

1.4.2 Trabajo de campo

El trabajo de campo consistió en la búsqueda activa de ejemplares de las especies de interés en el microhábitat que estas suelen ocupar (*e. g*. entre hojarasca y bajo rocas y troncos) (Karns, 1986). Los individuos colectados fueron trasladados a laboratorio para su posterior manejo.

1.4.3 Trabajo de laboratorio

Los individuos colectados fueron medidos, tomándose como variables morfométricas la longitud hocico-cloaca (LHC), longitud cola (LC), longitud, anchura y altura de la cabeza (L_{Cab}, An_{Cab} y Alt_{Cab}, respectivamente), longitud axila-ingle (L_{A-I}), longitud hocico-axila (L_{H-A}), longitud del antebrazo (L_{Ab}), longitud del húmero (L_{Hum}), longitud del fémur (L_{Fem}) y longitud de la tibia (L_{Tib}) (todas en mm) (ver Anexo C), así como el peso (g). Las longitudes se midieron con un calibrador vernier digital AutoTEC® y los pesos mediante una balanza analítica portátil Grobet®. El sexado de los ejemplares se realizó por medio de la técnica manual de eversión de hemipenes (Harlow, 1996).

Todos los ejemplares colectados fueron mantenidos en cautiverio dentro de contenedores individuales de plástico, acondicionados con sustrato comercial para terrarios (tipo *peat moss*) y rocas o corteza de pino para proveer refugio. Durante el cautiverio, se vigiló diariamente que la temperatura de los encierros se encontrara cercana al promedio de temperaturas corporales registradas para otras especies del género (entre 25 y 35°C) (Youssef *et al*. 2008; Sinervo *et al.*, 2010). También se procuró en los encierros una humedad relativa de aproximadamente 40%, valor promedio obtenido previamente de los microhábitats de estas especies (obs. pers.), para lo cual se roció todos los días agua directamente sobre el sustrato. Tanto la temperatura (°C) como la humedad relativa (%) fueron monitoreadas mediante una estación meteorológica portátil Kestrel® 6000.

Los individuos fueron mantenidos con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), ninfas de grillos (*Achaeta domestica*, Orthoptera: Gryllidae) y agua *ad libitum*. Todos los ejemplares colectados fueron liberados en el punto exacto de colecta una vez concluidas la fase experimental y la toma de datos. Para esta investigación se contó con una extensión de permiso de colecta científica por parte de la Dirección General de Vida Silvestre (DGVS) de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat), emitida a nombre del Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz (Folio FAUT 0074).

1.5 Resultados generales

Se obtuvieron datos de un total de 31 ejemplares de *P. brevirostris* (18 hembras, 12 machos y un ejemplar del que no se pudo determinar su sexo) y 71 de *P. dugesii* (46 hembras, 21 machos y cuatro ejemplares de los que no se logró determinar su sexo).

Durante el 2013 se obtuvieron datos morfométricos y del microhábitat de 40 ejemplares de *P. dugesii*: 26 de la localidad de Mazamitla y 14 de Ferrería de Tula, Tapalpa. De ambas localidades, 12 hembras resultaron gestantes (cuatro de Mazamitla y ocho de Tapalpa). Los datos registrados durante el 2014 consistieron en datos morfométricos, de microhábitat y temperaturas corporales y ambientales de las dos poblaciones de *P. dugesii* y la única población estudiada de *P. brevirostris*, del Volcán La Malinche, Tlaxcala. En ese año se colectaron 10 ejemplares de *P. dugesii* de Mazamitla y 21 de Tapalpa, además de 31 individuos de *P. brevirostris*.

Al final, se logró obtener información sobre la masa relativa de camada de siete hembras gestantes de *P. brevirostris* y 21 de *P. dugesii* (seis de Mazamitla y 15 de Tapalpa).

Capítulo II: Esfuerzo Reproductor

2.1 Introducción

Los organismos, al vivir bajo un conjunto de circunstancias ambientales específicas, requieren una combinación de atributos que les permitan asegurar su permanencia y la viabilidad de su progenie. El papel que desempeña la reproducción en el proceso evolutivo es relevante, ya que la manera en que un organismo se reproduce afecta su contribución a las generaciones futuras (Stearns, 1976). El esfuerzo reproductor se define como la proporción del total de energía de un organismo que es destinada hacia sus procesos reproductores (Hirshfield y Tinkle, 1975), y parte del supuesto de que los organismos poseen una cantidad limitada de tiempo y energía para usar en la reproducción (Cody, 1966; Harper y Ogden, 1970). A esto se le conoce como principio de asignación de recursos (*sensu* Cody, 1966). Este concepto se ha convertido en un punto central en la teoría de historias de vida (Tinkle, 1969; Hirshfield y Tinkle, 1975; Shine y Schwarzkopf, 1992), el área de la biología que combina el estudio de la reproducción, crecimiento y genética en un marco ecológico enfocado hacia los cambios evolutivos (Stearns, 1976).

Gadgil y Bossert (1970) sugirieron por primera vez que la proporción en masa de la descendencia con respecto al peso corporal de la madre puede determinar el esfuerzo reproductor de un organismo. En el caso de lagartijas, se han identificado la masa relativa de nidada (MRN, en especies ovíparas), y la masa relativa de camada (MRC, en especies vivíparas), como importantes características de las historias de vida en estos reptiles (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982; Niewiarosky y Dunham, 1994; Rodríguez-Romero *et al*., 2005).

La influencia de ciertos factores ambientales sobre el tamaño de puesta o número de huevos fue, en primera instancia, revisada por Cody (1966), para el caso de aves. En lagartijas, Vitt y Price (1982) encontraron notables diferencias en la MRC y MRN de diferentes especies, e incluso entre poblaciones de la misma especie, atribuibles, en parte, a la forma y tamaño corporal de estas. Además, se ha encontrado relación entre la fluctuación interanual de algunas variables ambientales, principalmente temperatura y precipitación, con diferencias observadas en el tamaño y masa de camada, y tamaño de neonatos y huevos en algunas especies de lagartijas (*e. g*. Abell, 1999; Wapstra y Swain, 2001).

Con respecto al modo reproductor, se han registrado diferencias sustanciales en la inversión reproductora de lagartijas. Por ejemplo, Rodríguez-Romero *et al*. (2002), encontraron que el esfuerzo reproductor (MRC o MRN) es mucho mayor en especies vivíparas que en especies ovíparas, y que el tamaño de camada (TC) de especies vivíparas suele ser menor que el tamaño de nidada (TN) de especies ovíparas.

Aunque la validez de la MRN y la MRC como estimadores del esfuerzo reproductor ha sido cuestionada por algunos autores (*e. g*. Tinkle y Hadley, 1973; Hirshfield y Tinkle, 1975), quienes prefieren la medición del contenido calórico de huevos y masa corporal para tal fin, en algunos casos los resultados han arrojado poca variación con respecto al contenido calórico por unidad de masa entre distintas especies (Ballinger y Clark, 1973; Vitt, 1977). Conscientes de estas semejanzas, Vitt y Congdon (1978) sostienen que las proporciones de masa de nidada o de camada y de masa corporal, independientemente del método empleado, son fiables sobre la base de una relación entre las formas corporales de las lagartijas y ciertos aspectos de su ecología, tales como el modo de forrajeo y las estrategias de escape ante depredadores.

En gran parte de los estudios sobre esfuerzo reproductor, se ha tomado la masa de los embriones o huevos en el oviducto de hembras diseccionadas para obtener dicha relación (*e. g*. Vitt, 1974), siguiendo la metodología propuesta originalmente por Tinkle (1972). Para evitar los sesgos ocasionados por las diferencias en los estadios de desarrollo de los embriones, Cuellar (1984) sugirió estandarizar la obtención de los datos utilizando un único estadio (crías o neonatos) además de una relación matemática la cual minimiza los sesgos de la propuesta de Tinkle. Recientemente, Rodríguez-Romero *et al*. (2005) propusieron una modificación al índice utilizando como denominador el peso de la hembra después de la oviposición o alumbramiento.

En conjunto con la masa relativa de camada, el número y el tamaño de las crías al nacer constituyen un elemento clave en las historias de vida de lagartijas. Sin embargo, la MRC y el tamaño o número de crías producidas están influenciados por fuerzas de selección muy distintas; por un lado, la MRC constituye una función de la masa corporal y la capacidad de las hembras de llevar esa carga, con todos los costos asociados (*e. g*. costos energéticos de escape y forrajeo), y por el otro, el número y talla de las crías representan el producto de la adecuación biológica sobre estas características en los descendientes (Vitt y Price, 1982).

Hasta hace poco, la mayoría de los estudios comparativos sobre reproducción en lagartijas habían considerado las características de historia de vida de forma independiente. No obstante, un estudio hecho con datos de lagartijas de todo el mundo (Meiri *et al*., 2011) demostró el alcance que tiene la tasa anual de producción de biomasa en el análisis cuantitativo de la ecología reproductora de estos reptiles. Estos autores encontraron asociaciones entre dicha medida de productividad y factores como la temperatura ambiental, la cantidad de puestas o camadas producidas anualmente y diversos factores que afectan la mortalidad en lagartijas.

2.2 Hipótesis

Existirán diferencias en la inversión reproductora (*i. e*. índices de masa relativa de camada, tamaño y peso de camada, talla y peso de las crías al nacer) de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

2.3 Objetivos

- Comparar el esfuerzo reproductor en *P. brevirostris* y *P. dugesii* por medio del Índice de Masa Relativa de Camada (MRC), *sensu* Rodríguez-Romero *et al*. (2005).
- Determinar la relación entre los índices de MRC con la longitud hocico-cloaca de las hembras reproductoras y con el peso total, el peso de diferencia y el peso absoluto.
- Evaluar la existencia de posibles *trade-offs* entre el tamaño y número de las crías.

2.4 Material y métodos

Se colectaron hembras gestantes de ambas especies en estudio, las cuales fueron fácilmente reconocidas por una notable distensión abdominal y por medio de palpación (Shine, 1980) (Fig. 2.1). De cada hembra gestante se registró la longitud hocico-cloaca (LHC) y masa corporal (g), misma que fue medida tanto antes como inmediatamente después del alumbramiento (Rodríguez-Romero *et al*., 2004). Se revisaron, al menos una vez al día, los contenedores de las hembras gestantes hasta el alumbramiento. Inmediatamente ocurrido este, se pesó nuevamente a la hembra y se procedió a contar, pesar y medir a cada cría usando las mismas variables morfométricas empleadas para jóvenes y adultos.

Figura 2.1. Vista dorsal de una hembra gestante de *P. dugesii* (izquierda) y un macho adulto (derecha). Nótese la evidente distensión del abdomen de la hembra en comparación con la forma más esbelta del macho.

Se registraron como variables el peso total (PT, peso de la hembra gestante), peso de diferencia (PD, peso total menos peso de camada), peso absoluto (PA, peso de la hembra luego del alumbramiento), y el tamaño y peso de la camada (TC y PC, respectivamente). Para determinar el esfuerzo reproductor se utilizó el método propuesto por Rodríguez-Romero *et al.* (2005) del cálculo del Índice de Masa Relativa de Camada (MRC):

MRC = PC / PA

Donde:

MRC = Masa Relativa de Camada

PC = peso de la camada

PA = peso de la hembra después del alumbramiento

Este método cumple con los requisitos mencionados por Shine (1980), quien sugiere abstenerse del uso de índices de MRC con la masa de la camada incluida tanto en el numerador como en el denominador, evitando así incurrir en un sesgo estadístico. Por lo tanto, se trata de un índice que refleja más fielmente el esfuerzo reproductor.

Los índices de MRC y las características de camada (TC, PC) fueron analizados mediante regresión lineal simple con los datos antes mencionados de las hembras (LHC, PT, PD, PA) (Rodríguez-Romero *et al*., 2005). Se calculó el coeficiente de variación (CV= (desviación estándar / media) 100) como medida de variación de los índices de MRC y el TC entre hembras de la misma población; de igual forma, se calculó la variación de la LHC y masa promedio de las crías dentro de camadas individuales (considerando un CV < 5% como no variable y > 5.1% como variable) (Castro-Franco *et al*., 2011). Para evaluar el efecto del peso de las hembras sobre las características de las camadas, se usaron el PA y los residuos de la regresión del PA contra la LHC de la hembra como variables independientes en diferentes regresiones, con el TC y peso promedio de las crías como variables dependientes (Castro-Franco *et al*., 2011). Asimismo, se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA), o pruebas de Kruskal-Wallis, para conjuntos de datos no paramétricos, a fin de comparar las características reproductoras de las distintas poblaciones estudiadas.

A fin de determinar la existencia de posibles *trade-offs* en tamaño contra número de crías, se examinó la relación entre el TC y el peso medio de las crías. Para ello se usó un Análisis de Covarianza (ANCOVA) (usando la especie como variable de agrupamiento, el peso medio de las crías como variable dependiente y la LHC de la hembra como covariable) (Rowe, 1994; Bastiaans *et al*., 2013). Los pesos medios de las crías fueron transformados a sus logaritmos base 10 para lograr la normalidad de todos los conjuntos de datos (Baastians *et al*., 2013).

Para todas las pruebas se consideró un nivel de significancia $\alpha = 0.05$. Previamente a cualquier análisis, se verificó la normalidad de los datos (mediante la prueba de Shapiro-Wilk) y la igualdad de varianzas de estos (por medio del contraste de Spearman). En los casos en que tales requisitos no se cumplieron, se utilizaron pruebas no paramétricas. Los análisis estadísticos y gráficas se llevaron a cabo con los programas PAST versión 2.17c (Hammer *et al*., 2001), SPSS 15.0.1 (SPSS Inc., 2006) y SigmaPlot versión 11.0 (Systat Software, 2008).

2.5 Resultados

2.5.1 Características morfométricas generales

Los machos de *P. brevirostris* tuvieron una LHC ligeramente mayor que las hembras (♂ $\bar{x}$ = 61.381 mm, DE = 5.311 mm, *n* = 12; ♀ $\bar{x}$ = 58.494 mm, DE = 7.619 mm, *n* = 17). En *P. dugesii*, por el contrario, los machos presentaron una talla menor (♂ $\bar{x}$ = 52.344 mm, DE = 5.266 mm, *n* = 17; ♀ $\bar{x}$ = 56.177 mm, DE = 8.974 mm, *n* = 34). Con respecto a la LHC de machos y hembras, no se detectaron diferencias entre las dos poblaciones de *P. dugesii* (♂ *t* = -0.501, g. l. = 13, *P* = 0.625; ♀ *U* = 48.000, *P* = 0.448).

Para considerar la LC de los ejemplares colectados, se excluyeron aquellos que presentaron signos de autotomía. Los machos de *P. brevirostris* tuvieron colas más largas que las hembras (♂ $\bar{x}$ = 83.664 mm, DE = 8.463 mm, *n* = 5; ♀ $\bar{x}$ = 67.884 mm, DE = 12.119 mm, *n* = 10). En *P. dugesii*, los machos tuvieron una LC ligeramente menor que la de las hembras (♂ $\bar{x}$ = 70.135 mm, DE = 13.379 mm, *n* = 11; ♀ $\bar{x}$ = 71.879 mm, DE = 12.621 mm, *n* = 14).

La talla mínima de hembras reproductoras en *P. brevirostris* fue de 55.01 mm de LHC, mientras que la máxima fue de 68.58 mm ($\bar{x}$ = 62.347 mm, DE = 4.569 mm, *n* = 7). En *P. dugesii*, la LHC mínima para hembras gestantes fue de 55.79 mm y la máxima de 72.20 mm ($\bar{x}$ = 61.684 mm, DE = 3.822 mm, *n* = 20).

Con respecto al peso de los ejemplares adultos, los machos de *P. brevirostris* fueron más pesados que las hembras no gestantes (♂ $\bar{x}$ = 4.157 g, DE = 1.040 g, *n* = 11; ♀ $\bar{x}$ = 1.967 g, DE = 0.528 g, *n* = 6). Del mismo modo, los machos de *P. dugesii* mostraron pesos un tanto mayores que los de las hembras (♂ $\bar{x}$ = 2.75 g, DE = 0.895 g, *n* = 14; ♀ $\bar{x}$ = 1.90 g, DE = 0.300 g, *n* = 7).

2.5.2 Características reproductoras

En condiciones de laboratorio, el parto en las hembras de *P. brevirostris* ocurrió desde mediados de abril hasta la última semana de mayo. En cambio, los nacimientos de *P. dugesii* ocurrieron, tanto en 2013 como en 2014, únicamente durante mayo, desde la primera hasta la última semana del mes.

El tamaño de camada (TC) promedio de *P. brevirostris* fue menor que el de *P. dugesii* (Tabla 2.1). No hubo diferencias en el TC entre las dos poblaciones de *P. dugesii* (*U* = 24, *P* = 0.100). Del mismo modo, el peso de camada (PC) de *P. brevirostris* fue menor que el de *P.*

dugesii (Tabla 2.1). El coeficiente de variación del TC de *P. brevirostris* se calculó en 54.2%, el de la población de *P. dugesii* de Mazamitla en 18.8% y el de la población de Tapalpa en 44.5%.

Los índices de MRC de *P. brevirostris* fueron menores que aquellos de *P. dugesii* (Tabla 2.1). No hubo diferencias significativas entre las poblaciones de Mazamitla y Tapalpa ($U = 39$, $P = 0.669$), ni tampoco entre los dos años para la población de Mazamitla ($t = 1.258$, $g.\ l. = 4$, $P = 0.277$) y de Tapalpa ($t = 1.171$, $g.\ l. = 13$, $P = 0.263$). Los índices de MRC de *P. brevirostris* tuvieron un coeficiente de variación de 61.3%, los de la población de *P. dugesii* de Mazamitla de 10.3% y los de Tapalpa de 46.2%.

Tabla 2.1. Características reproductoras de *P. brevirostris* y *P. dugesii*. TC = tamaño de camada; PC = peso de camada; PT = peso total; PD = peso de diferencia; PA = peso absoluto; MRC = masa relativa de camada. Se muestran la media ± desviación estándar y, entre paréntesis, el valor mínimo a máximo y el tamaño de la muestra.

Especie	TC	PC (g)	PT (g)	PD (g)	PA (g)	MRC (g)
P. brevirostris	2.5 ± 1.3 (1 a 4, *n* = 7)	0.864±0.508 (0.33 a 1.68, *n* = 7)	5.043±1.127 (3.50 a 6.40, *n* = 7)	4.812±1.116 (3.31 a 6.24, *n* = 7)	3.963±0.983 (3.06 a 5.81, *n* = 7)	0.231±0.142 (0.056 a 0.449, *n* = 7)
P. dugesii	3.5 ±1.3 (1 a 5, *n* = 21)	0.997±0.374 (0.25 a 1.70, *n* = 21)	4.747±0.891 (3.29 a 6.69, *n* = 21)	4.355±0.888 (3.03 a 6.50, *n* = 21)	3.479±0.594 (2.50 a 5.05, *n* = 21)	0.292±0.111 (0.078 a 0.50, *n* = 21)

No se observaron correlaciones significativas entre la MRC y las características morfométricas (LHC, PT, PD y PA) ni de camada (TC, PC) de *P. brevirostris* y *P. dugesii* (Tabla 2.2). En *P. brevirostris* tampoco se observó correlación entre la LHC de la hembra y el TC (Fig. 2.2); sin embargo, en *P. dugesii* se encontraron correlaciones positivas significativas ($P < 0.05$) entre la LHC y el TC, entre el PT contra el TC y el PC, y en el PD contra el TC y el PC (Tabla 2.2, Figs. 2.3 y 2.4).

Tabla 2.2. Coeficientes de correlación (*r*) de las características reproductoras de *P. brevirostris* y *P. dugesii*. LHC = longitud hocico cloaca de la hembra; PT = peso total; PD = peso de diferencia; PA = peso absoluto; TC = tamaño de camada; PC = peso de camada; MRC = masa relativa de camada. Se muestran entre paréntesis los valores *P* asociados. El asterisco (*) indica un nivel de significancia *P* < 0.05.

P. brevirostris	TC	PC	MRC
LHC	0.219 (0.637)	0.187 (0.687)	0.121 (0.796)
PT	0.172 (0.712)	0.345 (0.449)	0.139 (0.766)
PD	0.0563 (0.905)	0.227 (0.625)	0.0134 (0.977)
PA	0.267 (0.562)	0.210 (0.651)	0.428 (0.338)
P. dugesii	**TC**	**PC**	**MRC**
LHC	0.473 (0.030)*	0.391 (0.080)	0.235 (0.305)
PT	0.608 (0.003)*	0.587 (0.005)*	0.260 (0.255)
PD	0.479 (0.028)*	0.497 (0.022)*	0.184 (0.425)
PA	0.151 (0.514)	0.122 (0.599)	-0.281 (0.218)

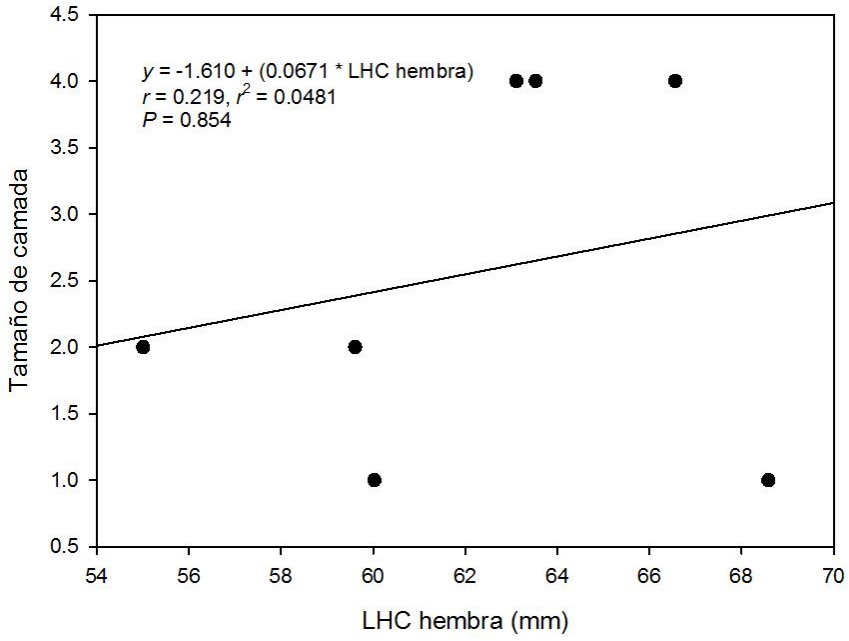


Figura 2.2. Relación entre la longitud hocico-cloaca de las hembras reproductoras (mm) y el tamaño de camada de *P. brevirostris*.

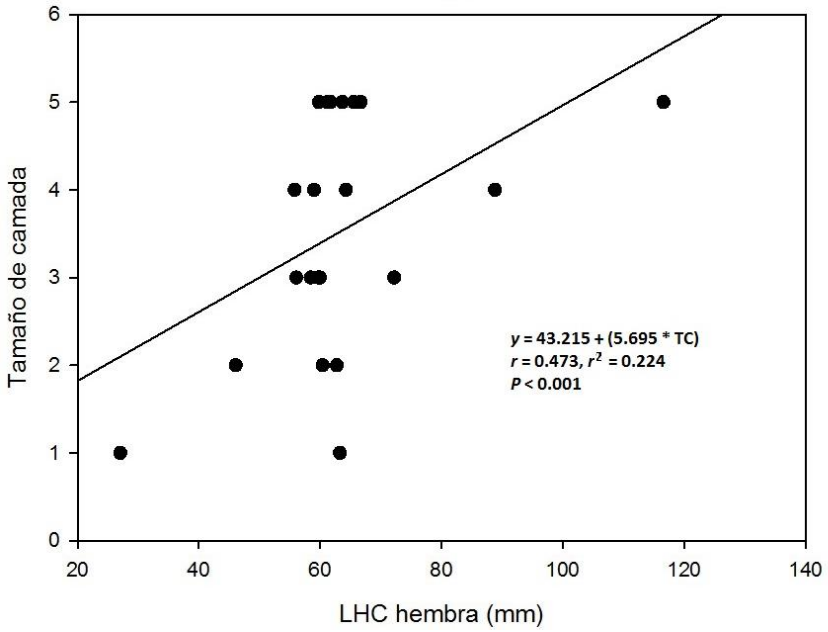


Figura 2.3. Relación entre la longitud hocico-cloaca de las hembras reproductoras (mm) y el tamaño de camada de *P. dugesii*.

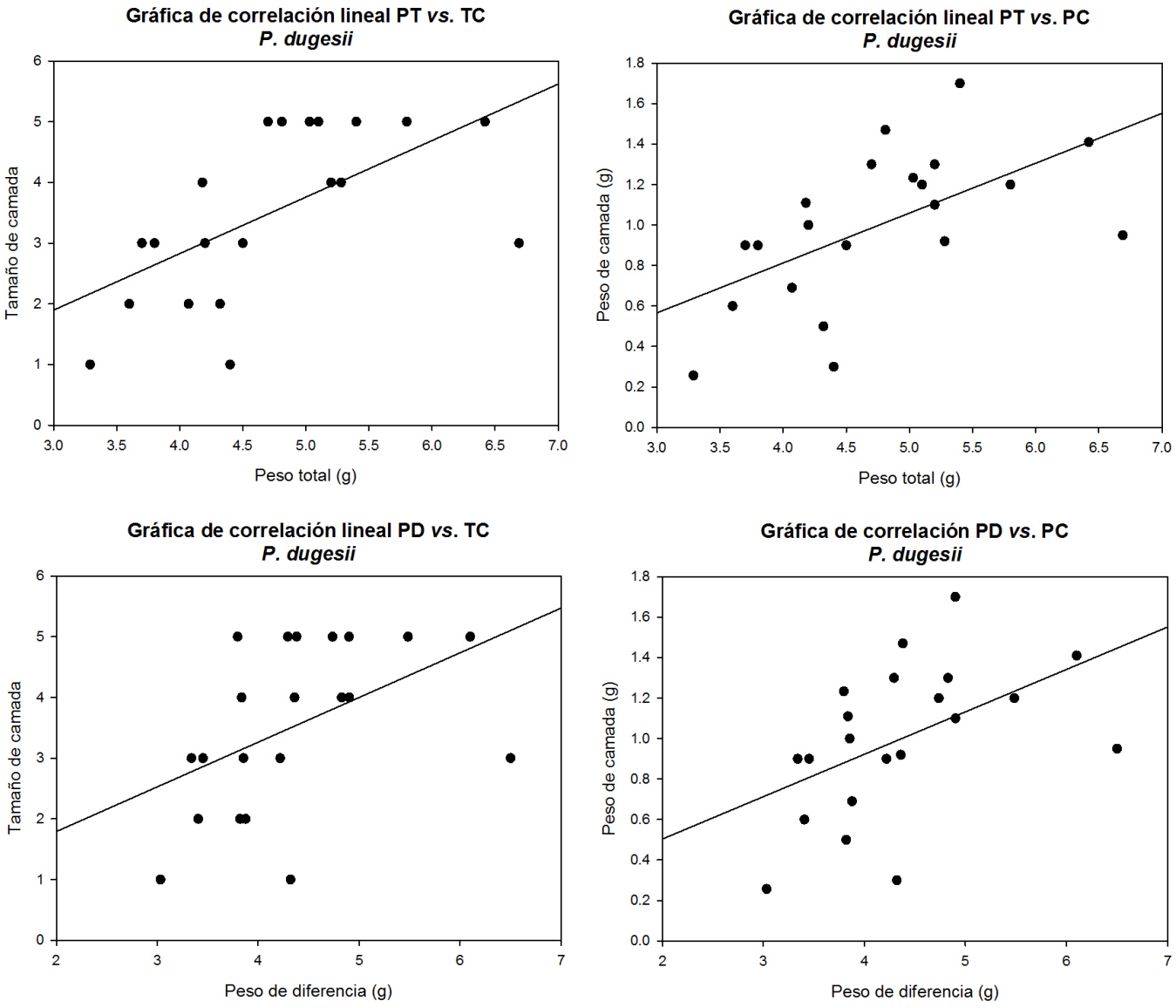


Figura 2.4. Gráficas de correlación lineal de las características reproductoras de *P. dugesii*. Se muestran solamente aquellas que resultaron significativas (P < 0.05). TC = tamaño de camada; PC = peso de camada; PT = peso total; PD = peso de diferencia.

Las crías de *P. brevirostris* tuvieron una LHC media de 26.464 mm (DE = 1.339, *n* = 17) y un peso medio de 0.340 g (DE = 0.0540, *n* = 17). Las crías de *P. dugesii* tuvieron una LHC media de 24.371 mm (DE = 1.050 mm, *n* = 62) y un peso medio de 0.286 g (DE = 0.0450 g, *n* = 62). Ni el tamaño de camada ni el peso promedio de las crías estuvieron influenciadas por la condición corporal de la hembra (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Efecto del peso de las hembras de *P. brevirostris* y *P. dugesii* sobre las características de las camadas. Se muestran los coeficientes de correlación (*r*) del peso aboluto (PA) y los residuos del PA y la LHC de las hembras, contra el tamaño de camada y peso medio de las crías. Entre paréntesis se muestra el valor de *P*. Ninguno de estos valores fue significativo (*P* > 0.05).

P. brevirostris	Tamaño de camada	Peso medio crías
Peso absoluto (PA)	- 0.267 (0.562)	0.183 (0.694)
Residuos LHC hembra *vs*. PA	- 0.540 (0.210)	0.151 (0.745)
P. dugesii	**Tamaño de camada**	**Peso medio crías**
Peso absoluto (PA)	0.101 (0.697)	- 0.002 (0.992)
Residuos LHC hembra *vs*. PA	0.035 (0.892)	- 0.276 (0.282)

Con respecto a la variación de las crías dentro de camadas individuales, la LHC mostró ser menos variable que los pesos de las crías en ambas especies. Las camadas de *P. brevirostris* no mostraron una variación considerable en la LHC de las crías, con un CV promedio de 1.2% (DE = 1.37%, n = 7). Sin embargo, dos de las camadas (el 28.5%) tuvieron un CV > 5.1% en el peso de las crías ($\bar{x}$ = 3.2%, DE = 3.4%, n = 7). Del mismo modo, el promedio del CV en la LHC de la población de *P. dugesii* de Mazamitla fue de 1.8% (DE = 1.2%, n = 5), mientras que el CV del peso promedio de las crías fue de 9.9% (DE = 11.8%, n = 5), donde el 40% de las camadas presentó un CV > 5.1% en esta característica. La población de Tapalpa mostró, asimismo, una baja variabilidad en la LHC de las crías ($\bar{x}$ = 2.3%, DE = 2.3%, n = 12) en comparación al peso de estas ($\bar{x}$ = 6.9%, DE = 8.3%, n = 12). En este último caso, solamente una camada (el 8.3%) resultó variable en la LHC de las crías, y el 41.6% de ellas lo fue en cuanto al peso.

No hubo diferencias significativas en el TC de ambas especies y las dos poblaciones de *P. dugesii*, juntas y por separado (H = 5.892, g. l. = 3, P = 0.117). Tampoco hubo diferencias en el PC ($F_{3, 37}$ = 0.699, P = 0.558), ni en los índices de MRC ($F_{3, 37}$ = 1.132, P = 0.349). Sin embargo, se detectaron diferencias en la LHC de las crías ($F_{3, 137}$ = 20.526, P < 0.001), por lo que se realizó una prueba *post hoc* de Holm-Sidak, de acuerdo a la cual la LHC de las crías de *P. brevirostris* presentó diferencias significativas con las de ambas poblaciones de *P. dugesii*, juntas y por separado, mientras que no hubo diferencias entre estas dos poblaciones.

También se encontraron diferencias significativas entre los pesos individuales de las crías (H = 19.959, *g. l.* = 3, P < 0.001). Ya que los grupos de tratamiento no eran iguales, se recurrió a la implementación de una prueba de Dunn para identificar las diferencias entre grupos. Esta

prueba reveló diferencias significativas entre los pesos de las crías de *P. brevirostris* y la población de *P. dugesii* de Mazamitla, así como entre *P. brevirostris* y ambas poblaciones de *P. dugesii*, pero no así entre *P. brevirostris* y la población de Tapalpa.

Se encontró que el peso medio de las crías difiere significativamente en *P. brevirostris* y *P. dugesii* ($F_{1, 21}$ = 7.315, P = 0.013) (Fig. 2.5), pero no se encontraron diferencias en el tamaño de camada entre estas dos especies ($F_{1, 21}$ = 3.377, P = 0.080). Del mismo modo, no hubo diferencias entre las dos poblaciones de *P. dugesii* respecto al tamaño de camada ($F_{1, 12}$ = 2.084, P = 0.174) ni al peso medio de las crías ($F_{1, 12}$ = 1.930, P = 0.190). El efecto del año tampoco fue significativo ($F_{1, 12}$= 0.204, P = 0.659) en el tamaño de camada o en el peso medio de las crías ($F_{1, 12}$= 0.080, P = 0.783). Tampoco se detectaron interacciones entre año y población en el tamaño de camada ($F_{1, 12}$= 0.53, P = 0.822) ni en el peso de las crías ($F_{1, 12}$= 0.18, P = 0.894).

Mientras que en *P. brevirostris* no se observó correlación entre el peso medio de las crías y el tamaño de camada (r = 0.0985, P < 0.001; Fig. 2.6), en *P. dugesii* hubo una relación negativa entre estos valores (r = -0.563, P < 0.001; Fig. 2.7).

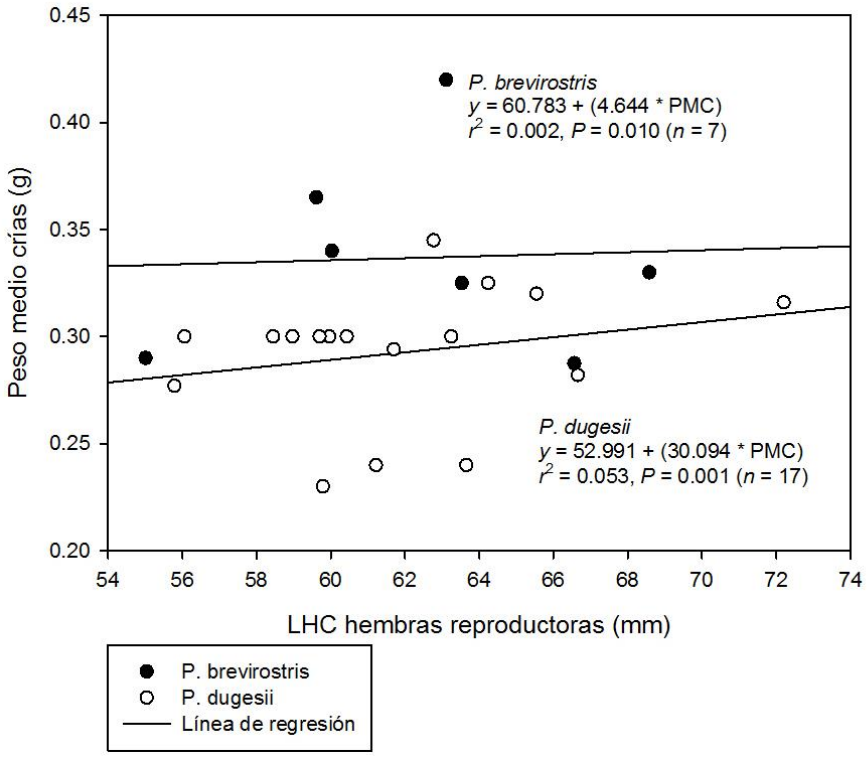


Figura 2.5. Relación de la longitud hocico-cloaca de las hembras progenitoras (mm) y el peso medio de las crías (g) de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

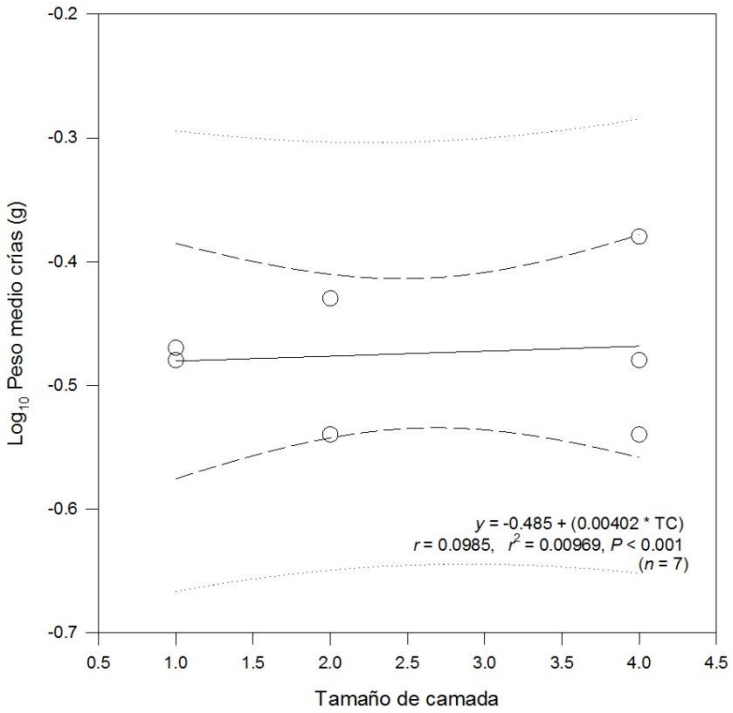


Figura 2.6. Relación entre el peso medio de las crías (g) y el tamaño de camada de *P. brevirostris*. Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

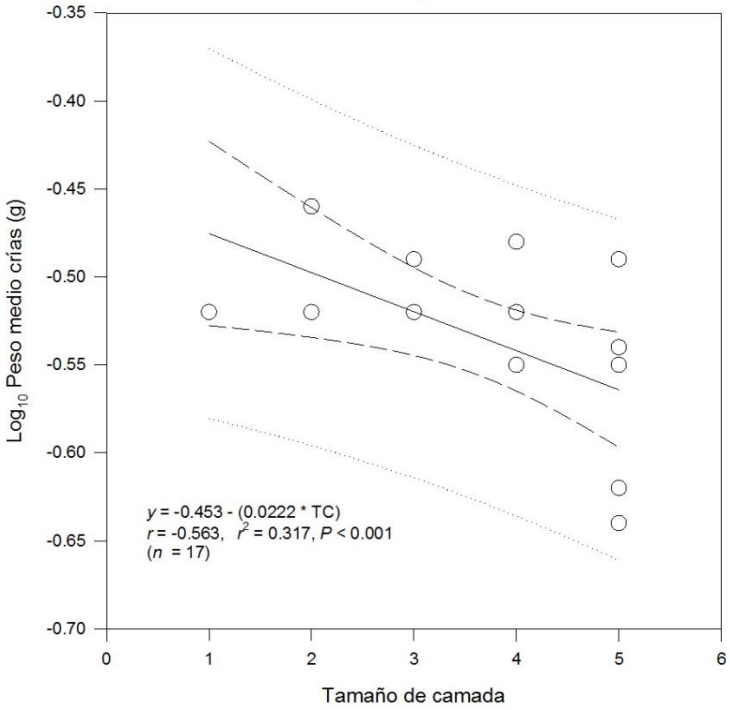


Figura 2.7. Relación entre el peso medio de las crías (g) y el tamaño de camada de *P. dugesii*. Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

2.6 Discusión

Anteriormente se había encontrado que las especies del grupo *brevirostris* no presentan un dimorfismo sexual marcado (Feria-Ortiz *et al*., 2011). En el caso de las poblaciones de *P. brevirostris* y *P. dugesii* estudiadas aquí, parece haber ciertas diferencias en la talla corporal de hembras y machos, pues mientras en la primera especie los machos poseen una LHC ligeramente mayor, en la segunda las hembras son más grandes que los machos. En estudios sobre otras especies de *Plestiodon* se ha sugerido que las diferencias interespecíficas en talla pueden deberse a patrones históricos (*i. e*. evolutivos), sin que necesariamente reflejen alguna clase de interacción biológica. Sin embargo, la mayor talla en machos de *P. brevirostris* pudiese indicar la existencia de competencia entre machos de esta especie durante la temporada de reproducción (y, por lo tanto, la ocurrencia de selección sexual en esta especie), lo cual implicaría conductas antagónicas entre estos (*e. g*. persecuciones, peleas) (Vitt y Cooper, Jr., 1986). Por otro lado, es probable que el mayor tamaño en hembras de *P. dugesii* refleje la relación positiva hallada entre la LHC y el tamaño de camada de estas.

Con respecto a la estacionalidad en la reproducción de estas especies, Feria-Ortiz *et al*. (2007) mencionaron el hallazgo de neonatos de *P. brevirostris* durante el mes de marzo en la localidad de Mitla, Oaxaca. Por el contrario, los nacimientos en cautiverio de *P. brevirostris* en este estudio ocurrieron de abril a mayo. Aunque se ha mencionado que la fecha de alumbramiento en lagartijas puede verse afectada por distintos factores ambientales, en esquincos se ha encontrado una mayor participación de la historia biogeográfica de cada taxón en la determinación de esta estacionalidad (James y Shine, 1985). De esta manera, no se puede descartar el factor filogenético de tales discrepancias entre estas dos poblaciones, pues de acuerdo con Feria-Ortiz *et al*. (2011) existen tres distintos subclados de *P. brevirostris*: uno que comprende los haplotipos del estado de Guerrero, otro que contiene los haplotipos de Puebla y Tlaxcala y un subclado más, hermano de los dos anteriores, con todos los haplotipos de Oaxaca. De igual manera, los datos sobre la LHC registrados por estos autores difieren de los que se encontraron en este estudio, pues las crías de esta especie para la localidad de La Malinche promediaron una LHC de 26.4 mm, mayor a la LHC reportada para la localidad de Oaxaca, de 14 mm. En *P. dugesii*, la fecha de parto coincidió con la de *P. copei* (Guillette, 1983; García-

Vázquez, 2009) y, aunque menores que en *P. brevirostris*, la LHC y el peso medio de las crías no fueron muy distintos de aquellos registrados para otras especies de este grupo (ver Anexo B).

Tanto en términos de tamaño y peso de camada, como de masa relativa de camada, la inversión reproductora de *P. dugesii* fue mayor a la de *P. brevirostris*. Además, las características reproductoras (tamaño de camada, masa relativa de camada, LHC y peso de las crías al nacer) fueron más variables en *P. brevirostris*. Si bien esto se puede deber al menor tamaño de muestra obtenido de hembras reproductoras de esta especie, algunos autores han vinculado tal variación dentro de las camadas a factores como la condición corporal de la hembra (Wilkinson y Gibbons, 2005) y la disponibilidad de recursos (Warner *et al*., 2008). En este estudio, al menos, se descartó la posibilidad de que la condición corporal (robustez) de las hembras reproductoras afectara el tamaño de camada o el peso de las crías. Según Wilkinson y Gibbons (2005), los huevos (o neonatos) más pequeños dentro de las puestas (o camadas) pueden corresponder a aquellos que se incorporaron más tardíamente a estas. Esa opción no parece desatinada, considerando que en algunas especies de *Plestiodon* se ha registrado el almacenamiento de esperma (*e. g*. Guillette, 1983; Ramírez-Bautista *et al*., 1998) y casos de paternidad múltiple (Bateson *et al*., 2011), con lo cual se podrían explicar tales diferencias fenotípicas en las crías. Cualquiera que sea la causa próxima, la variabilidad en la asignación de recursos a la descendencia es de suma importancia, pues optimiza la reproducción en ambientes igualmente variables (Lack, 1948; Smith y Fretwell, 1974; Cuellar, 1984).

En varios grupos de lagartijas (*e. g*. Agamidae y Phrynosomatidae) el tamaño y peso de camada incrementa en función de la talla (LHC) y, por lo tanto, de la edad de las hembras reproductoras (en el caso de especies iteróparas) (Vitt y Price, 1982; Shine, 2005). Vitt y Congdon (1978) resaltan, sin embargo, que aunque estos valores suelen aumentar con respecto a la talla de las lagartijas, los índices de masa relativa de camada (MRC) no necesariamente cambian proporcionalmente a esta característica, y que ese cambio ontogenético en la MRC es más acentuado entre especies ecológicamente disímiles. Cuellar (1984) también notó que los índices de esfuerzo reproductor suelen presentar correlaciones iguales o más bajas con la LHC de las hembras que las medidas tradicionales de rendimiento reproductor, tales como tamaño o masa de camada o nidada y calorías.

En *P. brevirostris* no se observó una correlación significativa entre la MRC y el peso y talla de las hembras, mientras que en *P. dugesii* se encontró que el tamaño de camada aumenta con la LHC. En *P. lynxe* y una población de *P. brevirostris* de Puebla tampoco se halló relación entre el tamaño de camada y la LHC de las hembras (Ramírez-Bautista *et al*., 1998; Chávez, 2012). Sin embargo, en *P. copei* el tamaño de camada se ha correlacionado con la LHC (Guillette, 1983). Además, Chávez (2012) observó que en la población de *P. brevirostris* de Puebla el peso de camada tuvo una correlación positiva con la LHC de la hembra, fenómeno que no se encontró en ninguna de las dos especies aquí estudiadas.

Los valores promedio de MRC de *P. brevirostris* y *P. dugesii* se pueden considerar normales dentro de aquellos registrados para otros escíncidos (*e. g*. Vitt y Price, 1982; Shine, 1980; Qualls and Shine, 1997), aunque cabe resaltar que en ambas especies se observó un amplio intervalo en los índices de MRC (hasta 0.449 en *P. brevirostris* y 0.50 en *P. dugesii*). Se han intentado asociar los valores elevados de MRC y su variabilidad a especies de ambientes extremos (*i. e*. grandes altitudes o condiciones desérticas) (*e. g*. Rodríguez-Romero *et al*., 2005; Castro-Franco *et al*., 2011), lo cual es consistente con las circunstancias a las que están expuestos los individuos de las poblaciones en estudio. Tomando en consideración que ambas especies califican dentro de las categorías de forrajeo activo (“*wide foragers”*) y forma corporal alargada (*sensu* Vitt y Congdon, 1968), dichos valores extremos en la MRC son inesperados, pues compiten con aquellos de especies de forrajeo pasivo (“*sit and wait”*), forma corporal robusta y estrategia críptica ante depredadores (ver Vitt y Congdon, 1978 y Vitt y Price, 1982). Es posible que en estas especies de *Plestiodon*, que pasan la mayor parte de su tiempo ocultas entre la hojarasca o bajo refugios, la MRC no esté tan limitada como en especies que tienen que desplazarse a través de ambientes muy heterogéneos, y que por lo tanto están más expuestas a la depredación.

Numerosos estudios han abordado la existencia de *trade-offs* entre el número de crías (*i. e*. el tamaño de camada o nidada) y la talla o peso de estas (*e. g*. Smith y Fretwell, 1974; Rowe, 1994; Abell, 1999; Warne y Charnov, 2008; Bastiaans *et al*., 2013), como resultado de que la limitada cantidad de energía disponible para la reproducción obliga a los organismos a “elegir” entre producir pocas crías de gran tamaño o muchas pequeñas (Smith y Fretwell, 1974). En *P. dugesii* es notable una correlación negativa entre el peso medio de las crías y el tamaño de

camada, lo cual indica que conforme aumenta el peso de las crías, el número de estas en cada camada disminuye. Lo anterior encontraría explicación en las ventajas asociadas a una talla mayor de los neonatos (Smith y Fretwell, 1974) y, por lo tanto, a una mortalidad diferencial basada en el tamaño de estos (Vitt y Price, 1982). No obstante, hay que mencionar que algunos estudios sugieren que un mayor tamaño de las crías no siempre es relevante en términos de sobrevivencia y adecuación biológica en lagartijas (Warne y Shine, 2007).

Meiri *et al*. (2011) propusieron englobar diversos componentes de las historias de vida de lagartijas en términos de rendimiento reproductor y producción de biomasa (productividad). En ese estudio, definieron la productividad como la masa total de la descendencia producida en un año (masa de la cría o neonato x tamaño de camada/nidada x número de camadas/nidadas por año), y la productividad específica como la productividad dividida entre la masa de la hembra. Ya que es de esperarse que *P. brevirostris* y *P. dugesii* produzcan una camada por año, como los demás integrantes del grupo *brevirostris* (Guillette, 1983; Ramírez-Bautista *et al*., 1998; Chávez, 2012), la productividad de *P. brevirostris* sería de 0.85 g/año, mientras que la productividad específica sería de 0.21. En *P. dugesii* la productividad sería de 1.001 g/año, y la productividad específica de 0.28. Estos valores son consistentes con los mencionados por Meiri *et al*. (2011) para otras especies del género y lagartijas vivíparas de ambientes templados, y siguen mostrando que el rendimiento reproductor de *P. brevirostris* es menor al de *P. dugesii*. Dichos autores mencionan a la temperatura ambiental como factor importante en la productividad de lagartijas. Ellos encontraron una tendencia a la disminución de los valores de producción de biomasa en las especies de ambientes más fríos, lo cual, sugirieron, tiene que ver con el hecho de que las temperaturas medias anuales reflejan la duración de la temporada reproductora.

Los resultados aquí obtenidos sugieren la existencia de diferencias en las estrategias de historia de vida de *P. brevirostris* y *P. dugesii*, mismas que parecen ser consecuencia, al menos parcial, de fuerzas de selección distintas. La realización de estudios sobre la inversión reproductora en otras especies del género podría arrojar luz sobre estas disimilitudes, al permitir establecer contrastes filogenéticos y ecológicos.

2.7 Conclusiones

1. La inversión reproductora de *P. dugesii* es mayor que la de *P. brevirostris*, tanto en términos de masa relativa de camada (MRC) como del tamaño y peso de camada.
2. Los neonatos de *P. brevirostris* presentan una longitud hocico-cloaca (LHC) y un peso mayor que los de *P. dugesii*.
3. Existe un *trade-off* entre el peso medio de las crías de *P. dugesii* y el tamaño de camada: a mayor LHC de los neonatos, el tamaño de camada disminuye.
4. Existen diferencias en las estrategias de historias de vida de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

Capítulo III: Ecología Térmica

3.1 Introducción

La termorregulación en animales ectotermos constituye un proceso integrado que implica la percepción del ambiente térmico por medio de receptores periféricos, el procesamiento central de los estímulos captados y la coordinación de distintas funciones de respuesta sobre la temperatura corporal (Seebacher y Franklin, 2005). Algunos de los mecanismos fisiológicos identificados en reptiles son el aumento o disminución de la frecuencia cardiaca, la modificación de la reflectancia por cambio de coloración, el enfriamiento evaporativo, la tolerancia a la hipotermia e hipertermia y el incremento en el metabolismo celular por medio de estimulación hormonal (Bartholomew, 1982).

El estudio de la termorregulación conductual en reptiles puede remontarse a los trabajos de Cowles y Bogert (1944) y Bogert (1949). Con ellos se consolidaron algunos de los primeros conceptos sobre este tópico, que han sido la base para el estudio de la ecología térmica en este grupo de vertebrados. Ellos, además, fundamentaron las nociones sobre el estudio de las tolerancias térmicas (*e. g*. temperaturas críticas mínimas y máximas; temperaturas mínimas y máximas voluntarias) en diferentes especies de reptiles, y la importancia que estas desempeñan en la ecología de estos organismos (por ejemplo, en el horario de actividad diario y estacional, y en la ocupación de microhábitats específicos). Posteriormente, diversos estudios profundizaron en el conocimiento de las bases conductuales (Huey, 1974; Bennett, 1980), fisiológicas (Huey, 1979) y biofísicas (Porter y Gates, 1969) de la termorregulación. Huey y Slatkin (1976) comenzaron a desarrollar modelos que asumían que la temperatura a la que algunos lacertilios se encuentran en su ambiente natural no es siempre la óptima, así como la existencia de estrategias termoconformistas y termorreguladoras en estos organismos.

Fueron Hertz *et al*. (1993) quienes propusieron un protocolo integral para la evaluación de la regulación térmica en animales ectotérmicos, basado en temperaturas corporales (T_b) de individuos activos en campo, temperaturas operativas del ambiente para individuos inactivos (T_e) y las temperaturas seleccionadas por estos (T_{set}). Con estos datos se obtiene una serie de índices que, juntos, resumen las propiedades de termorregulación de los organismos estudiados. A la

fecha, este método ha probado ser útil en la cuantificación de la calidad térmica del ambiente para ciertos organismos, y la eficiencia y precisión de la termorregulación de estos, por lo que ha sido empleado en numerosos estudios (*e. g.* Robert *et al*., 2006; Navarro-García, 2008; Lara-Reséndiz *et al*., 2013; Arenas, 2014; Lara-Reséndiz *et al*., 2014). Algunos de estos índices térmicos se han empleado con recurrencia en trabajos sobre reproducción. Por ejemplo, se han encontrado diferencias en las T_{set} de hembras gestantes y no gestantes, así como una mayor precisión en la termorregulación de hembras preñadas (Mathies y Andrews, 1997; Rock *et al*., 2000; Robert *et al*., 2006).

Recientemente, los estudios sobre ecología térmica han provisto valiosos índices para estimar el riesgo de extinción de ciertas especies de reptiles ante el cambio climático global, resaltando en este sentido trabajos como el de Sinervo *et al*. (2010). De este modo, se ha planteado que las especies más afectadas por el cambio climático son aquellas que se distribuyen en zonas de gran elevación o "islas geográficas", debido a su distribución restringida (Sinervo *et al*., 2010). No obstante, hay también contrapropuestas que sugieren que el incremento en la temperatura global afectaría mayormente a animales ectotermos de ambientes tropicales o de climas cálidos, debido a que estos, al vivir en hábitats con poca variación térmica estacional (*i. e.* con temperaturas operativas relativamente constantes), suelen tener capacidades limitadas de ambientación térmica (*i. e*. son organismos estenotermos) (Tewksbury *et al*., 2008). A fin de dirimir tales discrepancias, algunos autores han optado por un enfoque evolutivo de la biología térmica. Youssef *et al*. (2008) mencionan que los parámetros ecofisiológicos y térmicos de algunas especies asiáticas y norteamericanas del género *Plestiodon* suelen ser poco lábiles, debido a un conservadurismo filogenético de estos caracteres. A diferencia del trabajo mencionado anteriormente, que comparó temperaturas seleccionadas y temperaturas críticas mínima y máxima, en este estudio se evaluarán también otros parámetros de la termorregulación más específicos (precisión y eficiencia en la termorregulación) de las especies en cuestión.

En concordancia con lo anterior, es importante destacar que algunas de las principales características de historia de vida en lagartijas, tales como la maduración sexual, el tamaño de camada o nidada, las tasas de crecimiento de las crías y la supervivencia, se hallan ligadas a su ecología térmica. Por ello la importancia de tener una comprensión integral de tales aspectos de la biología de estos reptiles (Sinervo y Adolph, 1989; Adolph y Porter, 1993).

3.2 Hipótesis

1. Los parámetros térmicos de *P. brevirostris* y *P. dugesii* (*i. e*. temperaturas seleccionadas, eficiencia en la termorregulación y tolerancias térmicas) serán semejantes.
2. Las hembras gestantes de ambas especies mostrarán una alta eficiencia en la termorregulación (*E*) o mayores índices de precisión en la termorregulación (d_b).
3. Habrá diferencias en las tolerancias térmicas (temperatura crítica mínima y temperatura máxima voluntaria) de hembras gestantes en comparación con las de los machos y las hembras no gestantes de ambas especies.

3.3 Objetivos

- Identificar la estrategia termorreguladora (termorreguladora activa o termoconformista) y el grado en que se presenta en *P. brevirostris* y *P. dugesii*.
- Evaluar la eficiencia térmica de *P. brevirostris* y *P. dugesii* de acuerdo al protocolo de Hertz *et al*. (1993).
- Determinar cuáles son las temperaturas críticas mínimas (CT_{min}) y máximas voluntarias (VT_{max}) (*sensu* Cowles y Bogert, 1944) de *P. brevirostris y P. dugesii*.
- Comparar los requerimientos térmicos entre ambas especies.

3.4 Material y métodos

La colecta de ejemplares se realizó durante el día, en el periodo de actividad observado para ambas especies (~ 09:00-17:30 h), para lo cual se recurrió a la búsqueda directa entre hojarasca y bajo piedras y troncos (Karns, 1986). Inmediatamente después de la captura, se registró la temperatura corporal de cada ejemplar (T_b) vía cloacal, la temperatura del sustrato donde se hallaron (T_S) y la temperatura del aire (T_A), tomada a tres centímetros del sustrato (Woolrich-Piña *et al*., 2006); para esto se utilizó un termómetro digital Fluke® modelo 51-II con termopar tipo K (±0.1°C). Se anotó también el microhábitat en el que fue colectado cada ejemplar, las coordenadas geográficas del lugar y la hora de colecta, con base siempre en el horario de invierno. Para registrar el microhábitat que ocupaban los ejemplares al momento de su colecta, se consideraron cuatro categorías posibles en función del elemento del medio al cual se hallaron asociados: madera, rocas, hojarasca y vegetación herbácea. Siguiendo la recomendación

de Dytham (2011), se consideró adecuado un tamaño de muestra mínimo de 20 ejemplares por especie para la realización de las pruebas estadísticas pertinentes.

Para determinar la existencia de posibles diferencias entre la T_b de machos, hembras gestantes y no gestantes, se utilizó un ANCOVA, tomando como covariable a la variable térmica ambiental (T_A o T_S) más cercanamente relacionada a la T_b, lo cual se estableció por medio de análisis de correlación de Pearson o de correlación de rangos de Spearman, en el caso de muestras no paramétricas (Woolrich-Piña *et al*., 2006).

Con la finalidad de obtener las temperaturas operativas (T_e) en los sitios de muestreo, se procedió a colocar dispositivos *data loggers* Hobo® modelo U23-003 (de dos sensores) con modelos biofísicos de policloruro de vinilo (PVC) acoplados a los sensores. La finalidad de los modelos es asemejar a las especies en estudio en cuanto a sus propiedades térmicas (tasas de ganancia y pérdida de calor), para lo cual se efectuó un proceso de calibración (ver más adelante), empleando individuos representativos de la población colectados durante el primer muestreo (Dzialowsky, 2005). Se colocó un *data logger* con los dos sensores colocados (uno a la sombra y uno expuesto) en microhábitats típicos de cada especie, en cada una de las tres poblaciones estudiadas.

La calibración de los modelos, que se acoplaron a los sensores de los *data loggers*, se realizó empleando diferentes variaciones en tamaño y peso de tubos de PVC rellenos de silicón industrial. Los modelos se conectaron a un *data logger* Eltek® 1063 Squirrel junto con un individuo representativo (macho adulto) de cada especie. El dispositivo registró las temperaturas de los individuos de manera continua durante tres horas a intervalos de 30 min. de luz (con focos de 100 W) y sombra. Las lecturas obtenidas se analizaron por medio de regresión lineal simple, buscando el modelo que más se aproximara a las tasas de ganancia y pérdida de calor del individuo empleado para la calibración (aceptando como modelo adecuado aquel con una $r^2 \geq 0.7$) (Arenas, 2014).

Para la determinación de las temperaturas preferidas de las lagartijas (T_{set}) se diseñó un gradiente fototérmico, empleando una tina de aproximadamente 120X60X25 cm en cuyo fondo se dispuso sustrato (suelo, acículas de pino, hojas de encino y pasto) de las localidades de muestreo de *P. brevirostris* y *P. dugesii*. En un extremo del contenedor se colocó un foco incandescente de 100 W y en el otro bolsas de gel refrigerante, logrando así un gradiente de

temperaturas de aproximadamente 10 a 40°C. Se registraron, mediante un termómetro digital, las temperaturas seleccionadas (T_{set}) de cada ejemplar a intervalos de 30 min., con una hora previa de aclimatación, durante el horario de actividad de ambas especies (09:30 a 17:30 h). Se recurrió a un ANOVA de medidas repetidas para establecer la existencia de diferencias significativas entre las T_{set} de los individuos de cada especie (usando para ello las temperaturas registradas en gradiente fototérmico a intervalos de 30 min. durante el horario de actividad) (Lara-Reséndiz *et al*., 2013; Arenas, 2014).

Para la evaluación de la eficiencia en la termorregulación se siguió el protocolo de Hertz *et al*. (1993). Se ingresaron en una base de datos las temperaturas corporales de campo (T_b) de los ejemplares colectados, las cuales fueron contrastadas, por medio de una resta, con los cuartiles Q_1 y Q_3 (25 y 75% de los datos, respectivamente) de las temperaturas seleccionadas en laboratorio (T_{set}). Los datos resultantes se promediaron para obtener la precisión en la termorregulación (d_b).

Del mismo modo, se vertieron los datos de temperaturas operativas (T_e), registradas por los *data loggers* correspondientes al horario de actividad de las lagartijas, y se contrastaron del mismo modo que las T_b con los cuartiles de las T_{set}. Los datos individuales se promediaron para obtener la calidad térmica del ambiente (d_e). Los valores altos de d_b y d_e indican precisión en la termorregulación y calidad térmica bajas, respectivamente. Ambos promedios (d_b y d_e) se dividieron para calcular la eficiencia térmica de acuerdo a la fórmula:

$E = 1 - (d_b/d_e)$

Donde:

E = Eficiencia térmica

d_b = precisión en la termorregulación

d_e = calidad térmica del ambiente

En los análisis de eficiencia en la termorregulación se tomaron en cuenta únicamente los ejemplares adultos de cada especie, considerando como tales a aquellos con una LHC de 55 mm o más en *P. brevirostris* y 50 mm o más en *P. dugesii*.

Para la consideración de las temperaturas mínima crítica (CT_{min}) y máxima voluntaria (VT_{max}), se siguieron los criterios de Cowles y Bogert (1944). La CT_{min} se determinó

introduciendo a cada uno de los ejemplares en contenedores pequeños colocados en una caja con hielo. Se revisó constantemente a cada individuo hasta que, debido al descenso de su temperatura, fuera incapaz de reincorporarse luego de ponerlo sobre su dorso. En este punto se registró su temperatura corporal, vía cloacal, con un termómetro digital. Inmediatamente después de haber sometido a los ejemplares a esta prueba, se los colocó en otro contenedor con una fuente de calor para permitirles normalizar gradualmente su temperatura corporal.

Con el fin de obtener la VT_{max} se colocaron a los individuos, uno por uno, en un contenedor vacío de 20X13X15 cm durante un periodo de cinco minutos de aclimatación (o hasta que la lagartija permaneciera inmóvil). Transcurrido ese tiempo, se encendió un foco de 150 W dispuesto a 30 cm del contenedor. A partir de entonces, se vigiló al ejemplar a una distancia de no menos de dos metros, registrando con un cronómetro el tiempo transcurrido hasta que este manifestase un comportamiento alterado (*i. e.* correr alrededor del perímetro del contenedor buscando salida). Entonces se registró el tiempo transcurrido y su temperatura corporal. Las temperaturas crítica mínima (CT_{min}) y máxima voluntaria (VT_{max}) fueron comparadas por medio de un ANOVA (Carothers *et al*., 1997), distinguiendo población, sexo y categoría de edad.

3.5 Resultados

3.5.1 Ocupación de microhábitat

El 90.3% de los individuos de *P. brevirostris* registrados, fueron encontrados bajo rocas o cerca de ellas, mientras que solo el 9.7% se hallaron entre macollos (Poaceae) (Fig. 3.1). En cuanto a *P. dugesii*, fueron evidentes algunas diferencias entre las dos poblaciones. En Mazamitla, la mayoría de los individuos (85.7%) se colectaron bajo troncos o entre madera en descomposición, el 11.5% entre la hojarasca del bosque y el 2.8% entre la vegetación herbácea del lugar (Fig. 3.1). Por otra parte, en Tapalpa, la mayoría de los ejemplares (64%) se hallaron bajo rocas, el 30.5% entre madera de troncos caídos y únicamente el 5.5% entre hojarasca (Fig. 3.1).

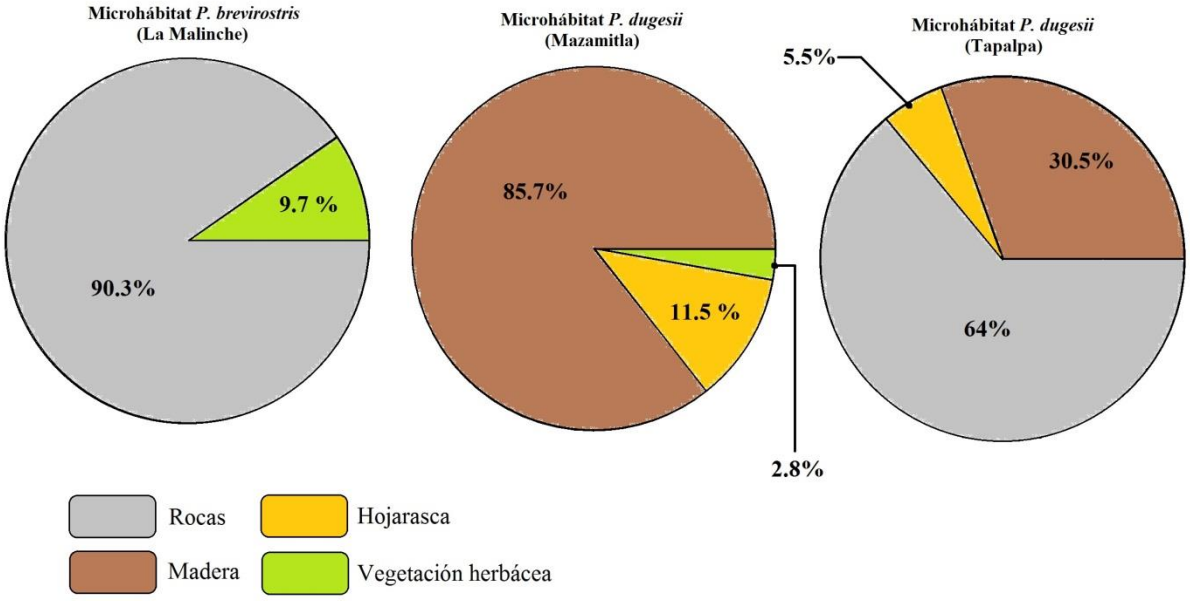


Figura 3.1. Microhábitat registrado (porcentaje de ejemplares colectados) para *P. brevirostris* y *P. dugesii* en sus respectivas localidades.

3.5.2 Horario de actividad

La estimación del horario de actividad de *P. brevirostris* y *P. dugesii* se basó únicamente en ejemplares adultos que presentaron una temperatura corporal (T_b) mayor o igual a 16°C, misma que estuvo dentro del intervalo de temperaturas mínimas registradas en gradiente fototérmico (ver más adelante). Partiendo de esta consideración, la actividad de *P. brevirostris* inicia a las 10:30 h y cesa a las 16:00 h, mostrando un patrón diurno bimodal, con un pico a las 11:30 h, seguido de un descenso alrededor de las 13:00 h y un alza leve cerca de las 15:00 h (Fig. 3.2). En *P. dugesii*, la actividad inicia a las 09:30 h y termina a las 15:00 h. En esta especie también se observó un patrón diurno bimodal, pero, a diferencia de *P. brevirostris*, el primer pico de actividad (entre 10:30 y 11:00 h) fue menos marcado que el segundo pico (alrededor de las 14:00 h). Ambos estuvieron separados por un valle entre las 11:30 y 13:00 h (Fig. 3.3).

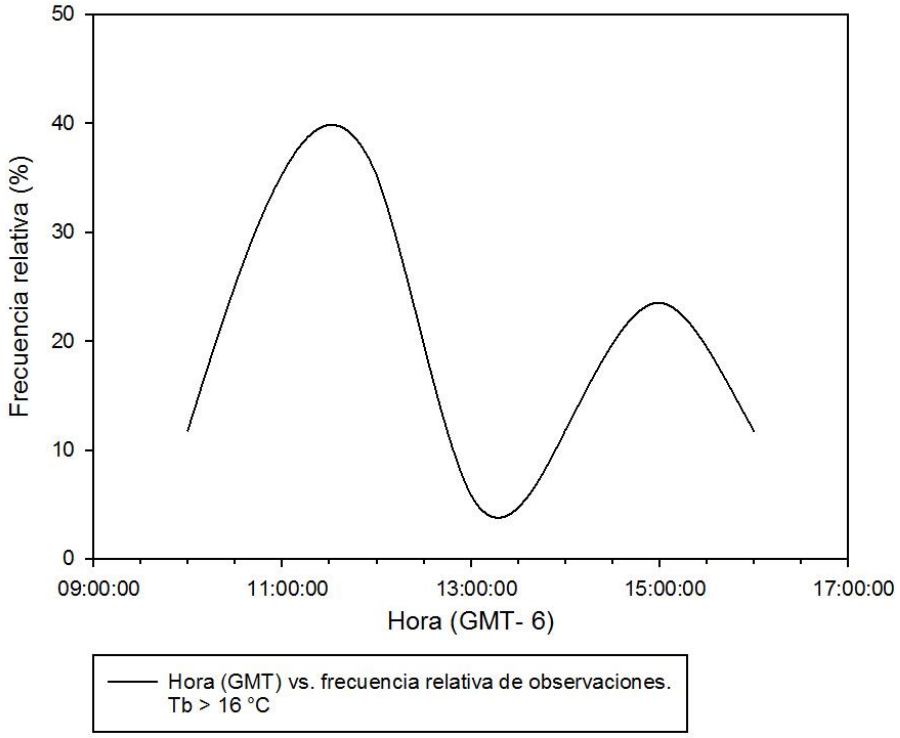


Figura 3.2. Horario de actividad observado para *Plestiodon brevirostris.*

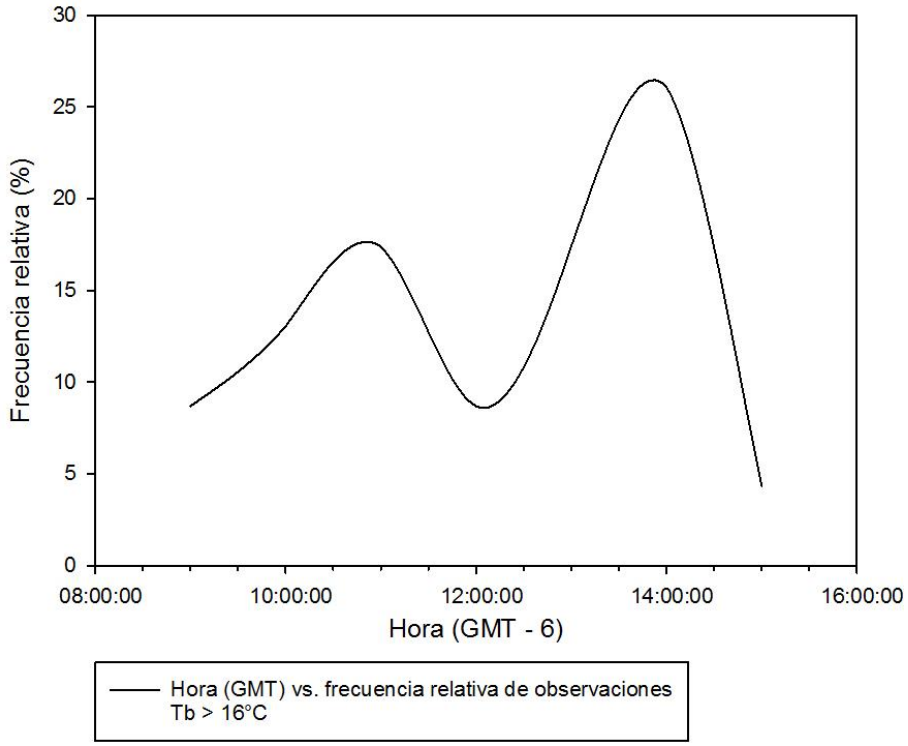


Figura 3.3. Horario de actividad observado para *Plestiodon dugesii*.

El modelo térmico que mejor asemejó las tasas de ganancia y pérdida de calor de *P. brevirostris* consistió en un tubo de PVC (color azul *Wedgewood*) de media pulgada (12.7 mm) de diámetro por 2.5 cm de longitud, rellenos de silicón industrial. La calibración para este modelo tuvo un coeficiente de determinación (r^2) de 0.786 (n = 42, P < 0. 001) (Fig. 3.4). Debido a cuestiones logísticas durante el trabajo de campo, fue necesario usar modelos estándar (*i. e.* no calibrados) para *P. dugesii*, para lo cual se emplearon tubos de PVC del mismo calibre y longitud que los que fueron usados para *P. brevirostris*.

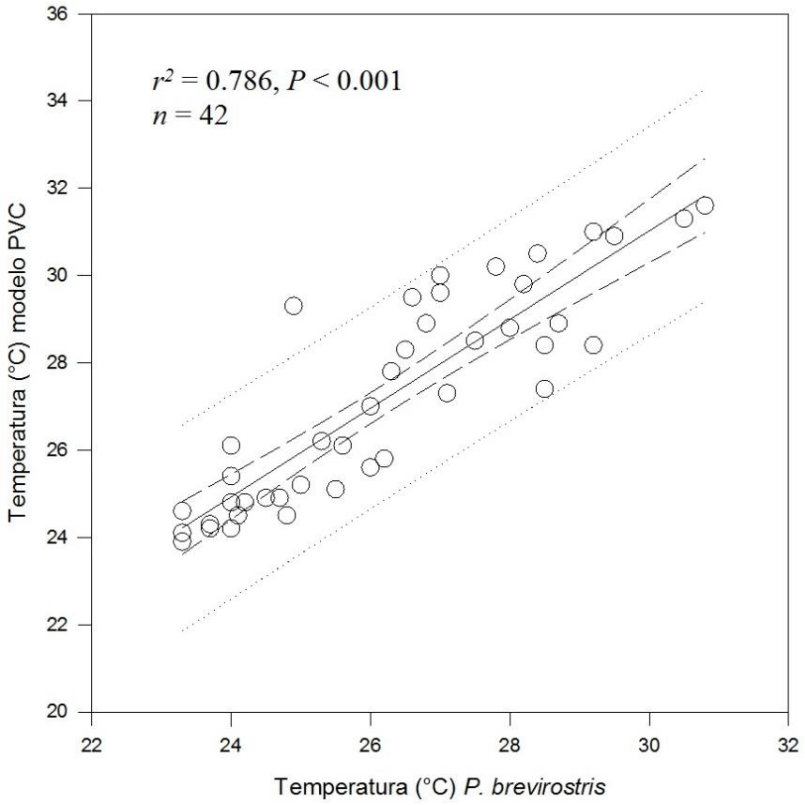


Figura 3.4. Gráfica de regresión del modelo térmico de PVC y un individuo de *P. brevirostris*. Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

3.5.3 Termorregulación

El promedio de temperaturas corporales en campo (T_b) para *P. brevirostris*, excluyendo individuos jóvenes, fue de 25.21°C (DE = 4.94°C, n = 23) (Tabla 3.1). La temperatura del sustrato (T_S) en el que se hallaron los ejemplares tuvo un promedio de 20.67°C (DE = 3.72°C, n = 23), mientras que la temperatura media del aire (T_A) fue de 21.36°C (DE = 4.06°C, n = 23). Se encontró, asimismo, una relación positiva entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato (r^2 = 0.659, P < 0.001, n = 23) (Fig. 3.5), y entre la temperatura corporal y la temperatura del aire (r^2 = 0.413, P < 0.001, n = 23) (Fig. 3.6). Las temperaturas de los organismos jóvenes de esta especie ($\bar{x}$ = 24.12°C, DE = 4.84°C, n = 8) (Fig. 3.7) no presentaron diferencias respecto a las de hembras y machos adultos ($F_{2, 28}$ = 2.956, P = 0.068).

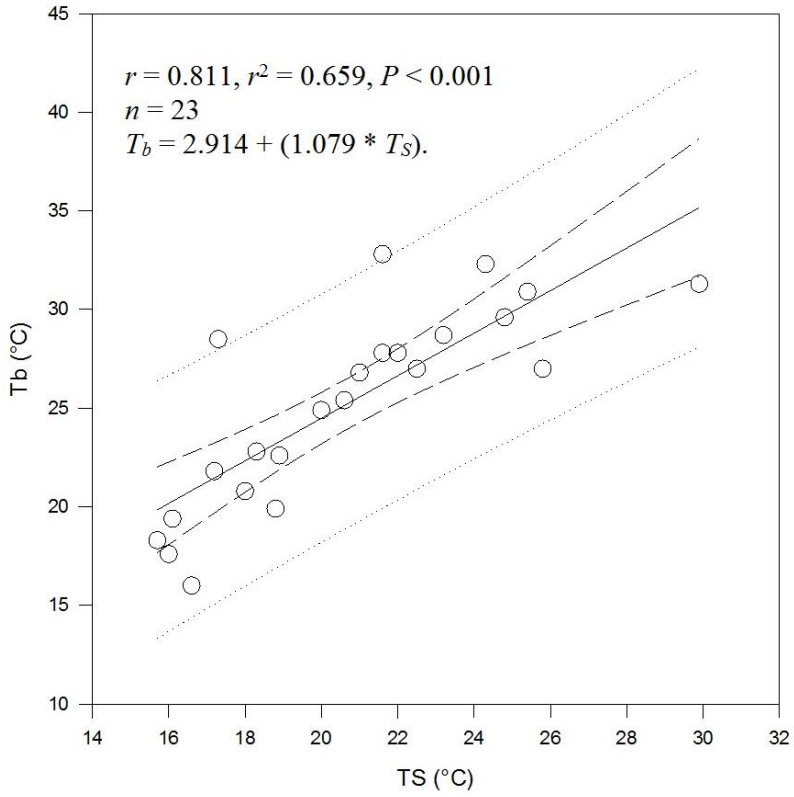


Figura 3.5. Gráfica de regresión de la temperatura corporal (T_b) de *P. brevirostris* y la temperatura del sustrato (T_S). Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

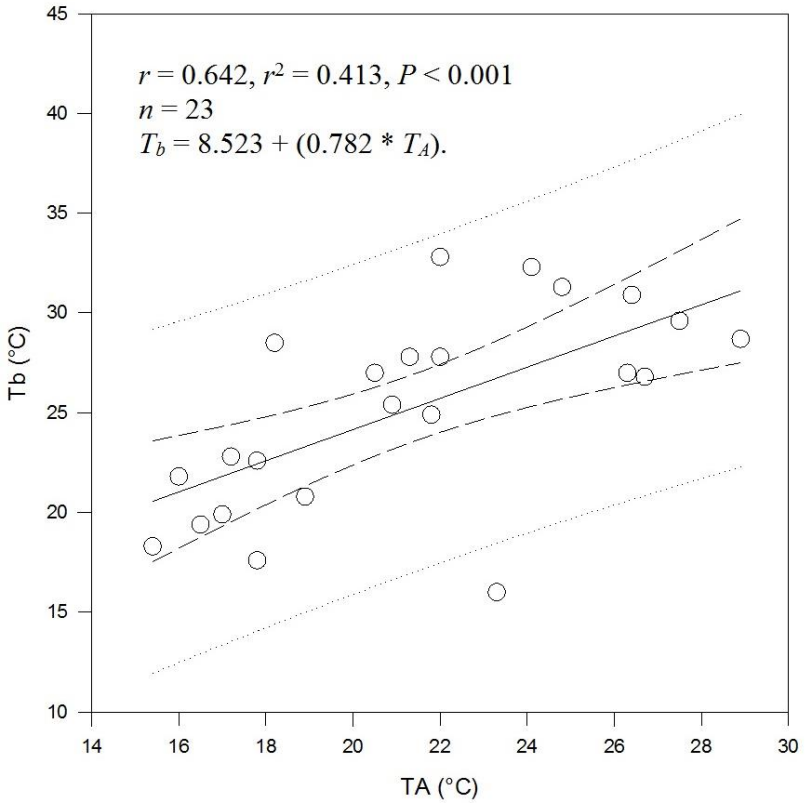


Figura 3.6. Gráfica de regresión de la temperatura corporal (T_b) de *P. brevirostris* y la temperatura del aire (T_A). Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

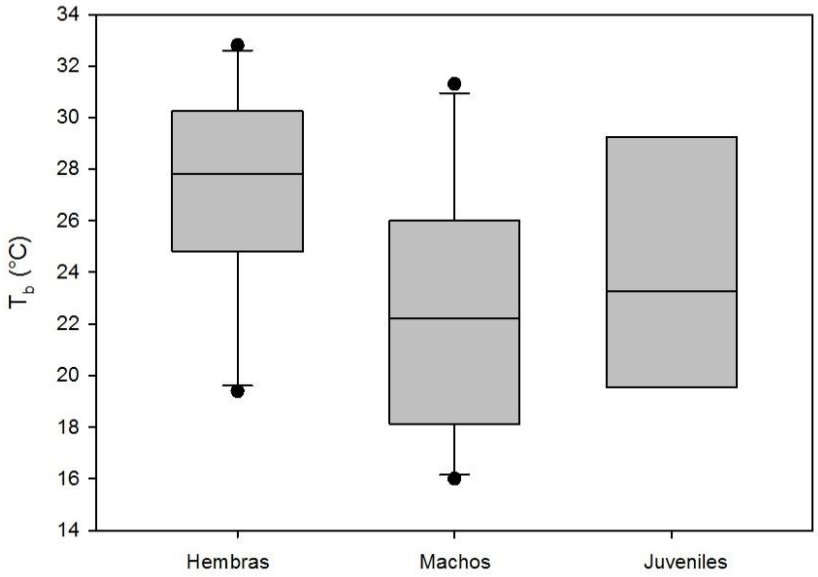


Figura 3.7. Temperaturas corporales (T_b) de hembras, machos y jóvenes de *P. brevirostris*. No se encontraron diferencias significativas entre ellos ($F_{2, 28}$ = 2.956, P = 0.068).

El promedio de temperaturas corporales en los ejemplares adultos de *P. dugesii* fue de 27.89°C (DE = 4.22°C, n = 22). En el caso de la población de Mazamitla, la T_b fue menor que la de la población de Tapalpa (Tabla 3.1). Considerando ambas poblaciones, la temperatura promedio del sustrato fue de 21.15°C (DE = 4.98°C, n = 22), y la temperatura del aire tuvo un promedio de 22.65°C (DE = 3.81°C, n = 22). Se encontró, en esta especie, una relación positiva entre la T_b y la T_S (r_s = 0.450, P = 0.035) (Fig. 3.8). Sin embargo, a diferencia de *P. brevirostris*, la T_b de *P. dugesii* mostró una relación positiva más fuerte con la temperatura del aire (r^2 = 0.553, P = < 0.001, n = 22) (Fig. 3.9).

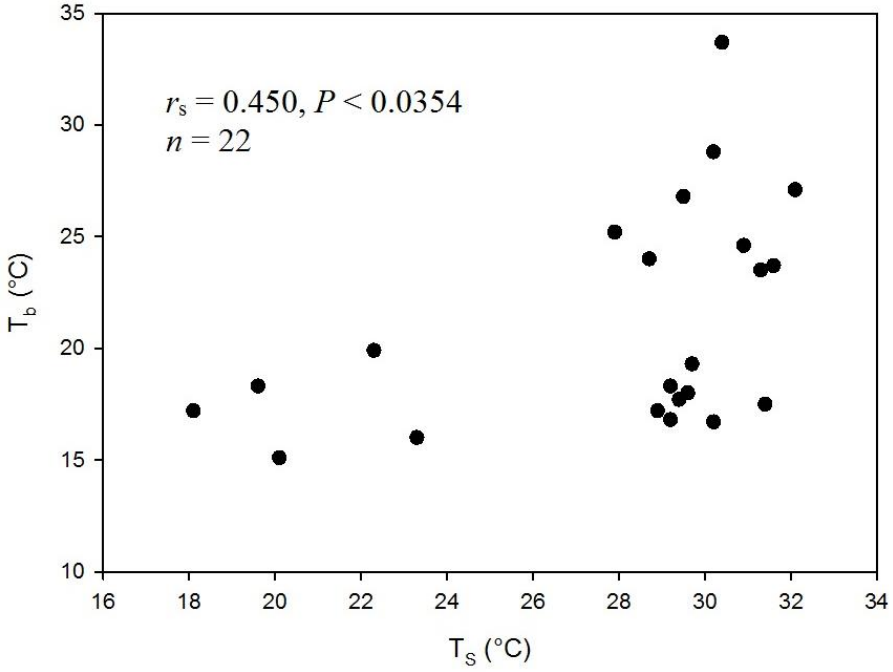


Figura 3.8. Gráfica de dispersión de la temperatura corporal (T_b) de *P. dugesii* y la temperatura del sustrato (T_S).

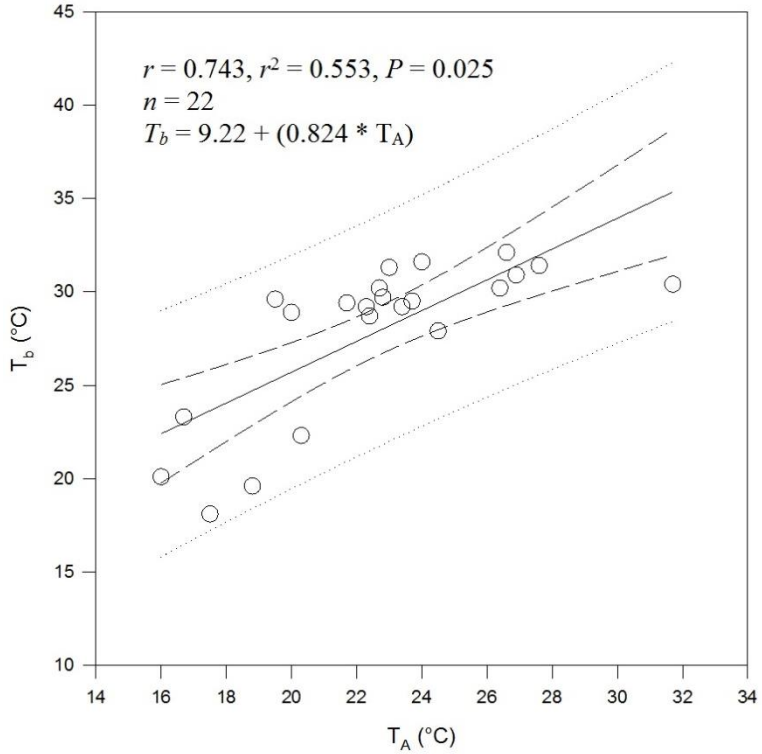


Figura 3.9. Gráfica de regresión de la temperatura corporal (T_b) de *P. dugesii* y la temperatura del aire (T_A). Se muestran la línea de regresión (línea sólida), los límites de confianza (líneas discontinuas) y los límites de predicción (líneas punteadas).

La temperatura corporal media de las hembras adultas de *P. dugesii* fue de 27.93°C (DE = 4.39°C, *n* = 18), la de los machos 26.97°C (DE = 5.06°C, *n* = 4) y la de los jóvenes 28.2°C (DE = 3.39°C, *n* = 6) (Fig. 3.10); al igual que en *P. brevirostris*, en *P. dugesii* no se detectaron diferencias entre estas tres categorías (H = 0.744, P = 0.689).

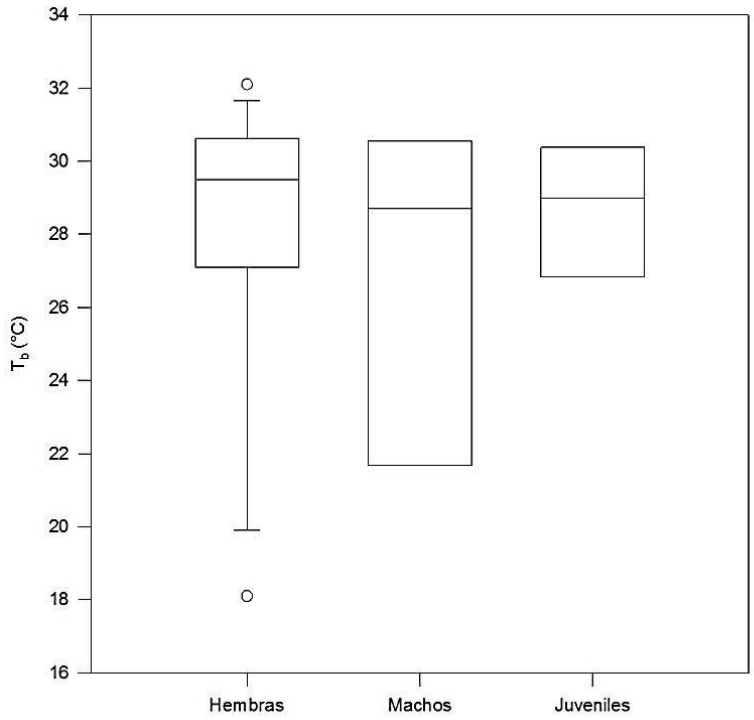


Figura 3.10. Temperaturas corporales (T_b) en campo de hembras, machos y jóvenes de *P. dugesii*. No se detectaron diferencias estadísticas entre ellos (H = 0.744, P = 0.689).

No se encontraron diferencias significativas en las temperaturas corporales en campo (T_b) de hembras gestantes y no gestantes de *P. brevirostris* (t = -1.153, g. l. = 15, P = 0.267) ni en la T_b de hembras gestantes y no gestantes de *P. dugesii* (U = 47.50, P = 0.940). Tampoco hubo diferencias en las T_b de machos y hembras gestantes y no gestantes de *P. brevirostris* (usando la temperatura del sustrato (T_S) como covariable) ($F_{2,\ 26}$ = 2.781, P = 0.080). Para *P. dugesii* se utilizó la temperatura del aire (T_A) como covariable, debido a que esta se correlacionó más fuertemente con las temperaturas corporales de los individuos en campo. En este caso, tampoco se encontraron diferencias entre los tres grupos ($F_{2,\ 23}$ = 0.1289, P = 0.879).

En cuanto a las temperaturas seleccionadas, la T_{set} promedio de *P. brevirostris* fue menor que la de ambas poblaciones de *P. dugesii*, y entre estas, los individuos de la población de Tapalpa tuvieron una T_{set} más baja que los de la población de Mazamitla. La precisión en la termorregulación (d_b) de *P. brevirostris* fue mayor que la de la población de *P. dugesii* de Mazamitla, sin embargo, los individuos de la población de Tapalpa mostraron una precisión en la termorregulación más alta. Con respecto a la calidad térmica del ambiente (d_e), la población de Tapalpa tuvo el valor más bajo, mientras que entre la población de *P. brevirostris* estudiada y la población de *P. dugesii* de Mazamitla, esta última registró una calidad térmica ligeramente mayor. Finalmente, los índices de eficiencia en la termorregulación (E) fueron mayores en la población de *P. dugesii* de Tapalpa, seguida de la población de *P. brevirostris* y de la población de *P. dugesii* de Mazamitla (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Parámetros térmicos de *P. brevirostris* y de las dos poblaciones estudiadas de *P. dugesii*. T_b = temperatura corporal en campo; T_{set} = temperatura seleccionada en gradiente fototérmico; d_b = precisión en la termorregulación; d_e = calidad térmica del ambiente; E = eficiencia en la termorregulación. Se muestran la media ± desviación estándar y, entre paréntesis, el valor mínimo a máximo y el tamaño de muestra.

Especie	T_b (°C)	T_{set} (°C)	Intervalo de T_{set} (°C) ($Q_1 - Q_3$)	d_b (°C)	d_e (°C)	E
P. brevirostris **(La Malinche)**	25.21 ± 4.94 (16.0 a 32.8, *n* = 23)	29.01 ± 4.72 (10.1 a 36.0, *n* = 374)	25.90 – 32.80	2.40 (0 a 9.90, *n* =23)	8.45 (0 a 20.82, *n* = 1825)	0.71
P. dugesii **(Mazamitla)**	25.68 ± 4.64 (19.6 a 31.6, *n* = 6)	32.37 ± 3.16 (20.5 a 36.5, *n* = 85)	31.37 – 34.20	3.77 (0 a 11.77, *n* = 6)	9.89 (0 a 18.88, *n* = 1540)	0.61
P. dugesii **(Tapalpa)**	28.71 ± 3.89 (18.1 a 32.1, *n* = 16)	30.84 ± 3.70 (12.9 a 35.9, *n* = 255)	29.60 – 33.30	1.46 (0 a 11.5, *n* = 16)	13.73 (0 a 19.42, *n* = 1470)	0.89

No se detectaron diferencias significativas en las temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente fototérmico de *P. brevirostris* y *P. dugesii* (λ de Wilks = 0.387, $F_{16, 17}$ = 3.781, P = 0.149). Asimismo, no hubo diferencias en las T_{set} de las dos poblaciones de *P. dugesii* estudiadas (λ de Wilks = 0.208, $F_{16, 3}$ = 0.714, P = 0.721).

La gran mayoría de las temperaturas operativas (T_e) estuvieron fuera del intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) de las dos especies. En *P. brevirostris* el 98.4% de las T_e fue menor al intervalo de T_{set}, 0.6% mayor y solamente el 1% de los registros empataron el intervalo de T_{set} (Figs. 3.11 y 3.14). En el caso de *P. dugesii*, 86.9% de las T_e de la población de Mazamitla estuvieron por debajo del intervalo de T_{set}, 9.9% por arriba y 3.2% dentro de este intervalo (Figs. 3.12 y 3.15). En la población de Tapalpa, 99.7% de los registros de T_e fueron menores a las T_{set} y solo el 0.3% de ellos cayó dentro del intervalo. No se registraron, en esta localidad, temperaturas por encima del intervalo de T_{set} (Figs. 3.13 y 3.16). Se concluyó, además, la existencia de diferencias en la calidad térmica del ambiente (d_e) para las tres poblaciones estudiadas (H = 2086.811, *g. l.* =2, P < 0.001), con diferencias significativas entre cada una de ellas (prueba de Dunn, P < 0.05).

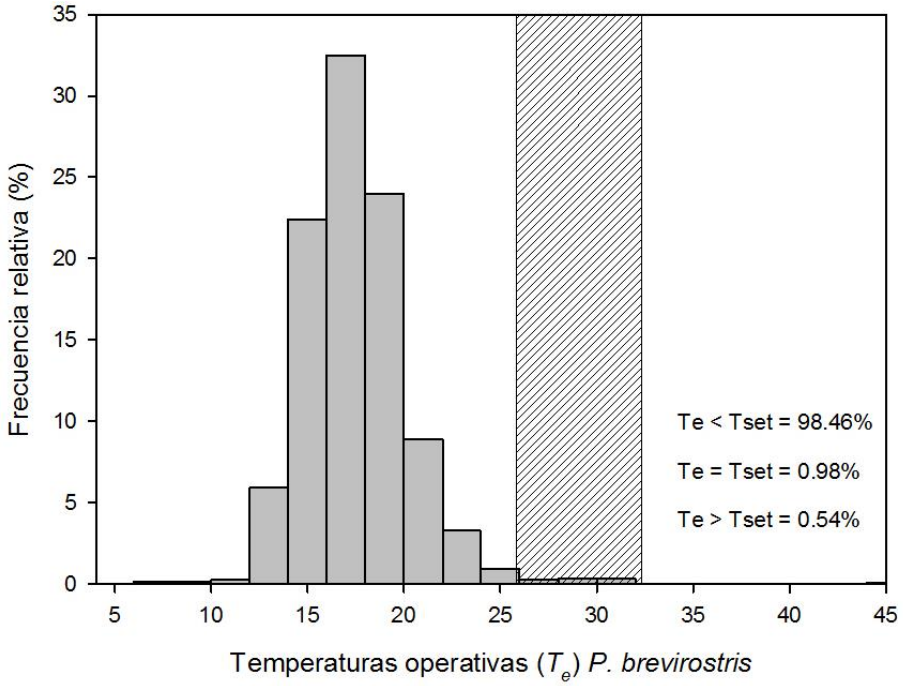


Figura 3.11. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población estudiada de *P. brevirostris*. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente fototérmico. Se muestra el porcentaje de T_e dentro y fuera del intervalo de T_{set}.

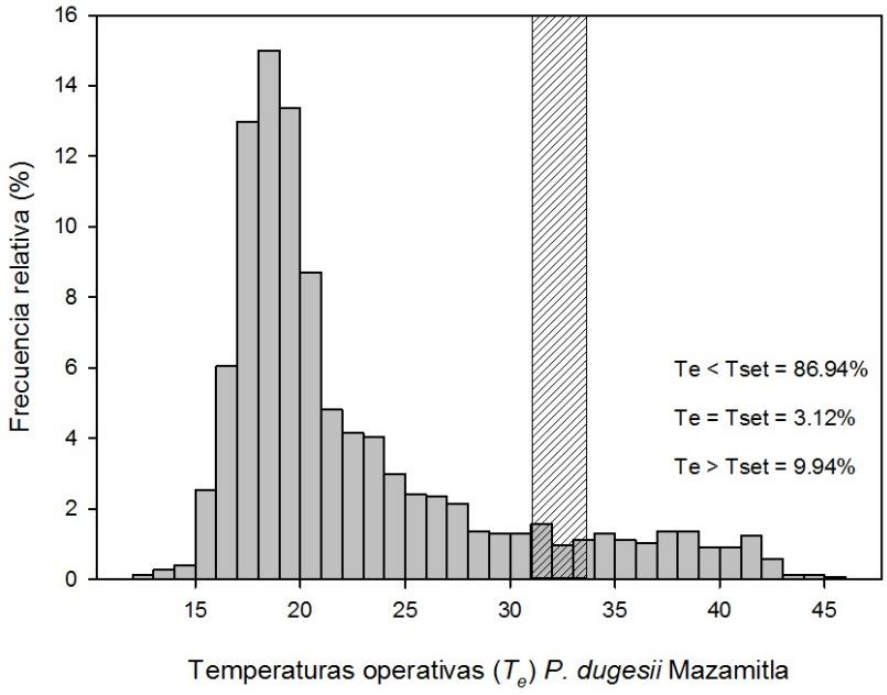


Figura 3.12. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población de Mazamitla de *P. dugesii*. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente fototérmico. Se muestra el porcentaje de T_e dentro y fuera del intervalo de T_{set}.

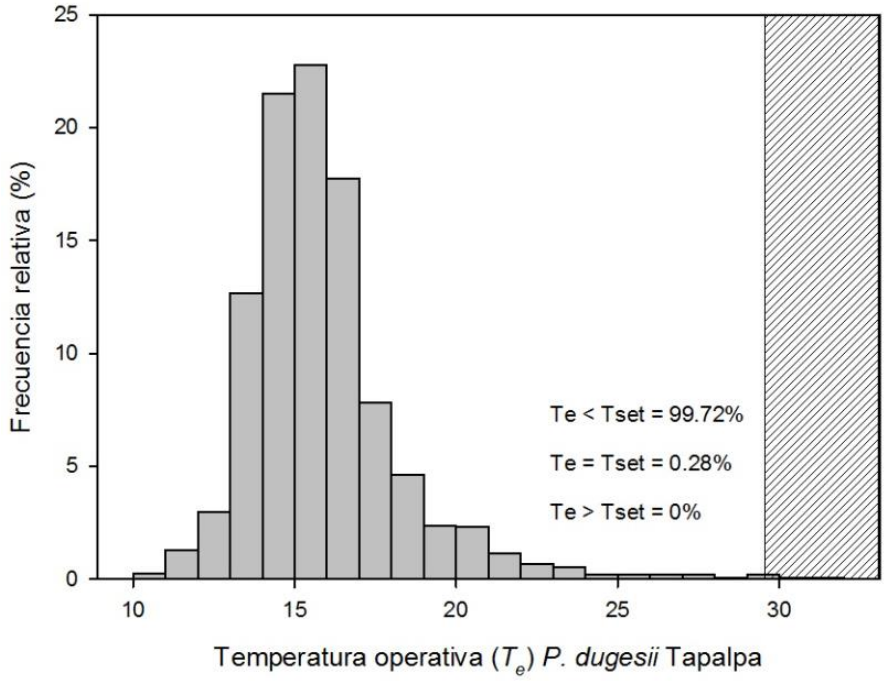


Figura 3.13. Frecuencias relativas de las temperaturas operativas en la población de Tapalpa de *P. dugesii*. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente fototérmico. Se muestra el porcentaje de T_e dentro y fuera del intervalo de T_{set}.

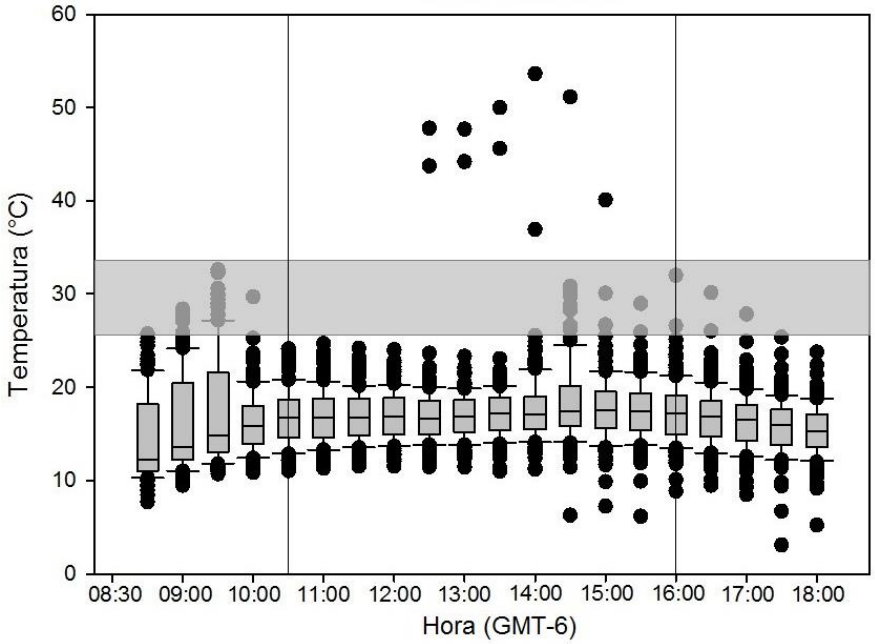


Figura 3.14. Temperaturas operativas (T_e) por hora en la localidad de *P. brevirostris*. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) y las líneas verticales el horario de actividad observado. Se muestran la mediana y los percentiles 25 y 75; las barras de error por abajo y arriba de la caja representan los percentiles 10 y 90, respectivamente, y los puntos, los valores extremos.

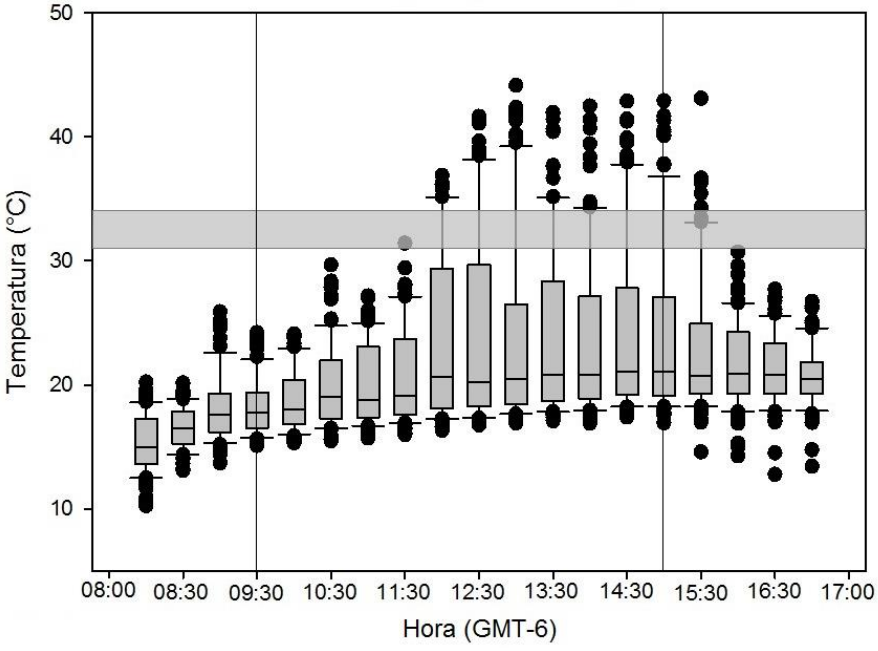


Figura 3.15. Temperaturas operativas (T_e) por hora de la población de *P. dugesii* de Mazamitla. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) y las líneas verticales el horario de actividad observado. Se muestran la mediana y los percentiles 25 y 75; las barras de error por abajo y arriba de la caja representan los percentiles 10 y 90, respectivamente, y los puntos, los valores extremos.

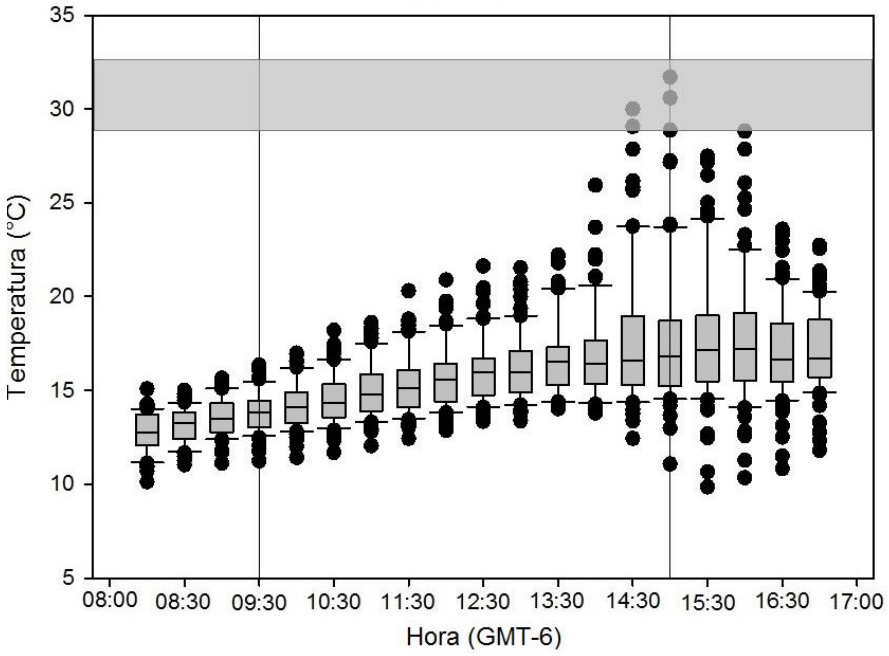


Figura 3.16. Temperaturas operativas (T_e) por hora de la población de *P. dugesii* de Tapalpa. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) y las líneas verticales el horario de actividad observado. Se muestran la mediana y los percentiles 25 y 75; las barras de error por abajo y arriba de la caja representan los percentiles 10 y 90, respectivamente, y los puntos, los valores extremos.

La temperatura seleccionada (T_{set}) media de las hembras gestantes de *P. brevirostris* fue de 28.70°C (DE = 4.09°C, n = 118), con cuartiles (Q_1 y Q_3) de 25.5 y 31.9°C. Por otra parte, las hembras no gestantes de esta especie tuvieron una T_{set} media de 28.51°C (DE = 4.29°C, n = 153), con cuartiles de 24.7 y 31.85°C. No se hallaron diferencias en la T_{set} de hembras gestantes y no gestantes (λ de Wilks = 0.028, $F_{11, 1}$ = 3.209, P = 0.412). Tampoco se detectaron diferencias en la precisión de la termorregulación (d_b) de hembras gestantes y no gestantes de *P. brevirostris* (U = 35, P = 0.637). No obstante, se encontró una mayor eficiencia en la termorregulación por parte de las hembras gestantes (E = 0.82) que en hembras no gestantes (E = 0.78).

Debido al bajo número de hembras no reproductoras de *P. dugesii* colectadas, se sumaron los datos (T_b, T_e y T_{set}) de ambas poblaciones a fin de comparar sus parámetros de termorregulación. En esta especie, la T_{set} media de hembras gestantes fue de 31.16°C (DE = 3.96°C, n = 221) con cuartiles 30.05 y 33.72°C, mientras que en hembras no gestantes la T_{set} media fue de 30.79°C (DE = 2.63°C, n = 118), con los cuartiles respectivos de 29.6 y 32.5°C. No se encontraron diferencias en la T_{set} de hembras gestantes y no gestantes (λ de Wilks = 0.046, $F_{16, 4}$ = 5.186, P = 0.061), ni tampoco en sus índices de precisión en la termorregulación (U = 47, P =

0.288). Además, contrario a lo visto en *P. brevirostris*, las hembras gestantes de *P. dugesii* fueron menos eficientes termorreguladoras (E = 0.81) que las hembras no gestantes (E = 0.97).

Con respecto a los parámetros de tolerancia térmica, la temperatura crítica mínima (CT_{min}) de *P. brevirostris* fue ligeramente más alta que la de la población de *P. dugesii* de Mazamitla, mientras que la población de Tapalpa de *P. dugesii* mostró la CT_{min} más baja (Tabla 3.2, Fig. 3.17). No hubo diferencias significativas en esta característica entre ambas especies (t = 1.530, *g. l.* = 55, P = 0.132). Tampoco se encontraron diferencias entre las dos poblaciones de *P. dugesii* ($F_{2, 54}$ = 1.567, P = 0.218). Del mismo modo, no se detectaron diferencias en la CT_{min} entre adultos y jóvenes de ambas especies ($F_{3, 52}$ = 1.136, P = 0.343), ni entre machos y hembras (H = 4.428, *g. l.* = 3, P = 0.219). Debido a que no se realizaron pruebas de CT_{min} durante el periodo de gestación de *P. brevirostris*, las comparaciones de este parámetro de acuerdo a la condición reproductora de las hembras fueron omitidas. En *P. dugesii* no hubo diferencias entre hembras gestantes y no gestantes (t = 0.816, *g. l.* = 12, P = 0.430).

Las temperaturas máximas voluntarias (VT_{max}) de *P. brevirostris* fueron menores que las de *P. dugesii*, y entre estas, la población de *P. dugesii* de Mazamitla tuvo una VT_{max} más alta que la de la población de Tapalpa (Tabla 3.2, Fig. 3.18). Se detectaron diferencias significativas entre las tres poblaciones estudiadas ($F_{2, 49}$ = 3.358, P = 0.043). Una prueba *post-hoc* de Tukey reveló que tales diferencias se hallaban en las VT_{max} de *P. brevirostris* y la población de *P. dugesii* de Mazamitla (P = 0.038). Aunque no se hallaron diferencias en la VT_{max} de adultos y jóvenes de *P. brevirostris* (t = -1.544, *g. l.* = 23, P = 0.136), sí las hubo entre adultos y jóvenes de *P. dugesii* (t = 2.539, *g. l.* = 25, P = 0.018). Asimismo, hubo diferencias en la VT_{max} de hembras y machos de *P. brevirostris* (t = -2.819, *g. l.* = 23, P = 0.010), pero no entre sexos en *P. dugesii* (t = -0.687, *g. l.* = 25, P = 0.498). Ya que tampoco se realizaron pruebas de VT_{max} durante el periodo de gestación de *P. brevirostris*, las comparaciones de este parámetro según la condición reproductora de las hembras fueron omitidas. En *P. dugesii* no hubo diferencias en las VT_{max} de hembras gestantes y no gestantes (t = 1.068, *g. l.* = 14, P = 0.062).

El tiempo medio transcurrido para que las lagartijas manifestaran intolerancia a la *VTmax* fue mayor para *P. brevirostris* que para la población de *P. dugesii* de Mazamitla y de Tapalpa; esta última presentó, a su vez, un tiempo mayor que la población de Mazamitla (Tabla 3.2). Se detectaron diferencias significativas en el tiempo de tolerancia de las tres poblaciones (H =

22.550, *g. l.* = 2, $P < 0.001$). Una prueba de Dunn encontró dichas diferencias entre *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii* ($P < 0.05$).

Tabla 3.2. Tolerancias térmicas de *P. brevirostris* y *P. dugesii*. CT_{min} = temperatura crítica mínima; VT_{max} = temperatura máxima voluntaria; Tiempo de tolerancia VT_{max} = tiempo al que los ejemplares comenzaron a mostrar intolerancia ante la VT_{max}. Se muestran la media ± desviación estándar y, entre paréntesis, el valor mínimo y máximo y el tamaño de muestra.

	CT_{min} (°C)	VT_{max} (°C)	Tiempo de tolerancia VT_{max} (s)
P. brevirostris	10.87 ± 3.17 °C (4.3 a 17.6 °C, *n* = 30)	35.48 ± 1.79 °C (32.5 a 38.6 °C, *n* = 25)	360.4 ± 153.5 s (146 a 768 s, *n* = 25)
***P. dugesii* (Mazamitla)**	10.55 ± 2.19 °C (7.8 a 13.8 °C, *n* = 7)	37.02 ± 1.62 °C (34.8 a 39.5 °C, *n* = 7)	187 ± 47.4 s (107 a 259 s, *n* = 7)
***P. dugesii* (Tapalpa)**	9.47 ± 2.13 °C (5.0 a 13.0 °C, *n* = 20)	36.32 ± 1.16 °C (34.4 a 38.1 °C, *n* = 20)	196.1 ± 73.3 s (108 a 402 s, *n* = 20)

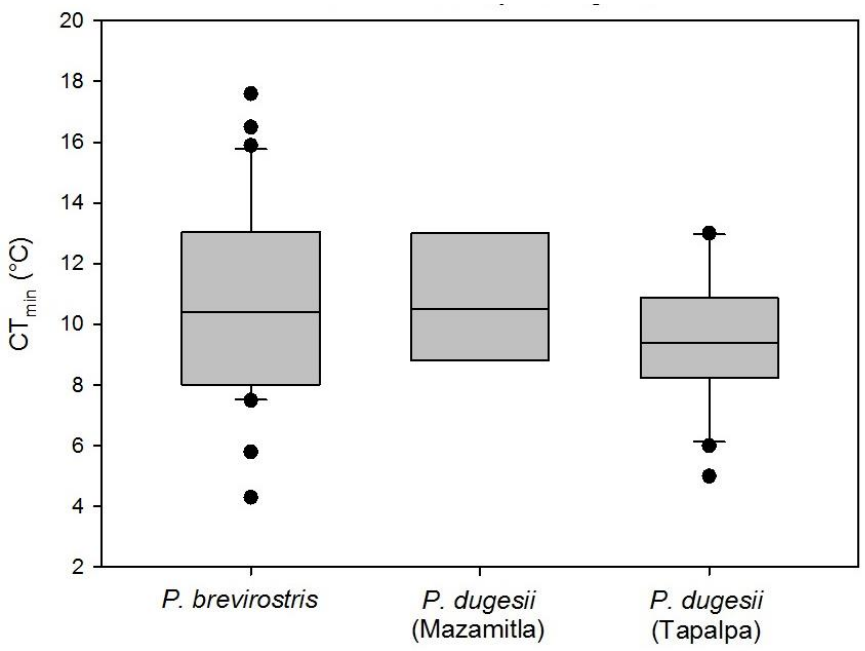


Figura 3.17. Temperaturas críticas mínimas (CT_{min}) de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii* estudiadas. Se muestran la mediana y los percentiles 25 y 75; las barras de error por abajo y arriba de la caja representan los percentiles 10 y 90, respectivamente, y los puntos, los valores extremos.

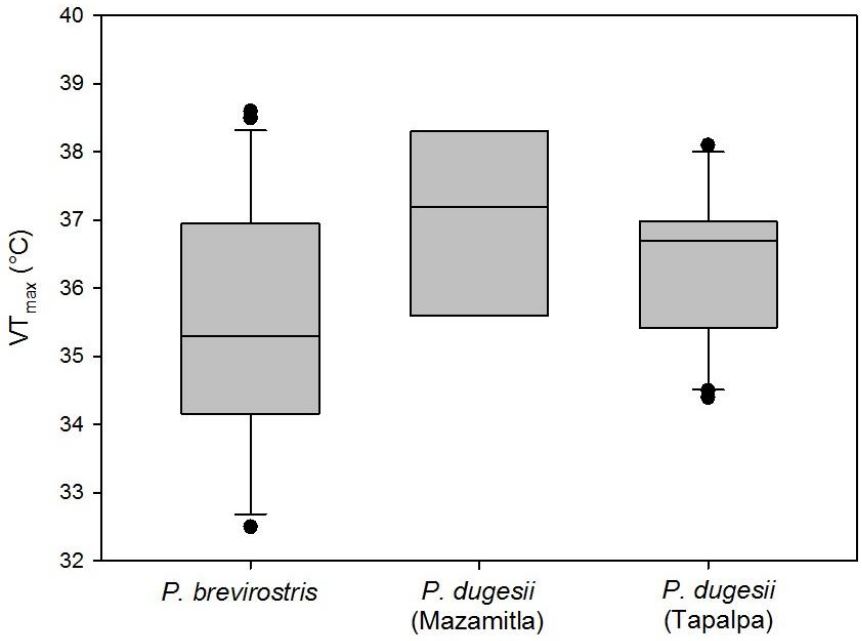


Figura 3.18. Temperaturas máximas voluntarias (VT_{max}) de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii* estudiadas. Se muestran la mediana y los percentiles 25 y 75; las barras de error por abajo y arriba de la caja representan los percentiles 10 y 90, respectivamente, y los puntos, los valores extremos.

3.6 Discusión

Las características de termorregulación (T_b, T_{set}) obtenidas de *P. brevirostris* y *P. dugesii* resultaron, en lo general, muy similares a las registradas para otras especies del género (Brattstrom, 1965; Xu *et al*., 1999; Du *et al*., 2000; Youssef *et al*., 2008; Moreno, 2011). Del mismo modo, los parámetros de tolerancia térmica de estas especies coinciden con aquellos publicados para otras especies del género, asiáticas y norteamericanas (Fitch, 1964; Brattstrom, 1965; Xu *et al*., 1999; Du *et al*., 2000; Youssef *et al*., 2008). Hay que mencionar, sin embargo, que en todos esos estudios se consideró como límite máximo la temperatura máxima crítica (CT_{max}). En este trabajo se utilizó, en su lugar, la temperatura máxima voluntaria (VT_{max}) debido a que esta ha sido referida por algunos autores (*e. g*. Heatwole y Firth, 1982) como una medida de mayor relevancia ecológica, ya que indica el límite máximo de temperatura a la cual los organismos ectotermos pueden operar, además de que para su estimación no se precisa sacrificar, o siquiera dañar, al individuo. Las CT_{min} registradas en este estudio son menores a las registradas para lagartijas del género *Liolaemus* (Tropiduridae) (Carothers *et al*., 1997), que habitan zonas templadas de Sudamérica; sin embargo, las VT_{max} obtenidas aquí son similares a las temperaturas

de dicho estudio para ese grupo de lagartijas sudamericanas. Ambos géneros habitan ambientes templados entre los 1500 y 3000 msnm, por lo que estas similitudes ecológicas pudiesen ser responsables de que dichos parámetros sean relativamente cercanos en estos grupos. No obstante, los resultados aquí obtenidos coinciden con el conservadurismo de estos parámetros térmicos observado en otras especies de *Plestiodon* (Youssef *et al*., 2008), así como en otros grupos de lagartijas de todo el mundo (Grigg y Buckley, 2013).

En las tres localidades estudiadas se registró un gran número de temperaturas operativas (T_e) bajas. En la población de *P. brevirostris* de La Malinche, así como en las dos poblaciones de *P. dugesii* de Jalisco, la mayoría de las temperaturas operativas (T_e) estuvieron muy por debajo de la temperatura seleccionada (T_{set}) de cada especie. En ambas poblaciones de *P. dugesii* se aprecia una coincidencia en el incremento de actividad de las lagartijas durante las horas en las que las temperaturas operativas fueron mayores y más variables. Por el contrario, en *P. brevirostris* la actividad disminuye considerablemente durante las horas en las que las temperaturas operativas muestran una mayor frecuencia de valores extremadamente altos. Tales disimilitudes, por lo tanto, parecen ser debidas a las diferencias en el ambiente térmico de cada especie. Es notable la existencia de un horario de actividad bimodal en estas especies, pues este tipo de patrón ha sido asociado, generalmente, a organismos de ambientes desérticos o estacionalmente cálidos, donde las altas temperaturas causan un cese de actividad al mediodía (Adolph y Porter, 1998; Arenas, 2014). Por otra parte, es posible que a consecuencia de la alta ocurrencia de temperaturas operativas bajas exista, al menos en *P. brevirostris*, algún mecanismo de protección al congelamiento (*supercooling*) para sobrevivir a las temperaturas bajo cero. Como se sabe, este es un fenómeno relativamente común entre distintos taxones de reptiles, y en general en animales que habitan ambientes fríos (Lowe *et al*., 1971; Willmer *et al*., 2005).

Las variaciones en topografía, exposición al viento, cobertura de vegetación, presencia de agua y tipo de suelo son algunos de los factores que generan heterogeneidad térmica a través del paisaje (Hagman *et al*., 2013). Las diferencias en la ocupación de microhábitat en las tres poblaciones de *Plestiodon* aquí estudiadas pudieran deberse, al menos en parte, a las temperaturas que ofrecen estos sitios para la termorregulación de estos esquincos. Aunque ambas especies mostraron correlaciones positivas relativamente fuertes entre la temperatura corporal de los ejemplares en campo y la temperatura ambiental (lo cual, de acuerdo al criterio de Huey y Slatkin

(1976), los definiría como organismos termoconformistas) los índices de eficiencia en la termorregulación indican que tanto *P. brevirostris* como *P. dugesii* son muy buenos termorreguladores. Aunque los resultados sugieren que ambas especies dependen tanto de la temperatura del sustrato como la del aire, la fuente de obtención de calor de estas dos especies es ligeramente distinta, pues *P. brevirostris* mostró una tendencia más fuerte a la tigmotermia, ientras que *P. dugesii* lo fue a la heliotermia. Esto pudiera deberse a las condiciones de exposición al viento y a las temperaturas más bajas en la localidad de colecta de *P. brevirostris*, en La Malinche, que en las dos localidades de *P. dugesii*, lo cual se ve reflejado en una tendencia mayor de *P. brevirostris* a la tigmotermia. La participación de estas dos estrategias de termorregulación en una misma especie ya había sido reportada para *Sceloporus grammicus* (Woolrich-Piña *et al*., 2006), y contrasta con la mayoría de las lagartijas, que suelen inclinarse más hacia alguna de estas dos fuentes de obtención de calor.

A pesar de que la mayoría de los ejemplares fueron colectados bajo troncos y rocas, los índices de precisión y eficiencia en la termorregulación son altos en comparación con los de otras especies de lagartijas (Navarro-García *et al*., 2008; Lara-Reséndiz *et al*., 2013; Arenas, 2014), lo cual podría indicar que, aunque estas lagartijas parezcan inactivas, siguen regulando activamente su temperatura dentro de sus respectivos refugios, tal como se ha encontrado en algunos otros reptiles (Cowles y Bogert, 1944; Huey, 1982; Lara-Reséndiz *et al*., 2013). Por el contrario, los índices de calidad térmica indican que el ambiente térmico para estas especies no es idóneo. Es probable que los valores altos de precisión y eficiencia en la termorregulación de estas lagartijas sean producto de sus demandas térmicas en estos ambientes. Se ha visto, por ejemplo, que reptiles con adaptaciones a climas fríos pueden ajustar sus conductas termorreguladoras en función de diferentes limitantes en la temperatura ambiental, de manera que, en hábitats con una baja calidad térmica, estos pueden aumentar la precisión en la termorregulación o elevar su temperatura corporal (Besson y Cree, 2010). Ciertamente, *P. brevirostris* mostró un mayor grado de euritermia en comparación con *P. dugesii*, lo cual se ve reflejado en el amplio intervalo de temperaturas seleccionadas por esta especie en condiciones de laboratorio.

En diversos estudios sobre la biología térmica de lagartijas, se han encontrado diferencias en la termorregulación de las hembras en función de su condición reproductora, en algunos casos implicando la selección de temperaturas corporales más bajas que en hembras no gestantes

(Garrick, 1974; Mathies y Andrews, 1997) o, por el contrario, seleccionando temperaturas corporales más altas (Rock *et al*., 2000; Robert *et al*., 2006) En algunos de estos casos se ha observado también una precisión en la termorregulación mayor a la de hembras no gestantes (Robert *et al*., 2006). No obstante que en este estudio no se detectaron diferencias sustanciales en las temperaturas seleccionadas y los índices de precisión en la termorregulación de hembras gestantes y no gestantes, los índices de eficiencia en la termorregulación fueron distintos en ambas especies. Las hembras gestantes de *P. brevirostris* fueron más eficientes termorreguladoras (E = 0.82) que las hembras no gestantes (E = 0.78). En *P. dugesii* se encontró una mayor eficiencia termorreguladora por parte de las hembras no gestantes (E = 0.97), en comparación con las hembras gestantes de esta especie (E = 0.81). Ya que en ambas especies la precisión en la termorregulación no presentó diferencias de acuerdo con su condición reproductora, es factible que los valores de eficiencia en la termorregulación sean producto de las condiciones particulares del ambiente térmico en cada localidad. Otros estudios en esquincos han mostrado también que las hembras gestantes, aunque capaces de termorregular activamente, se ven limitadas por ciertas condiciones ambientales, como la cobertura del dosel, la temperatura del microhábitat y las condiciones meteorológicas (Robert *et al*., 2006).

En cuanto a las medidas de tolerancia térmica, fue inesperado no haber encontrado diferencias en la CT_{min} y VT_{max} de hembras gestantes y no gestantes de *P. dugesii*, dados los altos índices de precisión y eficiencia en la termorregulación de esta especie. Es probable que esto sea debido a que, en *P. dugesii*, la conducta de termorregulación sea un mecanismo eficaz para asegurar el desarrollo de los embriones dentro de la hembra, y no sea necesario algún control fisiológico. Sin embargo, dado el bajo número de muestra y que no se obtuvieron datos de estos parámetros en hembras gestantes de *P. brevirostris*, es evidente que se requiere profundizar en este tema para obtener una conclusión sustentada.

Los resultados aquí obtenidos sobre la termorregulación de estas dos especies de *Plestiodon* contribuyen al conocimiento de la biología térmica del género. Es oportuno mencionar que el año en el que se obtuvieron estos datos, 2014, fue considerado como el más cálido registrado desde 1880 (NOAA, 2014; NASA, 2015). Las temperaturas continentales y de la superficie oceánica, de acuerdo a estas fuentes, sobrepasó en 0.69°C la media registrada para el siglo XX. Aun así, las temperaturas operativas en ambas especies fueron inferiores a las

temperaturas seleccionadas, lo cual concuerda con la postura de ciertos autores que mencionan que el incremento en las temperaturas globales sería mayormente resentido por animales ectotermos de ambientes tropicales (Tewksbury *et al*., 2008).

Ya que la utilización del índice de calidad térmica del ambiente es una medida que depende de las preferencias térmicas de cada especie (Lara-Reséndiz *et al*., 2013), los datos aquí obtenidos no pueden ser extrapolados a otros reptiles de las localidades estudiadas. Esto abre la posibilidad de proseguir con este tipo de estudios ecofisiológicos en otras especies de lacertilios a través de las diferentes zonas ecológicas de México. En este sentido, Lara-Reséndiz *et al*. (2014), con base en sus resultados sobre la influencia de la altitud y el tipo de vegetación en la calidad térmica del ambiente para una comunidad de lagartijas de clima templado, señalaron la necesidad de realizar estudios de ecología térmica a diferentes escalas espaciales. En conjunto con lo anterior, es imprescindible también considerar en este tipo de trabajos la historia evolutiva de cada taxón, a fin de que las comparaciones integren aspectos filogenéticos y ecológicos, y con ello se incluyan en un contexto más holístico.

3.7 Conclusiones

1. *Plestiodon brevirostris* y *P. dugesii* presentaron un horario de actividad diurno bimodal, con diferentes horas de alza y baja de actividad.
2. Los parámetros de termorregulación y tolerancia térmica de ambas especies fueron, en lo general, similares entre sí, y coincidieron con aquellos registrados para otras especies del género.
3. Aunque ambas especies mostraron correlaciones positivas relativamente fuertes entre la temperatura corporal de los ejemplares en campo y la temperatura ambiental, los índices de eficiencia en la termorregulación indican que tanto *P. brevirostris* como *P. dugesii* son muy buenos termorreguladores.
4. La fuente de obtención de calor de estas dos especies es distinta, pues *P. brevirostris* mostró una tendencia más fuerte a la tigmotermia, mientras que *P. dugesii* lo fue a la heliotermia.
5. En las tres poblaciones estudiadas, la calidad térmica del ambiente fue baja (con la mayoría de las temperaturas operativas menores a las temperaturas seleccionadas).

6. En la población de *P. dugesii* de Tapalpa, donde la calidad térmica fue menor, la eficiencia en la termorregulación resultó ser más alta que en la población de esta especie de Mazamitla.
7. *Plestiodon brevirostris* presentó una temperatura crítica mínima (CT_{min}) más alta que la de ambas poblaciones de *P. dugesii*, y entre estas, la población de Tapalpa tuvo una CT_{min} más baja que la de la población de Mazamitla.
8. La temperatura máxima voluntaria (VT_{max}) fue ligeramente más baja en *P. brevirostris* que en *P. dugesii*. En este caso, la población de *P. dugesii* de Mazamitla mostró una VT_{max} un poco más alta que la de la población de Tapalpa.
9. En ambas especies, la precisión de la termorregulación fue similar entre hembras gestantes y no gestantes. Sin embargo, las hembras gestantes de *P. brevirostris* fueron más eficientes termorreguladoras que las hembras no gestantes, mientras que en *P. dugesii* las hembras no gestantes resultaron más eficientes.

Capítulo IV: Desempeño Locomotor

4.1 Introducción

Un tema central dentro de la fisiología ecológica y evolutiva es el grado al cual las variaciones fisiológicas y morfológicas afectan el desempeño y la adecuación biológica de los organismos (Hertz *et al*., 1988; Bennet y Huey, 1990). Para el estudio de la locomoción como medida del desempeño de los individuos, suelen usarse criterios que reflejan las consecuencias ecológicas de tales variaciones (*e. g.* velocidad, resistencia); dicho de otra manera, los criterios empleados deben ser relevantes para la historia natural de cada organismo (Bennet y Huey, 1990).

Los experimentos sobre desempeño locomotor en lacertilios han sido sumamente recurridos en diferentes estudios. En general, estos han relacionado el efecto de las diferencias morfométricas (*e. g.* Miles *et al*., 1995), la ontogenia (*e. g.* Carrier, 1996), la temperatura corporal (*e. g.* Hertz *et al*., 1988; Angilletta, Jr., *et al*., 2002; Watson y Formanowicz, 2012) y la gravidez de las hembras (e. g. Cooper, Jr., *et al.*, 1990; Schwarzkopf y Shine, 1992; Olsson *et al*., 2000; Shine, 2003 a, b) con el aumento o disminución de la capacidad de locomoción en estos reptiles y, como consecuencia, del riesgo de depredación al que se enfrentan en función del desempeño diferencial entre individuos. Concretamente en el caso de la reproducción, la mayor parte de las investigaciones sobre este tópico sugieren que el aumento en la carga reproductora (*i. e*. masa relativa de nidada/camada) reducen el desempeño locomotor de las hembras, haciéndolas más susceptibles a la depredación (Cooper, Jr. *et al*., 1990; Shine, 2003a, b); lo anterior es, por lo tanto, considerado un costo de reproducción.

A pesar de la gran cantidad de estudios de esta índole, Irschick (2003) hace hincapié en que la interpretación de los resultados de pruebas de desempeño locomotor debe ser cautelosa, ya que no siempre es cierto que los niveles de desempeño en condiciones óptimas de laboratorio reflejan el nivel de desempeño en la naturaleza. Por esta razón, y aunque constituyen pieza clave para entender el proceso de selección natural, este tipo de estudios debe realizarse con base en metodologías acordes a la biología de los organismos a tratar, y sin asumir categóricamente una relación directa entre ellos y la adecuación biológica cuando no se dispone de herramientas precisas para asegurarlo.

Una de las características de las lagartijas de la familia Scincidae es la notable reducción en el tamaño de sus extremidades. Por ello, los estudios comparativos del desempeño locomotor en esquincos pueden proveer una buena aproximación a la evolución del desempeño fisiológico independiente de adaptaciones morfológicas complementarias, tales como el incremento en el tamaño de las extremidades (Watson y Formanowicz, 2012).

4.2 Hipótesis

1. El desempeño locomotor (resistencia), a la temperatura seleccionada, será menor en hembras gestantes que en hembras no gestantes de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.
2. Debido a la reducción de extremidades en estas lagartijas, el desempeño locomotor de *P. brevirostris* y *P. dugesii* no se verá influenciado por las variables morfométricas de los individuos.

4.3 Objetivos

- Correlacionar el desempeño locomotor de *P. brevirostris y P. dugesii* a temperatura seleccionada (T_{set}) en función de la talla, sexo y condición reproductora (en hembras) de los individuos.
- Determinar el efecto de las diferentes variables morfométricas en el desempeño locomotor de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

4.4 Material y métodos

Para la evaluación del desempeño locomotor se empleó una caminadora accionada por medio de un motor de engranaje de eje paralelo Dayton® 1LPW5 de 100 rpm. La pista consistió en una banda sinfín de un metro de longitud por 30 cm de ancho, hecha de lona. Se hicieron corridas de prueba para determinar una velocidad de carrera adecuada para ambas especies (*i. e.* no demasiado rápida ni demasiado lenta). En el extremo posterior de la caminadora se colocó un bloque de poliestireno expandido (EPS) en el cual se insertó un tubo de PVC de aproximadamente 12 cm, cubierto en su interior con rocas pequeñas pegadas con silicón; este funcionó como aliciente para que las lagartijas se mantuvieran corriendo (Bennett, 1980). El tubo se comunicó a un saco de manta amarrado a su parte posterior, para así facilitar el regreso de los ejemplares a la banda en caso de que estos lograran alcanzar el tubo.

Antes de la prueba, cada ejemplar se colocó en un contenedor sobre el cual se dispuso un foco de 100 W; la temperatura corporal fue monitoreada mediante un termómetro digital hasta aproximarla a la T_{set} promedio de la especie, la cual fue mantenida relativamente constante usando otro foco de 100 W instalado sobre la banda caminadora. Se colocó al individuo sobre la banda y se le estimuló a correr, mediante ligeros toques sobre su dorso y base de la cola, hasta el punto de agotamiento (indicado por una falta de respuesta ante los estímulos táctiles e incapacidad de reincorporarse luego de colocar al ejemplar sobre su dorso) (Angilletta, Jr., *et al*., 2002).

Se registraron la resistencia (s), la temperatura inicial (T_i, °C), la temperatura final (T_f, °C), el sexo y la condición reproductora (gestante o no gestante, en el caso de hembras) de cada individuo sometido a estas pruebas. En el caso de hembras gestantes, las pruebas se realizaron dos veces: una durante el periodo de gravidez y otra posterior al alumbramiento. Las posibles diferencias en el desempeño locomotor entre lagartijas gestantes y no gestantes, así como entre las mismas lagartijas antes y después del parto, se examinaron por medio de pruebas *t* de Student o *U* de Mann-Whitney, para muestras paramétricas o no paramétricas, respectivamente, y análisis de varianza (Zar, 1999). Posteriormente, se empleó una correlación entre la masa corporal de los ejemplares y su resistencia (Cooper, Jr., *et al*., 1990).

También se realizaron comparaciones de la resistencia de los individuos de acuerdo a diferentes variables morfométricas: longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), longitud de la cabeza (L_{Cab}), ancho de la cabeza (An_{Cab}), altura de la cabeza (Alt_{Cab}), longitud axila-ingle (L_{A-I}), longitud hocico-axila (L_{H-A}), longitud del antebrazo (L_{Ab}), longitud del húmero (L_{Hum}), longitud del fémur (L_{Fem}), longitud de la tibia (L_{Tib}) (en mm) (ver Anexo C). Todas estas variables fueron transformadas logarítmicamente (base 10) antes de efectuar los análisis estadísticos. Se removió la influencia del tamaño corporal mediante regresiones lineales de cada variable contra la LHC, dejando los residuos de cada una para correlacionarlos con la resistencia. Finalmente, se efectuó un análisis de componentes principales (PCA) para resumir los patrones de covariación entre las variables morfométricas, y se usaron los resultados individuales de los tres primeros componentes en una correlación con la resistencia (Miles *et al*., 1995).

4.5 Resultados

Las temperaturas corporales iniciales y finales de los experimentos de desempeño locomotor no difirieron en *P. brevirostris* (W = 50, P = 0.484) ni en *P. dugesii* (W = 70, P = 0.353), por lo que se puede decir que los ejemplares se mantuvieron dentro del intervalo de T_{set} durante las pruebas. La resistencia promedio de *P. brevirostris* durante los experimentos de desempeño locomotor fue de 562.5 s (DE = 391 s, n = 25), la de la población de *P. dugesii* de Mazamitla de 536.8 s (DE = 254.2 s, n = 6) y la de Tapalpa 397.9 s (DE = 169.7 s, n = 20). No se hallaron diferencias entre las tres poblaciones estudiadas (H = 3.148, *g. l.* = 2, P = 0.207). Del mismo modo, no hubo diferencias entre jóvenes y adultos de ambas especies (H = 6.785, *g. l.* = 3, P = 0.079), ni entre sexos (H = 6.482, *g. l.* = 3, P = 0.090). Debido a que no se obtuvieron datos suficientes del desempeño locomotor de hembras gestantes de *P. brevirostris*, se omitieron las comparaciones sobre la condición reproductora para esta especie. En *P. dugesii* no se encontraron diferencias en el desempeño locomotor de hembras gestantes y no gestantes (U = 38, P = 1.000), ni para hembras gestantes y parturientas (t = -1.480, *g. l.* = 17, P = 0.157). Así mismo, no se detectaron diferencias en las mismas hembras antes y después del parto (t = -1.195, *g. l.* = 5, P = 0.286).

La resistencia durante los experimentos de desempeño locomotor se correlacionó de manera positiva con la LHC en los individuos de *P. brevirostris* (r = 416, P = 0.0432, n = 24) (Fig. 4.1); en *P. dugesii*, sin embargo, no se observó una correlación entre estas variables (r = -0.0397, P = 0.847, n = 26) (Fig. 4.2). La variable de masa corporal de los individuos tampoco mostró correlacionarse con la resistencia de *P. brevirostris* (r = 0.326, P = 0.120, n = 24) ni de ambas poblaciones de *P. dugesii* (r = 0.013, P = 0.950, n = 26). Sin embargo, en *P. brevirostris* la resistencia estuvo correlacionada significativamente con los residuos de la LHC y la longitud del antebrazo (L_{Ab}) (r = 0.530, P = 0.007, n = 24), así como con los residuos de la LHC y la longitud del húmero (L_{Hum}) (r = 0.416, P = 0.042, n = 24). En esta especie se encontraron también correlaciones positivas de la resistencia contra los residuos de la LHC y el ancho de la cabeza (An_{Cab}), aunque a un nivel de significancia marginal (r = 0.379, P = 0.067, n = 24). En *P. dugesii* se detectó una correlación significativa entre la resistencia y los residuos de la longitud hocico-axila ($L_{H\text{-}A}$) contra la LHC (r = 0.401, P = 0.042, n = 26), así como entre la resistencia y los residuos de la longitud del fémur (L_{Fem}) contra la LHC (r = 0.471, P = 0.015, n = 26).

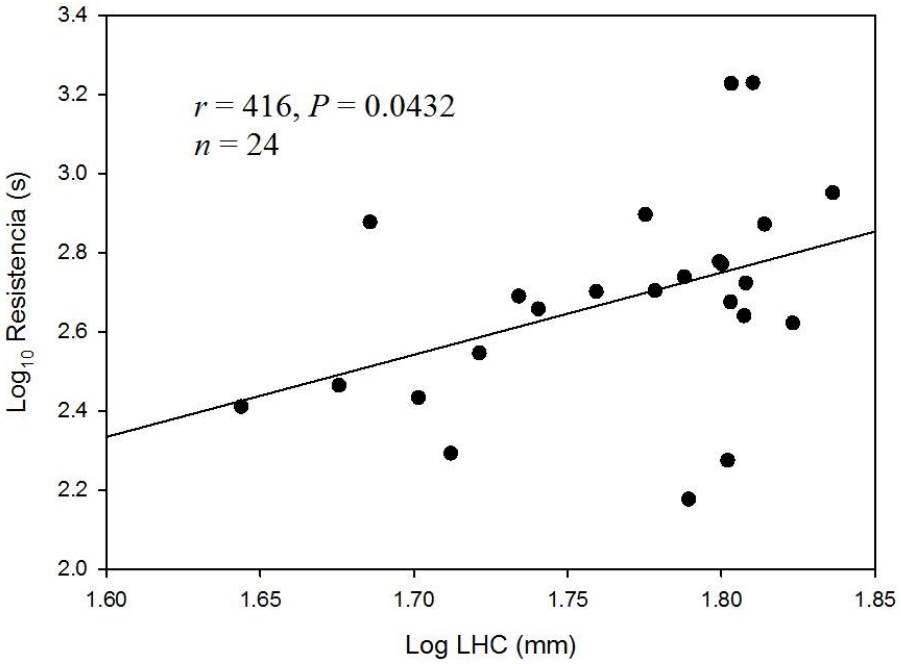


Figura 4.1. Gráfica de correlación de la longitud hocico-cloaca (mm) y la resistencia (s) de los ejemplares de *P. brevirostris* durante los experimentos de desempeño locomotor. Los datos fueron previamente transformados a sus logaritmos base 10.

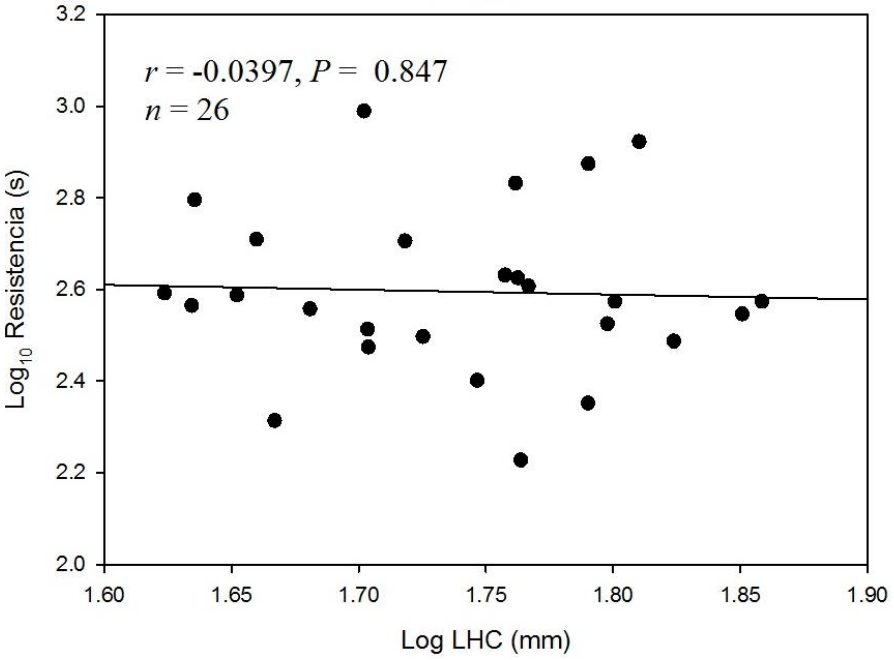


Figura 4.2. Gráfica de correlación de la longitud hocico-cloaca (mm) y la resistencia (s) de los ejemplares de *P. dugesii* durante los experimentos de desempeño locomotor. Los datos fueron previamente transformados a sus logaritmos base 10.

Para el análisis de componentes principales (PCA) de las variables morfométricas se tomaron en cuenta los tres primeros componentes. El primer componente explicó el 63.7% de la variación total de los datos, y presentó los factores de carga de sus variables con una magnitud similar. El segundo componente explicó el 8.9% de la variación. En este, el mayor contraste se presentó entre la longitud axila-ingle (L_{A-I}) y la longitud de la cola (LC), y entre los miembros anteriores (L_{Ab}, L_{Hum}) y la LHC. Por último, el tercer componente explicó el 7.3% restante, y mostró una carga positiva muy fuerte en la longitud del fémur (L_{Fem}) contra todas las demás variables (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) basado en caracteres morfométricos de *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii*.

Variable	Componente		
	1	2	3
Longitud hocico-cloaca (LHC)	.881	-.354	-.063
Longitud de la cola (LC)	.550	.513	-.085
Longitud de la cabeza (L_{Cab})	.955	-.028	-.072
Ancho de la cabeza (An_{Cab})	.940	-.068	-.108
Altura de la cabeza (Alt_{Cab})	.845	-.145	-.058
Longitud axila-ingle (L_{A-I})	.719	-.590	-.015
Longitud hocico-axila (L_{H-A})	.781	.034	.075
Longitud del antebrazo (L_{Ab})	.855	.279	.000
Longitud del húmero (L_{Hum})	.836	.365	-.103
Longitud del fémur (L_{Fem})	.484	.043	.868
Longitud de la tibia (L_{Tib})	.792	.097	-.076
Autovalor	7.005	0.986	0.807
Porcentaje de variación explicado	63.681	8.966	7.337

De acuerdo con una gráfica generada a partir de los resultados de los dos primeros ejes (Fig. 4.3), fue posible distinguir un patrón de diferencias en el segundo componente principal entre algunas de las hembras de la población de *P. dugesii* de Tapalpa. Sobre el primer componente se apreciaron leves diferencias entre *P. brevirostris* y las dos poblaciones de *P. dugesii*. Sin embargo, no se observó correspondencia alguna según el sexo de los individuos.

En *P. brevirostris*, la resistencia durante los experimentos de desempeño locomotor se correlacionó positiva y significativamente con el eje 1 del PCA (r = 0.475, P = 0.018, n = 24) (Fig. 4.4), mientras que con el eje 3 mostró una correlación negativa (r = -0.537, P = 0.006, n = 24) (Fig. 4.5). En *P. dugesii*, solamente el eje 3 se correlacionó con la resistencia (r = 0.440, P = 0.024, n = 26) (Fig. 4.6).

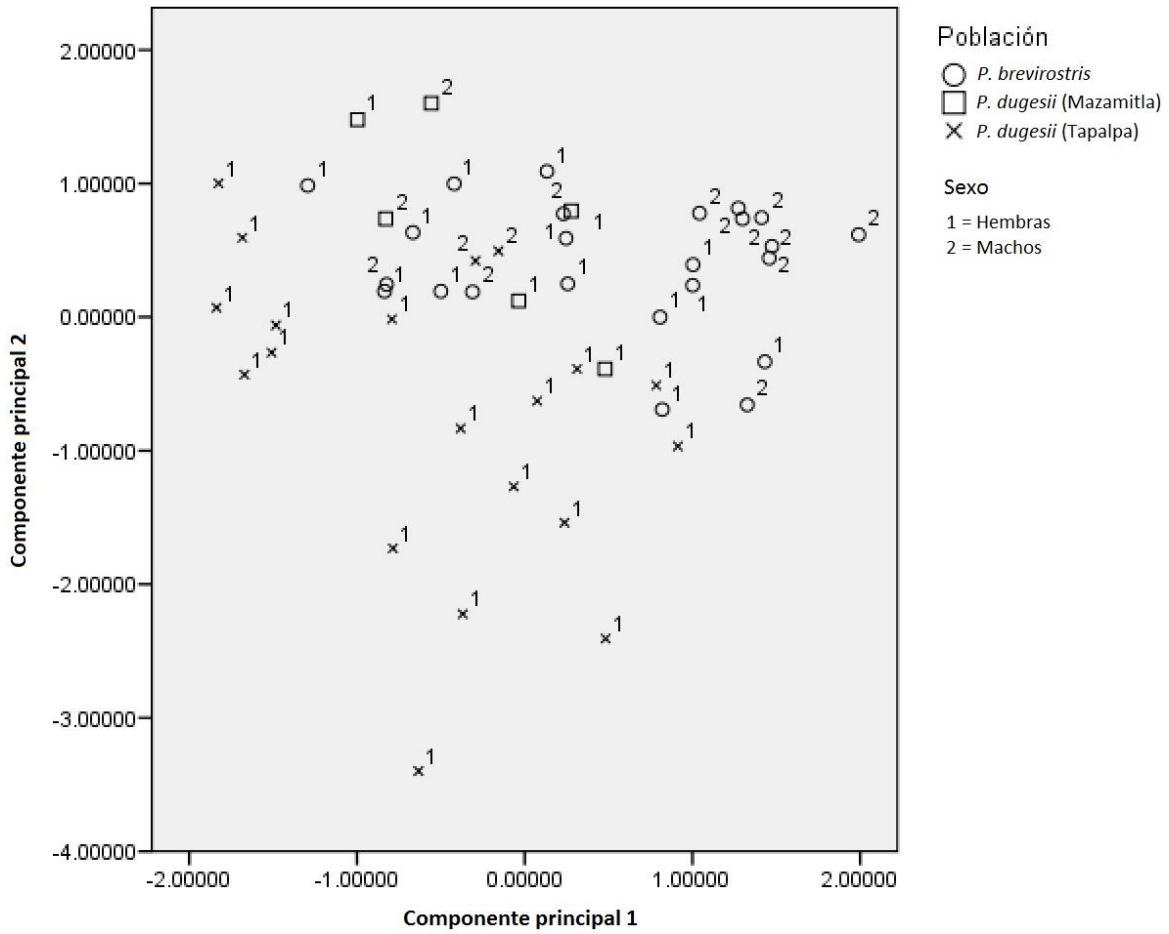


Figura 4.3. Valores de los dos primeros ejes del PCA de las variables morfométricas de *P. brevirostris* y *P. dugesii*.

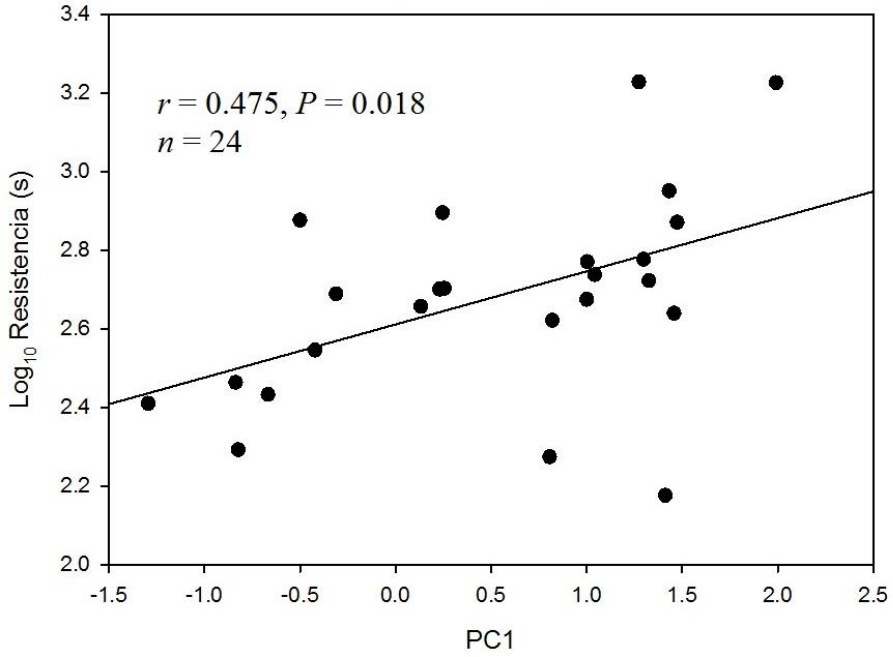


Figura 4.4. Relación entre los valores del componente principal 1 y la resistencia (s) en *P. brevirostris*.

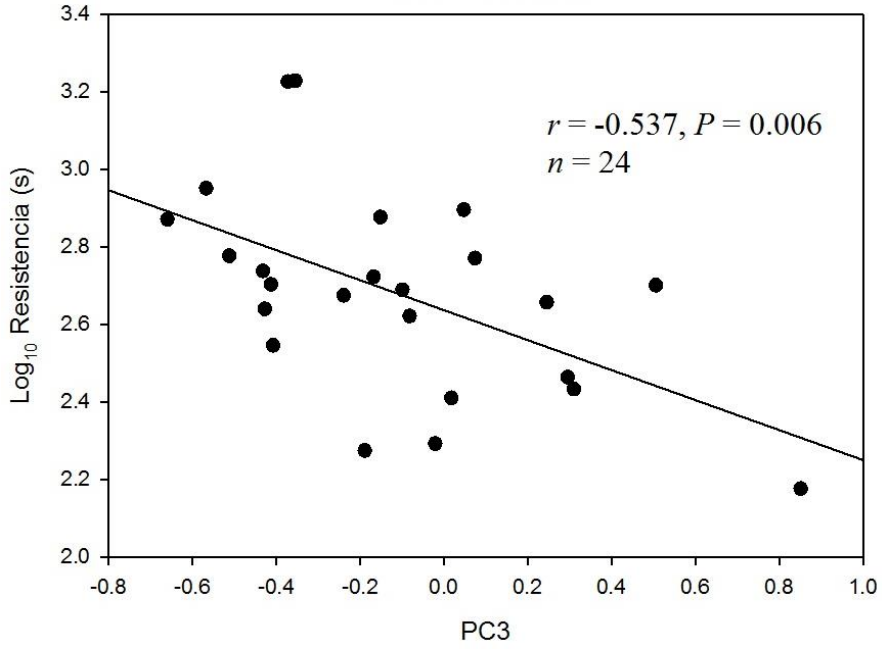


Figura 4.5. Relación entre los valores del componente principal 3 y la resistencia (s) en *P. brevirostris*.

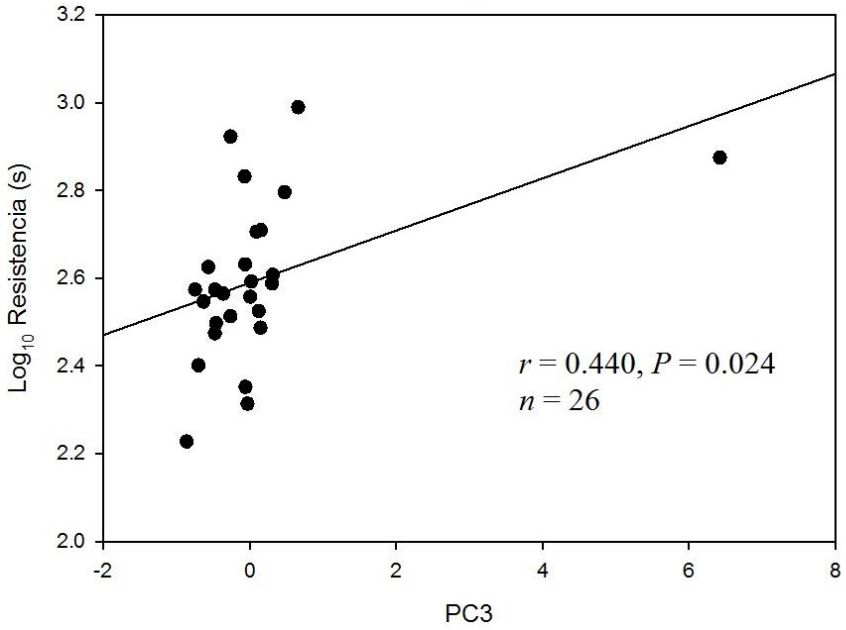


Figura 4.6. Relación entre los valores del componente principal 3 y la resistencia (s) en *P.dugesii*.

4.6 Discusión

Contrario a la expectativa, el desempeño locomotor en ambas especies de *Plestiodon* mostró relacionarse con algunas de las variables morfométricas utilizadas. El incremento de la resistencia en función de la LHC en la población estudiada de *P. brevirostris* podría significar un cambio ontogenético en el desempeño locomotor de esta especie, con un aumento en las capacidades de locomoción en los individuos de mayor talla corporal, y por ende, de mayor edad (Huey *et al*., 1990). Es también posible que este incremento sea producto de la variación genética dentro de la población, y refleje rasgos sujetos a selección natural. En este sentido, cabe recordar que en *P. brevirostris* tanto crías como adultos fueron más grandes que en *P. dugesii* (ver Capítulo II), lo cual podría favorecer el desempeño locomotor. En *P. dugesii* el tamaño de las crías se ve reducido debido al *trade-off* existente entre su LHC y el tamaño de camada, lo cual explicaría la ausencia de un incremento en el desempeño locomotor en esta especie en función de la LHC.

Aunque las dos especies presentan morfologías similares, existen diferencias en cuanto al desempeño locomotor en función de distintas variables morfométricas. Así, hubo correlaciones positivas entre la resistencia con la longitud del antebrazo y la longitud del húmero en *P.*

brevirostris, mientras que en *P. dugesii* esta medida del desempeño locomotor se asoció solamente con la longitud hocico-axila y la longitud del fémur. Lo anterior puede significar modos de locomoción ligeramente distintos en *P. brevirostris* y *P. dugesii*, los cuales inciden en el tiempo que estas lagartijas son capaces de mantenerse esprintando.

Los resultados anteriores mostraron que la mayor parte de la variación se debe a las medidas morfométricas de las extremidades. La gráfica generada de los dos primeros componentes no reveló algún patrón de segregación de los individuos respecto al sexo o población, salvo por las hembras de *P. dugesii* de Tapalpa (Fig. 4.1). Puede que las diferencias entre *P. brevirostris* y *P. dugesii* en el primer eje respondan solamente a las diferencias en LHC de los ejemplares de cada especie, pues en análisis morfométricos este componente suele tomar en cuenta la talla, removiendo este factor de los ejes subsecuentes (Dytham, 2011).

Relativamente pocos estudios han abordado el desempeño locomotor en grupos de lacertilios con reducción de extremidades, como es el caso de los escíncidos o gimnoftálmidos (Cooper, Jr., *et al*., 1990; Schwarzkopf y Shine, 1992; Shine, 2003a, b; Bergmann e Irschick, 2010; Watson y Formanowicz, 2012; Camacho *et al*., 2015). En este estudio se encontró que los miembros juegan un papel muy importante en la resistencia de estos esquincos, incluso a pesar de su reducción en tamaño. La relevancia ecológica de estas diferencias es aún cuestionable, puesto que es posible que en su hábitat las lagartijas manifiesten otras pautas locomotoras dependientes de las características del sustrato. Sin embargo, aun en ecomorfotipos de cuerpo alargado y miembros cortos ("serpentiformes"), se ha encontrado que la longitud de las extremidades, en conjunto con el eje corporal, influye en la velocidad de las lagartijas (Bergmann e Irschick, 2010).

Cabe mencionar que algunos estudios sobre desempeño locomotor en lagartijas han arrojado diferencias en la velocidad de carrera pero no en la resistencia (Huey *et al*., 1990). En este caso solamente se empleó la resistencia como medida del desempeño locomotor, una medida, por cierto, menos recurrida que la velocidad de carrera en estudios de esta índole, aunque igualmente importante (Garland, Jr. y Losos, 1994). De esta manera, es factible que la ausencia de relación entre el desempeño locomotor y la condición reproductora de las hembras de *P. dugesii* se deba al uso de la resistencia y no de la velocidad de carrera como medida del desempeño. Ciertamente, la mayoría de los trabajos en los que se ha registrado la influencia de la

gravidez en las capacidades locomotoras de lagartijas han hecho uso de la velocidad de carrera (Cooper, Jr., *et al*., 1990; Shine, 2003a, b; Olsson *et al*., 2000). Tal vez el modo de locomoción de esta especie o su estrategia de forrajeo o escape de depredadores no dependa de la resistencia, sino de la velocidad o de su cercanía con el refugio (Díaz de la Vega-Pérez, 2006). Otra posibilidad es que la gravidez de las hembras en esta especie no comprometa de manera significativa la locomoción. Shine (2003b), empleando una especie de esquinco, encontró que una disminución leve de la temperatura corporal, la cantidad de alimento ingerida y la pérdida de la cola repercuten más que la carga reproductora en la disminución del desempeño locomotor.

En el presente estudio se utilizó solamente el intervalo de temperaturas seleccionadas para someter a los individuos de cada especie a los experimentos. En otros trabajos se ha encontrado que el desempeño locomotor puede aumentar o disminuir en función de la temperatura corporal (Kaufmann y Bennett, 1989; Angilleta *et al*., 2002; Watson y Formanowicz, 2012). Algunos autores han mencionado también que la temperatura de incubación (en especies ovíparas) influye sobre el desempeño locomotor de las crías (Braña y Ji, 2000). Concretamente en escíncidos vivíparos, se ha visto que las oportunidades de termorregulación de hembras gestantes pueden afectar ciertos aspectos fenotípicos de los neonatos (Shine y Downs, 1999), por lo que es posible que ocurra lo mismo con sus capacidades locomotoras. Ya que en este estudio no se utilizaron distintos tratamientos de temperatura sobre los individuos, ni se midió el desempeño de los neonatos, sería plausible llevar a cabo este tipo de ajustes en experimentos futuros a fin de dilucidar el efecto de las variaciones en temperatura sobre el desempeño locomotor de estas lagartijas.

Asimismo, los resultados aquí obtenidos dan pie a profundizar en estudios sobre desempeño locomotor con grupos de lagartijas en las que se presenta este grado de reducción de extremidades (*e. g*. Scincidae, Mabuyidae, Sphenomorphidae, Gymnophtalmidae), los cuales han sido poco atendidos en este sentido. Este tipo de investigaciones darían valiosas pistas sobre aspectos de la ecología funcional de estos taxones, mismas que podrían integrar, además, diversas aproximaciones fisiológicas y evolutivas, tal como algunos estudios han ido incorporando recientemente (*e. g*. Camacho *et al*., 2015).

4.7 Conclusiones

1. En hembras de *P. dugesii*, el desempeño locomotor no se ve afectado por su condición reproductora.
2. Existe un incremento en el desempeño locomotor de *P. brevirostris* con respecto a la longitud hocico-cloaca de los individuos.
3. En ambas especies, el desempeño locomotor se correlaciona con diferentes variables morfométricas de las extremidades.

Literatura Citada

- **Abell, A. J. 1999.** Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology*, 33 (2): 173-180.
- **Adolph, S. C. y W. P. Porter. 1993.** Temperature, activity and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142 (2): 273-295.
- **Angilletta, M. J., Jr., T. Hill y M. A. Robson. 2002.** Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior? A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 27: 199–204.
- **Arenas Moreno, D. M. 2014.** Termorregulación y riesgo de extinción de dos especies de *Phrynosoma* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis Maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 55 pp.
- **Ballinger, R. E. 1977.** Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 58: 628-635.
- **Ballinger, R. E., y D. R. Clark. 1973.** Energy content of lizard eggs and the measurement of reproductive effort. *Journal of Herpetology*, 7 (2): 129-133.
- **Barba Robert, E. M. 2001.** Florística de la cuenca presa Ferrería de Tula y zonas aledañas en el municipio de Tapalpa, Jalisco. Tesis Licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. 94 pp.
- **Bartholomew, G. A. 1982**. Physiological control of body temperature (pp. 167–211). *In*: Gans, C. y F. H. Pough (editores). *Biology of the Reptilia*, *Volume 12*: *Physiology C Physiological Ecology*. Academic Press, New York. (http://carlgans.org/bor-view/?borv=12&borpage=167).
- **Bastiaans, E. F. Méndez de la Cruz, K. Rodríguez Hernández, C. Flores Aguirre y B. Sinervo. 2013.** Female reproductive investment in the Mesquite Lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex (Squamata: Phrynosomatidae). *The Southwestern Naturalist*, 58 (3): 335-343.
- **Bateson, Z. W., J. D. Krenz y R. E. Sorensen. 2011.** Multiple paternity in the common Five-lined Skink (*Plestiodon fasciatus*). *Journal of Herpetology*, 45 (4): 504–510.

- **Bennett, A. F. 1980**. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour*, 28: 752-762.
- **Bennett, A. F. y R. B. Huey. 1990.** Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7: 251–284.
- **Bergmann, P. J. y D. J. Irschick. 2010**. Alternate pathways of body shape evolution translate into common patterns of locomotor evolution in two clades of lizards. *Evolution*, 64 (6): 1569-1582.
- **Besson, A. A. y A. Cree. 2010.** A cold-adapted reptile becomes a more effective thermoregulator in a thermally challenging environment. *Oecologia*, 163 (3): 571-581.
- **Blackburn, C. 2000**. Classification of the reproductive patterns of amniotes. *Herpetological Monographs*, 14: 371-377.
- **Bocourt, M.-F. 1879**. Etudes sur les Reptiles. *In*: Duméril, A. H. A., Bocourt M.-F. y Mocquard, F. (1870–1909): *Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. Recherches zoologiques, 3ème partie, Texte*: 360–440.
- **Bogert, C. M. 1949.** Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3 (3): 195-211.
- **Brandley, M. C., Wang Y., Guo X., Nieto Montes De Oca, A., Fería-Ortíz, M., Hikida, T. y Ota, H. 2011.** Accomodating heterogeneus rates of evolution in molecular divergence dating methods: an example using intercontinental dispersal of *Plestiodon* (*Eumeces*) lizards. *Systematic Biology*, 60 (1):3–15.
- **Brandley, M.C., Y. Wang, X. Guo, A. Nieto Montes de Oca, M. Feria Ortiz, T. Hikida y H. Ota. 2012.** The phylogenetic systematics of blue-tailed skinks (*Plestiodon*) and the family Scincidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165:163–189.
- **Braña, F. y X. Ji. 2000**. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*, 286: 422-433.
- **Brattstrom, B. H. 1965**. Body temperatures of reptiles. *The American Midland Naturalist*, 73 (2): 376–422.

- **Camacho, A., R. Pavão, C. Nascimiento Moreira, A. C. B. C. Fonseca Pinto, C. A. Navas y M. Trefaut Rodrigues. 2015**. Interaction of morphology, thermal physiology and burrowing performance during the evolution of fossoriality in Gymnophthalmini lizards. *Functional Ecology*, 29: 515-521.
- **Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano y P. Ponce-Campos. 2007.** *Plestiodon brevirostris*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 August 2014.
- **Carothers, J. H., S. F. Fox, P. A. Marquet and F. M. Jaksic. 1997**. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural, 70: 297-309*.
- **Carrier, D. R. 1996**. Ontogenetic limits on locomotor performance. *Physiological Zoology*, 69 (3): 467-488.
- **Castro-Franco, R. M. G. Bustos-Zagal y F. R. Méndez-de la Cruz. 2011.** Variation in parental investment and relative clutch mass of the spiny-tail iguana, *Ctenosaura pectinata* (Squamata: Iguanidae) in central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 199-204.
- **Chávez López, L. 2012.** Biología reproductiva de *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae) en el centro-este del estado de Puebla. Tesis Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 52 pp.
- **Ciofi, C. y I. R. Swingland. 1997.** Environmental sex determination in reptiles. *Applied Animal Behaviour Science*, 251-265.
- **Cloudsley-Thompson, J. L. 1991**. *Ecophysiology of Desert Arthropods and Reptiles*. Adaptations of Desert Organisms. Springer-Verlag, New York. 203 pp.
- **Cody, M. L. 1966.** A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 (2): 174-184.
- **Cooper, W. E., Jr., L. J. Vitt, R. Hedges y R. B. Huey. 1990.** Locomotor impairment and defense in gravid lizards (*Eumeces laticeps*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 153-157.
- **Cowles, R. B. y C. M. Bogert. 1944.** A preliminary study of thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 265-296.

- **Crognier, E. 2003**. Reproductive success: which meaning? *American Journal of Human Biology*, 15 (3): 352-360.
- **Cruz-Sáenz, D., D. Lazcano, L. Ontiveros-Esqueda, S. Narváez-Torres y E. Flores-Covarrubias, E. 2011.** Notes on the herpetofauna of western Mexico 4: A case of parental care in the mountain skink (*Plestiodon callicephalus*) in Huaxtla, Zapopan, Jalisco, Mexico. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 46 (5): 57-61.
- **Cuellar, O. 1984.** Reproduction in a parthenogenetic lizard: With discussion of optimal clutch size and critique of clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist*, 111 (2): 242-258.
- **Daan, S. y J. M. Tinbergen. 1997**. Adaptation of Life Histories (pp. 311-333). *In*: Krebs, J. R. y N. B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing.
- **Díaz de la Vega-Perez, A. 2006**. Estrategias antidepredación y desempeño locomotor de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. 74 pp.
- **Dixon, J. R. 1969.** Taxonomic review of the Mexican skinks of the *Eumeces brevirostris* group. *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science*, (168): 1-29.
- **Du, W.-G., S.-J. Yan y X. Ji. 2000**. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology*, 25: 197–202.
- **Dunham, A. E. y D. B. Miles. 1985.** Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalis*t, 126 (2): 231-257.
- **Dytham, C. 2011.** Choosing and Using Statistics: A Biologist's Guide. Third edition, Wiley-Blackwell. Oxford. 298 pp.
- **Dzialowsky, E. M. 2005.** Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, 30: 317-334.
- **Evans, L. T. 1959.** A motion picture study of maternal behavior of the lizard, *Eumeces obsoletus* Baird & Girard. *Copeia*, 1959 (2): 103-109.

- **Feria-Ortiz, M., N. L. Manríquez-Morán y A. Nieto-Montes de Oca. 2011.** Species limits based on mtDNA and morphological data in the polytypic species *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Herpetological Monographs*, 25 (1): 25-51.
- **Feria-Ortiz, M., U. O. García-Vázquez y J. L. Aguilar-López**. **2007.** *Plestiodon brevirostris* (Short-nosed Skink). Reproduction. *Herpetological Review*, 38: 81–82.
- **Fitch, A. V. 1964.** Temperature tolerances of embryonic *Eumeces*. *Herpetologica*, 20 (3): 184-187.
- **Flores-Villela, O. y G. Santos-Barrera. 2007.** *Plestiodon dugesii*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 10 February 2013.
- **Gadgil, M. y W. H. Bossert. 1970.** Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104 (935): 1-24.
- **García, E. 1988**. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4ª. Ed. Offset Larios. México, D.F. 219 pp.
- **Garland, T., Jr., y J.B. Losos. 1994**. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles (pp. 240-302). *In*: Wainwright, P.C. y S. Reilly (editores). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press: Chicago.
- **Garrick, L. D. 1974**. Reproductive influences on behavioral thermoregulation in the lizard *Sceloporus cyanogenis*. *Physiology and Behavior*, 12 (1): 85-91.
- **Goldberg, S. R. 2002.** *Eumeces brevirostris* (Short Nosed Skink). Reproduction. *Herpetological Review*, 33 (2): 134.
- **Goodman, R. M. 2006.** Effects of tail loss on growth and sprint speed of juvenile *Eumeces fasciatus* (Scincidae). *Journal of Herpetology*, 40 (1): 99–102.
- **Govindarajulu, P., L. A. Isaac, C. Engelstoft y K. Ovaska. 2011**. Relevance of life-history parameter estimation to conservation listing: Case of the Sharp-tailed Snake (*Contia tenuis*). *Journal of Herpetology*, 45 (3): 300–307.

- **Griffith, H., Ngo, A., y Murphy, R. W. 2000.** A cladistic evaluation of the cosmopolitan genus *Eumeces* Wiegmann (Reptilia, Squamata, Scincidae). *Russian Journal of Herpetology*, 7 (1): 1–16.
- **Grigg, J. W. y L. B. Buckley. 2013**. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9: 1-4.
- **Guillete, L. J. 1983.** Notes concerning reproduction of the montane skink, *Eumeces copei*. *Journal of Herpetology*, 17 (2): 144-148.
- **Hagman, M., S. Kärvemo, J. Elmberg y K. Löwenborg. 2013**. Life at The Edge: The Nesting Ecology of the World's Most Northerly Oviparous Snake and its Implications for Conservation (pp. 247-264). *In*: Lutterschmidt, W. I. (editor). *Reptiles in Research: Investigations of Ecology, Physiology, and Behavior from Desert to Sea*. Nova Science Publishers Inc., New York.
- **Harlow, P. S. 1996.** A harmless technique for sexing hatchling lizards. *Herpetological Review*, 27:71–72.
- **Harper, J. L. 1967**. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55 (2): 247-270.
- **Harper, J. L. y J. Ogden. 1970**. The reproductive strategy of higher plants I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*, 58: 682-698.
- **Heatwole, H. y Firth, B. T. 1982**. Voluntary maximum temperature of the Jackie Lizard *Amphibolurus muricatus*. Copeia, 1982 (4): 824-829
- **Hertz, P. E., R. B. Huey y R. D. Stevenson. 1993.** Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142 (5): 796-818.
- **Hertz, P. F., R. B. Huey y T. Garland, Jr. 1988.** Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: Are reptiles Olympians or Boy Scouts? *American Zoologist*, 28: 927–938.
- **Hirshfield, M. F. y D. W. Tinkle. 1975**. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72 (6): 2227-2231.

- **Huey, R. B. 1974**. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs. *Science*, 184: 1001-1003.
- **Huey, R. B. 1979**. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*, 19: 357-366.
- **Huey, R. B. 1982**. Temperature, physiology, and ecology of reptiles (pp. 25-91). *In*: Gans, C. y F. H. Pough (editores). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York. (http://carlgans.org/bor-view/?borv=12&borpage=25).
- **Huey, R. B., A. E. Dunham, K. L. Overall y R. A. Newman. 1990**. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiological Zoology*, 63 (5): 845-872.
- **Huey, R. B. y M. Slatkin. 1976**. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (3): 363-384.
- **Huey, R. B. y R. D. Stevenson. 1979**. Integrating thermal physiology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19 (1): 357-366.
- **Irschick, D. J. 2003**. Measuring performance in Nature: Implications of studies of fitness within populations. *Integrative and Comparative Biology*, 43 (3): 396-407.
- **James, C. y R. Shine. 1985**. The seasonal timing of reproduction: a tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia*, 67 (4): 464-474.
- **Ji, X., L. H. Lin, L. G. Luo, H. L. Lu, J. F. Gao y J. Han. 2006**. Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 453–463.
- **Jones, S. M., R. E. Ballinger y W. P. Porter. 1987**. Physiological and environmental sources of variation in reproduction: Prairie lizards in a food rich environment. *Oikos*, 48 (3): 325-335.
- **Karns, D. R. 1986.** *Field Herpetology: Methods for the Study of Amphibians and Reptiles in Minnesota*. James Ford Bell Museum of Natural History, Occasional Paper 18. University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota, USA. 88 pp.

- **Kaufmann, J. S. y A. F. Bennett. 1989**. The effect of temperature and thermal acclimation on locomotor performance in *Xantusia vigilis*, the Desert Night Lizard. *Physiological Zoology*, 62 (5): 1047-1058.
- **Lara-Reséndiz, R. A., B. C. Larraín-Barrios, A. H. Díaz de la Vega-Pérez y F. R. Méndez-de la Cruz. 2014**. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 885-897.
- **Lara-Reséndiz, R. A., D. M. Arenas-Moreno y F. R. Méndez-de la Cruz. 2013**. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 127-135.
- **Lawrence, E. (Ed.). 2003**. *Diccionario Akal de Términos Biológicos*. Ediciones Akal, S. A., Madrid. 687 pp.
- **López-Hernández, I. D., Feria-Ortiz M. y Martínez-Coronel, M. 2008**. Tamaño de camada en *Plestiodon brevirostris*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 16 (1): 15-17.
- **Lowe, C. H., P. J. Lardner y E. A. Halpern. 1971**. Supercooling in reptiles and other vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 39A: 125-135.
- **Martof, B. 1956**. A contribution to the biology of the skink *Eumeces laticeps*. *Herpetologica*, 12 (2): 111-114.
- **Mathies, T. 2011**. Reproductive cycles of tropical snakes (pp. 5515-550). *In*: Aldridge, R. D. y D. M. Sever (eds.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes*. Volume 9 of series Reproductive Biology and Phylogeny. CRC Press, New Hampshire. 702 pp.
- **Mathies, T. y 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.
- **Mayhew, P. J. 2006**. *Discovering Evolutionary Ecology: Bringing Together Ecology and Evolution*. Oxford University Press, New York. 215.

- **Mazer, S. J. y J. Damuth. 2001**. Nature and Causes of Variation (pp. 1-15). *In*: Fox, C. W., D. A. Roff y D. J. Fairbairn (eds.). *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York.
- **Meiri, S., J. H. Brown y R. M. Sibly. 2011.** The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (5): 592-602.
- **Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 1998**. Evolution of viviparity in the lizard genus Sceloporus. *Herpetologica*, 54 (4): 521-532.
- **Miles, D. B., L. A. Fitzgerald y H. L. Snell. 1995**. Morphological correlates of locomotor performance in hatchling *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia*, 103 (2): 261-264.
- **Moreno Gutierrez, O. 2011**. Ecología térmica de una población de *Plestiodon brevirostris indubitus* (Squamata-Scincidae) al noroeste del estado de Morelos. Tesis Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 56 pp.
- **Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente-Bousquets. 2002**. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoologica Mexicana*, 85: 83–108.
- **Muñoz-Nolasco, F. J., D. Cruz-Sáenz, O. J. Rodríguez-Ruvalcaba e I. E. Terrones-Ferreiro. 2015**. Notes on the herpetofauna of western Mexico 12: Herpetofauna of a temperate forest in Mazamitla, southeastern Jalisco, Mexico. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 50 (4): 45-50.
- **National Aeronautics and Space Agency (NASA). 2015**. NASA, NOAA find 2014 warmest year on record (http://www.nasa.gov/press/2015/january/nasa-determines-2014-warmest-year-in-modern-record). Consultado el 22 de abril de 2015.
- **National Oceanic and Atmosphere Administration (NOAA). 2014**. Global summary information – December 2014 (www.ncdc.noaa.gov/sotc/summary-info/global/2014/12). Consultado el 22 de abril de 2015.
- **Navarro-García, J. C., A. García y F. R. Méndez-de la Cruz. 2008**. Estacionalidad, eficiencia termorreguladora de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y la calidad

térmica del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 413- 419.

- **Niewiarowsky, P. H. y A. E. Dunham. 1994**. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: Costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution*, 48 (1): 137-145.
- **Olsson, M., R. Shine y E. Bak-Olsson. 2000**. Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 263-268.
- **Palmer, W. M., A. L. Braswell y R. Kuhler. 1995**. Reptiles of North Carolina. Chapel Hill: University of North Carolina Press.
- **Peterson, C. R. 1987**. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology*, 68 (1): 160-169.
- **Pianka, E. R. y L. J. Vitt. 2003**. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press. 333 pp.
- **Piñaza Soto, J. C. y C. L. Hernández Hernández. 2011**. Protección y conservación de la biodiversidad del estado de Puebla. *In*: Conabio. *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 440 pp.
- **Pike, D. A., K .S. Peterman y J. H. Exum. 2007**. Use of altered habitats by the endemic Sand Skink (*Eumeces reynoldsi* Stejneger). *Southeastern Naturalist*, 6 (4): 715-726.
- **Porter, W. P. y D. M. Gates. 1969**. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs*, 39: 227-244.
- **Pough, H. y C. Gans. 1982**. The Vocabulary of Reptilian Thermoregulation (pp. 17-23). *In*: Gans, C. y F. H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 12. Academic Press, London.
- **Qualls, F. J y R. Shine. 1997**. Geographic variation in 'costs of reproduction' in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Functional Ecology*, 11: 757-763.
- **Ramírez-Bautista, A., Barba-Torres, J. y Vitt, L. J. 1998**. Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretaro, Mexico. *Journal of Herpetology*, 32 (1): 18-24.

- **Randall, D., W. Burggren y K. French. 1998**. *Eckert Fisiología Animal: Mecanismos y Adaptaciones*. 2° ed., McGraw-Hill, Madrid. 790 pp.
- **Richmond, J. Q. y E. L. Jockusch. 2007**. Body size evolution simultaneously creates and collapses species boundaries in a clade of scincid lizards. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 274 (1619): 1701-1708.
- **Richmond, J. Q. y T. W. Reeder. 2002.** Evidence of parallel ecological speciation in scincid lizards of the *Eumeces skiltonianus* species group (Squamata: Scincidae). *Evolution*, 56 (7): 1498-1513.
- **Robert, K. A., M. B. Thompson y F. Seebacher. 2006**. Thermal biology of a viviparous lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Thermal Biology*, 31 (4): 292-301.
- **Robinson, M. D. 1979**. Systematics of the skinks of the *Eumeces brevirostris* species group in western Mexico. *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science*, 319: 1-13.
- **Rock, J., R. M. Andrews y A. Cree. 2000**. Effects of reproductive condition, season, and site on selected temperatures of a viviparous gecko. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73 (3): 344–355.
- **Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez y L. López-González. 2005**. Análisis comparado del esfuerzo reproductor en algunos lacertilios mexicanos de ambiente tropical y templado. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 2 (1): 168-177.
- **Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez, R. García-Collazo y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002**. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana*, 85: 181-188.
- **Rodríguez-Romero, F., G. R. Smith, O. Cuellar y F. R. Méndez-de la Cruz. 2004**. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology*, 38 (3): 438-443.
- **Rowe, J. R. 1994.** Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of Painted Turtles (*Chrysemys picta bellii*). *Oecologia*, 99 (1/2): 35-44.

- **Ruiz Corral, J. A., H. E. Flores López, J. R. Regalado Ruvalcaba y G. Ramírez Ojeda. 2012.** *Estadísticas climáticas normales del estado de Jalisco*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México, D. F. 350 pp.
- **Saint Girons, H. 1982**. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*, 38 (1): 5-16.
- **Schwarzkopf, L. y R. Shine. 1992**. Costs of reproduction in lizards: escape tactics and susceptibility to predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 17-25.
- **Seebacher, F. y C. E. Franklin. 2005**. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 175: 533-541.
- **Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010**. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), jueves 30 de diciembre de 2010. México.
- **Shine, R. 1980.** "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, 46 (1): 92-100.
- **Shine, R. 1995**. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*, 145 (5): 809-823.
- **Shine, R. 2003a**. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia*, 136 (3): 450-456.
- **Shine, R. 2003b**. Locomotor speeds of gravid lizards: placing 'costs of reproduction' within an ecological context. *Functional Ecology*, 17 (4): 526-533.
- **Shine, R. 2005**. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 23-46.
- **Shine, R. 2006**. Reptiles. *Current Biology*, 23 (6): 227-231.
- **Shine, R. y L. Schwarzkopf. 1992**. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, 46 (1): 62-75.
- **Shine, R. y S. J. Downes. 1999**. Can pregnant lizards adjust their offspring phenotypes to environmental conditions? *Oecologia*, 119 (1): 1-8.
- **Sinervo, B. y S. C. Adolph. 1989**. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: Environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*, 78 (3): 411-419.

- **Sinervo, B., F. Méndez-de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsen, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. Victoriano Sepulveda, C. F. Duarte Rocha, N. Ibargüengoytía, C. Aguilar Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites, Jr. 2010**. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894-899.
- **Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974**. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108 (962): 499-506.
- **Smith, H. M. 2005**. *Plestiodon*: A replacement name for most members of the genus *Eumeces* in North America. *Journal of Kansas Herpetology*, (14): 15-16.
- **Stearns, S. C. 1976**. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (1): 3-47.
- **Stearns, S. C. 1984**. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *The American Naturalist*, 123 (1): 56-72.
- **Stearns, S. C. 1989**. Trade-Offs in Life History Evolution. *Functional Ecology*, 3 (3): 259-268.
- **Sun, B. J., W. G. Du, L. Shu, Y. Chen y Y. Wang. 2011**. The influence of thermal environment and food availability on testosterone and gonadal recrudescence in male Chinese skinks [*Plestiodon* (*Eumeces*) *chinensis*]. *General and Comparative Endocrinology*, 170: 449–454.
- **Tanner, W. M. 1957**. A taxonomic and ecological study of the Western Skink (*Eumeces skiltonianus*). *The Great Basin Naturalist*, 17 (3-4): 59-94.
- **Tewksbury, J. J., R. B. Huey y C. A. Deutsch. 2008**. Putting the heat on tropical animals. *Science*, 320: 1296.
- **Tinkle, D. W. 1969**. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*, 103 (933): 501-516.
- **Tinkle, D. W. 1972**. The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 28 (4): 351-359.

- **Tinkle, D. W. y N. F. Hadley. 1973**. Reproductive effort and winter activity in the viviparous montane lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*, 1973 (2): 272-277.
- **Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970**. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24 (1): 55-74.
- **Tracy, C. R., K. E. Nussear, T. C. Esque, K. Dean-Bradley, C. R. Tracy, L. A. DeFalco, K .T. Castle, L. C. Zimmerman, R. E. Espinoza y A. M. Barber. 2006**. The importance of physiological ecology in conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*, 46 (6): 1191-1205.
- **Tuomi, J., T. Hakala and E. Haukioja. 1983**. Alternative concepts of reproductive effort, cost of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist*, 23: 25 – 34.
- **Villers Ruiz, L., F. Rojas García y P. Tenorio Lezama. 2006**. *Guía Botánica del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala-Puebla*. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM/ Instituto de Biología, UNAM. 196 pp.
- **Vitt, L. J. 1974**. Reproductive effort and energy comparisons of adult, eggs and neonates of *Gerrhonotus coeruleus principis*. *Journal of Herpetology*, 8 (2): 165-168.
- **Vitt, L. J. 1977**. Caloric content of lizard and snake (Reptilia) eggs and bodies and the conversion of weight to caloric data. *Journal of Herpetology*, 12 (1): 65-72.
- **Vitt, L. J. y H. J. Price. 1982**. Ecological and evolutionary determinants of Relative Clutch Mass in lizards. *Herpetologica*, 38 (1): 237-255.
- **Vitt, L. J. y J. D Congdon. 1978**. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *The American Naturalist*, 112 (985): 595-608.
- **Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2014**. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4° ed., Academic Press, London. 757 pp.
- **Vitt, L. J. y W. E. Cooper, Jr. 1986**. Skink reproduction and sexual dimorphism: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus*. *Journal of Herpetology*, 20 (1): 65-76.
- **Vitt, L. J. y W. E. Cooper, Jr. 1989**. Maternal care in skinks (*Eumeces*). *Journal of Herpetology*, 23 (1): 29-34.

- **Wapstra, E. y R. Swain. 2001**. Geographic and annual variation in life-history traits in a temperate zone Australian skink. *Journal of Herpetology*, 35 (2):194-203.
- **Wareham, D. C. 2005**. *Elsevier's Dictionary of Herpetological and Related Terminology*. Elsevier, London. 227 pp.
- **Warne, R. W. y E. L. Charnov. 2008**. Allometry and the size number trade-off for lizards. *The American Naturalist*, 172 (3): 80-98.
- **Warner, D. A. y R. Shine. 2007**. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia*, 154 (1): 65-73.
- **Warner, D. A., X. Bonnet, K. A. Hobson y R. Shine. 2008**. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1242-1249.
- **Watson, C. M. y D. R. Formanowicz. 2012**. A comparison of maximum sprint speed among the five lined skinks (*Plestiodon*) of the Southeastern United States at ecologically relevant temperatures. *Herpetological Conservation and Biology*, 7 (1): 75−82.
- **Watson, C. M. y L. Gough. 2012**. The role of temperature in determining distributions and coexistence of three species of *Plestiodon*. *Journal of Thermal Biology*, 37: 374-379.
- **Webb, J. K., B. W. Brook y R. Shine. 2002**. What makes a species vulnerable to extinction? Comparative life-history traits of two sympatric snakes. *Ecological Research, 17: 59–67*.
- **Wilkinson, L. R. y J.W. Gibbons. 2005**. Patterns of reproductive allocation: clutch and egg size variation in three freshwater turtles. *Copeia,* 2005 (4): 868-879.
- **Williams, G. C. 1966**. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of the Lack's principle. *The American Naturalist*, 100: 687 – 690.
- **Willmer, P., G. Stone e I. Johnston. 2005**. *Environmental Physiology of Animals*. 2° ed., Blackwell Science, Oxford. 644 pp.
- **Wilson, L. D., V. Mata-Silva y J. D. Johnson. 2013**. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation*, 7 (1): 1–47.

- **Woolrich-Piña, G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, M. E. Calderón Méndez, J. E. González-Espinoza, F. Correa-Sánchez y R. Montoya Ayala. 2006**. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22 (2): 137-150.
- **Xu, X. F., Q. Zhao y X. Ji. 1999**. Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation in juvenile Chinese skinks, *Eumeces chinensis* (Scincidae). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 47 (2): 465–471.
- **Youssef, M. K., S. C. Adolph y J. Q. Richmond. 2008**. Evolutionarily conserved thermal biology across continents: The North American lizard *Plestiodon gilberti* (Scincidae) compared to Asian *Plestiodon*. *Journal of Thermal Biology*, 33: 308– 312.
- **Zar, J. H. 1999**. *Biostatistical Analysis*. Fifth edition, Pearson. New Jersey. 944 pp.

Anexo A: Glosario

Aclimatación: cambio fisiológico, bioquímico o anatómico, como resultado de la exposición crónica de un animal a condiciones inducidas experimentalmente en campo o laboratorio (Randall *et al*., 1998) (ver Ambientación).

Adaptación: característica de un organismo que evolucionó en respuesta a alguna forma identificable de selección natural. El término se usa de dos formas: 1) el proceso de cambio en respuesta a la selección natural, y 2) el cambio mismo que se ve en los organismos como resultado de la selección (Mazer y Damuth., 2001). || Condición generalmente irreversible que es producto del proceso evolutivo a través de millares de generaciones (Randall *et al*., 1998).

Adecuación (*fitness*): la influencia que tiene un dado fenotipo sobre la contribución genética de cierto carácter a futuras generaciones (Mazer y Damuth, 2001).

Ambientación: cambio fisiológico, bioquímico o anatómico en un individuo, como resultado de la exposición crónica del animal a una nueva condición ambiental causada por una alteración en su ambiente natural (Randall *et al*., 1998).

Calibración: en ecología térmica, es el proceso por medio del cual se compara un modelo térmico contra la temperatura corporal de un animal, a fin de que las temperaturas operativas (T_e) registradas predigan de forma precisa la temperatura corporal (T_b) del organismo en su ambiente (Dzialowski, 2005) (ver Modelo térmico).

Calidad térmica del ambiente (d_e): grado al cual los organismos ectotermos experimentan, en su hábitat, temperaturas corporales fuera del intervalo de temperaturas seleccionadas (Hertz *et al*., 1993).

Características de historia de vida: aquellos aspectos cuantitativos relacionados al ciclo de vida de un organismo que pueden presentar variación interespecífica, interpoblacional e intrapoblacional (*e. g*. edad al primer evento reproductor, tamaño de la puesta o camada, proporción de sexos de la descendencia, esfuerzo reproductor) (Daan y Tinbergen, 1997).

Costo de reproducción: el incremento marginal en la mortalidad de los adultos entre un tiempo t y un tiempo $t + 1$ causado por la decisión de encomendar cierta proporción de los recursos disponibles a la reproducción en el tiempo t (Stearns, 1976). || Concepto clave de la teoría de historias de vida que refleja un *trade-off* entre la reproducción actual y futura (Daan y Tinbergen, 1997).

Desempeño: concepto ecológico considerado, usualmente, como un eslabón intermedio entre el fenotipo y la adecuación biológica (*fitness*) de los organismos. Aunque se suele tomar como una medida de laboratorio que refleja la manera en que se desempeñan los animales en la naturaleza, el desempeño ecológico y el desempeño en laboratorio pueden resultar distintos si no se estima de acuerdo al contexto natural de los organismos en cuestión (Irschick, 2003).

Dimorfismo sexual: diferencias sexuales específicas en anatomía o comportamiento (Pianka y Vitt, 2003). || La condición morfológica por la cual los machos y hembras de una especie exhiben diferencias en coloración, tamaño o estructura (Wareham, 2005).

Ecofisiología: disciplina científica que intenta integrar las respuestas individuales de los organismos dentro del contexto de una sola población o especie (Cloudsley-Thompson, 1991) (ver Fisiología ecológica).

Ecología evolutiva: campo científico que integra tanto el conocimiento ecológico como el evolutivo (Mayhew, 2006).

Ecología térmica: el estudio de la interacción de la fisiología térmica y la ecología de los organismos (principalmente ectotermos). Esta rama de la fisiología se originó a partir de los primeros estudios de campo sobre termorregulación en lagartijas (Huey y Stevenson, 1979).

Ecomorfotipo: plan corporal de un animal que puede relacionarse directamente a su ecología (Pianka y Vitt, 2003).

Ectotermia: modo de regulación de la temperatura en el cual la temperatura corporal depende principalmente de la absorción de energía térmica del ambiente (Pough y Gans, 1982) (ver Endotermia).

Endotermia: termorregulación lograda gracias a un balance de las tasas de producción de calor metabólico y su disipación al ambiente (Pough y Gans, 1982) (ver Ectotermia).

Esfuerzo reproductor: la proporción de recursos dirigida a la reproducción, sumada a lo largo de un intervalo de tiempo en cuestión (Stearns, 1976). Término primero acuñado por Harper y Odgen (1970), que define la fracción de recursos invertida en las estructuras reproductoras de las plantas.

Espermatogénesis: proceso por el cual las células de los túbulos seminíferos testiculares (espermatogonias y espermatocitos) dan lugar a los gametos masculinos (espermatozoides) (Vitt y Caldwell, 2014).

Esquinco: lagartija de la familia Scincidae. Se caracterizan por presentar extremidades reducidas y un cuerpo alargado cubierto por escamas lisas (Wareham, 2005).

Estenotermo: organismo que experimenta poca variación en sus temperaturas corporales o confinado a hábitats donde existe poca variación en la temperatura ambiental (Pough y Gans, 1982) (ver Euritermo).

Estrategias de historia de vida: conjunto de caracteres coadaptados, diseñados, por selección natural, para resolver problemas ecológicos en particular. En otras palabras, se trata de una adaptación compleja (Stearns, 1976).

Euritermo: organismo que experimenta una amplia variación en su temperatura corporal o que ocurre en hábitats con temperaturas ambientales muy variables (Pough y Gans, 1982) (ver Estenotermo).

Éxito reproductor: la cantidad de descendientes sexualmente maduros producidos, independientemente de su fertilidad esperada. A diferencia de la adecuación (*fitness*), que solo aplica para los genes, el éxito reproductor es una propiedad de los genes y de los individuos (Crognier, 2003).

Fecundidad: número de huevos o crías producidos (Pianka y Vitt, 2003).

Fenotipo: características físicas o bioquímicas visibles o medibles en un organismo, que son el resultado de la interacción del genotipo y el ambiente (Lawrence, 2003) (ver Genotipo).

Fisiología: parte de la biología que trata de las funciones y actividades de los organismos (Lawrence, 2003).

Fisiología ecológica: rama de la Fisiología que se ocupa de los animales en sus ambientes naturales, en lugar de hacerlo en condiciones de laboratorio (Cloudsley-Thompson, 1991) (ver Ecofisiología).

Genotipo: la constitución genética de un organismo (Lawrence, 2003) (ver Fenotipo).

Gradiente térmico: en ecología térmica, aparato diseñado para proveer, en condiciones de laboratorio, un continuo térmico a lo largo del cual los organismos ectotermos en estudio pueden elegir una temperatura seleccionada (“preferida”) (Gregory *et al*., 1982).

Haplotipo: el conjunto de los alelos que se encuentran en cada uno de los cromosomas homólogos de un par concreto, especialmente en relación con determinadas regiones (Lawrence, 2003).

Heliotermo: organismo ectotermo que obtiene su calor corporal a partir de la radiación solar (Pianka y Vitt, 2003) (ver Tigmotermo).

Heterotermia: patrón de regulación de la temperatura por un organismo endotermo en el cual la variación diaria o estacional excede el intervalo de ± 2°C que definen la homeotermia (Pough y Gans, 1982) (ver Homeotermia, Poiquilotermia).

Homeotermia: patrón de regulación de la temperatura corporal en el que la variación es muy leve (± 2°C), por lo que esta es muy estable (Pough y Gans, 1982) (ver Poiquilotermia).

Intervalo de temperaturas de actividad: temperaturas corporales a las cuales un organismo en libertad se desempeña normalmente (Pough y Gans, 1982).

Intervalo de temperaturas seleccionadas: temperaturas corporales seleccionadas por un ectotermo dentro de un gradiente térmico en laboratorio o un aparato que provea las condiciones que permitan a un animal extender su temperatura corporal por arriba y debajo del intervalo de temperaturas de actividad (Pough y Gans, 1982).

Iteroparidad: reproducción repetida, dando a luz muchas veces en la vida. El hábito perenne (Stearns, 1976) (ver Semelparidad).

Masa relativa de nidada/ camada: característica de historia de vida, definida como la proporción de la masa de nidada (en especies ovíparas) o camada (en especies vivíparas) sobre la masa corporal de la hembra reproductora (Vitt y Price, 1982).

Modelo térmico: representación física de algún animal de interés, cuyas propiedades térmicas (tasas de ganancia y pérdida de calor) son las mismas que las del organismo. Estos modelos se colocan en campo para registrar las temperaturas operativas (T_e) del ambiente del organismo en cuestión (Dzialowski, 2005) (ver Calibración).

Ontogenético: cambio que ocurre con la edad, como resultado del desarrollo de un organismo (Pianka y Vitt, 2003).

Optimización: maximización de valores óptimos para ciertas historias de vida en particular que, al menos bajo circunstancias concretas, aumentan la adecuación de un organismo. Esta maximización surge como consecuencia de un *trade-off* (Daan y Tinbergen, 1997).

Ovíparo: modo de reproducción que implica la producción de huevos sin desarrollar, dentro de membranas o cáscaras, que son desovados por la hembra (Wareham, 2005).

Ovogénesis: la formación, crecimiento y maduración de los óvulos en el ovario de animales hembra (Wareham, 2005).

Patrón reproductor acíclico: las gónadas y órganos reproductores accesorios exhiben esencialmente niveles constantes de actividad durante todo el año (Mathies, 2011).

Patrón reproductor asociado (prenupcial, vernal, sincrónico): ocurre típicamente en climas cálidos. En este tipo de patrón la espermatogénesis comienza durante el otoño y se completa en la siguiente primavera o principios del verano, tiempo en que ocurre el apareamiento (Saint Girons, 1982). || Ciclo reproductor en el que coinciden los eventos hormonales y gonadales de hembras y machos (Vitt y Caldwell, 2014).

Patrón reproductor cíclico continuo: la espermatogénesis y conducta de apareamiento sucede a lo largo del año. Este patrón se observa en ambientes donde existe poca variación estacional en temperatura (*e. g*. áreas tropicales) (Saint Girons, 1982). || Las gónadas u órganos accesorios no se vuelven completamente quiescentes, pero muestran una actividad reducida por algún periodo del año (Mathies, 2011).

Patrón reproductor cíclico discontinuo: las gónadas u órganos accesorios se vuelven reproductivamente quiescentes por algún periodo del año. Este patrón está bien documentado y distribuido en especies de zonas templadas y tropicales (Mathies, 2011).

Patrón reproductor disociado (post-nupcial, estival, asincrónico): tipo de reproducción que ocurre en muchas especies de reptiles escamados de ambientes templados y subtropicales, en la cual los machos experimentan espermatogénesis durante el verano, el esperma se almacena a lo largo del invierno (en los vasos deferentes, y en el caso de especies con apareamiento otoñal, en los oviductos de las hembras); la principal temporada de reproducción sucede en primavera (Saint Girons 1982). || Ciclo reproductor en el que la espermatogénesis de los machos está desfasada de la ovulación y fertilización en hembras (Vitt y Caldwell, 2014).

Patrón reproductor mixto: se caracteriza porque la espermatogénesis comienza en la primavera y se completa un año después; puede haber una temporada de apareamiento (primavera) o dos (primavera y verano). Al igual que el patrón post-nupcial, este ocurre en especies de climas templados y subtropicales (Saint Girons, 1982).

Poiquilotermia: patrón de regulación de la temperatura caracterizado por amplias variaciones en la temperatura corporal, como resultado de condiciones ambientales cambiantes (Pough y Gans, 1982) (ver Homeotermia, Heterotermia).

Precisión en la termorregulación (d_b): el mantenimiento de la temperatura corporal cercano al promedio de temperatura seleccionada en gradiente térmico (Peterson, 1987).

Principio de asignación de recursos (*principle of allocation*): principio que parte del supuesto de que todo organismo posee una cantidad limitada de tiempo o energía disponible para gastar, siendo la selección natural la fuerza que opera en la asignación de estos de manera que se maximice la contribución de un genotipo a su descendencia (Cody, 1966).

Productividad: en el sentido de Meiri *et al*. (2011), es la masa total de la descendencia producida en un año. Es decir, la masa individual de las crías o neonatos multiplicada por el tamaño de camada o nidada, y esta, a su vez, por el número de camadas o nidadas producidas anualmente (ver Productividad específica).

Productividad específica: es la productividad dividida entre la masa de la hembra reproductora (Meiri *et al*., 2011) (ver Productividad).

Selección natural: cualquier diferencia consistente en la adecuación (*fitness*) entre entidades biológicas fenotípicamente diferentes (Futuyma, 1998). Este proceso ocurre a todos los niveles de la organización biológica, desde moléculas hasta especies y taxones superiores.

Selección sexual: la diferencia en la capacidad de individuos de tipos genéticos diferentes de conseguir aparearse y, por lo tanto, la transmisión diferencial de algunos caracteres a la siguiente generación. Se basa en las elecciones entre machos y hembras en función de alguna característica externa y la competencia entre miembros del mismo sexo (Lawrence, 2003).

Semelparidad: el patrón reproductor "*big-bang*"; se da a luz solamente una vez, sin importar si se comete "suicidio" en el proceso. Cuando se realiza en el primer año de vida, es el hábito anual (Stearns, 1976) (ver Iteroparidad).

Supercooling: condición de equilibrio por la cual la temperatura de los tejidos se halla por debajo de su punto de congelamiento sin llegar a la formación de hielo (Lowe *et al*., 1971). || Fenómeno por el que un líquido puede ser enfriado a temperaturas por debajo del punto de congelamiento sin solidificarse. En animales, esto se consigue eliminando partículas o núcleos de

condensación para evitar la formación de hielo y agregando compuestos anticongelantes a la sangre (Willmer *et al*., 2005).

Temperatura corporal (T_b): temperatura interna aproximada de un organismo. En reptiles, normalmente, esta definición suele referirse más bien a la temperatura cloacal (Pough y Gans, 1982).

Temperatura Crítica Mínima (CT_{min}): la temperatura más baja que no es fisiológicamente letal pero produce narcosis y es, por lo tanto, ecológicamente letal para un animal incapaz de buscar refugio (Pough y Gans, 1982).

Temperatura Máxima Voluntaria (VT_{max}): la temperatura más alta a la cual un animal cesa su actividad y busca refugio (Pough y Gans, 1982). || La temperatura más alta tolerada por un organismo en laboratorio (Vitt y Caldwell, 2014).

Temperatura operativa (T_e): La temperatura corporal de un animal si este se hallara en equilibrio térmico con el ambiente, en ausencia de calentamiento metabólico o enfriamiento por evaporación (Dzialowski, 2005).

Temperatura seleccionada ("preferida") (T_{set}): el intervalo de temperaturas en el cual se mantiene un organismo ectotermo dentro de un gradiente térmico en condiciones de laboratorio (Pough y Gans, 1982).

Teoría de historias de vida: área de la biología que combina el estudio de la reproducción, crecimiento y genética en un marco ecológico enfocado hacia los cambios evolutivos (Stearns, 1976). Esta teoría fue introducida inicialmente por Harper (1967) al proponer el estudio de la ecología de las plantas con base en un patrón de asignación de recursos.

Teoría demográfica de estrategias reproductoras óptimas: teoría propuesta por Williams (1966) que asume que el esfuerzo reproductor implica un *trade-off* fijo entre el éxito reproductor actual y futuro, y que el esfuerzo reproductor y las características de historia de vida se optimizan maximizando la adecuación bajo fuerzas de selección puramente demográficas (Tuomi *et al*., 1983).

Termoconformista: animal que no termorregula activamente, sino que permite que su temperatura corporal refleje la variación en la temperatura del ambiente (Pianka y Vitt, 2003) (ver Termorregulador).

Termorregulación: mantenimiento de la temperatura corporal dentro de un intervalo específico y usualmente estrecho cuando las temperaturas ambientales se extienden por arriba y debajo de ese intervalo (Pough y Gans, 1982).

Termorregulador: animal que mantiene un intervalo estrecho de temperaturas corporales en presencia de temperaturas ambientales variables (Pianka y Vitt, 2003) (ver Termoconformista).

Tigmotermo: organismo ectotermo que obtiene calor del sustrato por medio de conducción térmica (Pianka y Vitt, 2003) (ver Heliotermo).

Trade-off: costo en la adecuación biológica (*fitness*) de un organismo, cuando un cambio benéfico en un carácter está ligado a un cambio en detrimento de otro (Stearns, 1989).

Valor reproductor: el valor presente de la descendencia futura, determinado por la tasa de crecimiento poblacional actual o el número promedio de crías que una hembra joven (de edad *x*) puede esperar tener por el resto de su vida, descontado del presente. Usualmente se denota V_x o V_x/V_0 (Stearns, 1976).

Vitelogénesis: proceso por el cual los lípidos del cuerpo de un organismo son transferidos a la producción del vitelo de huevos en desarrollo (Pianka y Vitt, 2003).

Viviparidad: modo de reproducción animal en el cual un embrión se desarrolla dentro del cuerpo de la hembra adulta y recibe nutrientes directamente de ella mediante algún tipo de placenta, lo cual resulta finalmente en el nacimiento de crías vivas (Wareham, 2005). || Blackburn (2000) sugiere la eliminación del término *ovoviviparidad*, debido a su carácter ambiguo y poco descriptivo.

Anexo B: Características reproductoras de algunas especies del grupo *Plestiodon brevirostris*

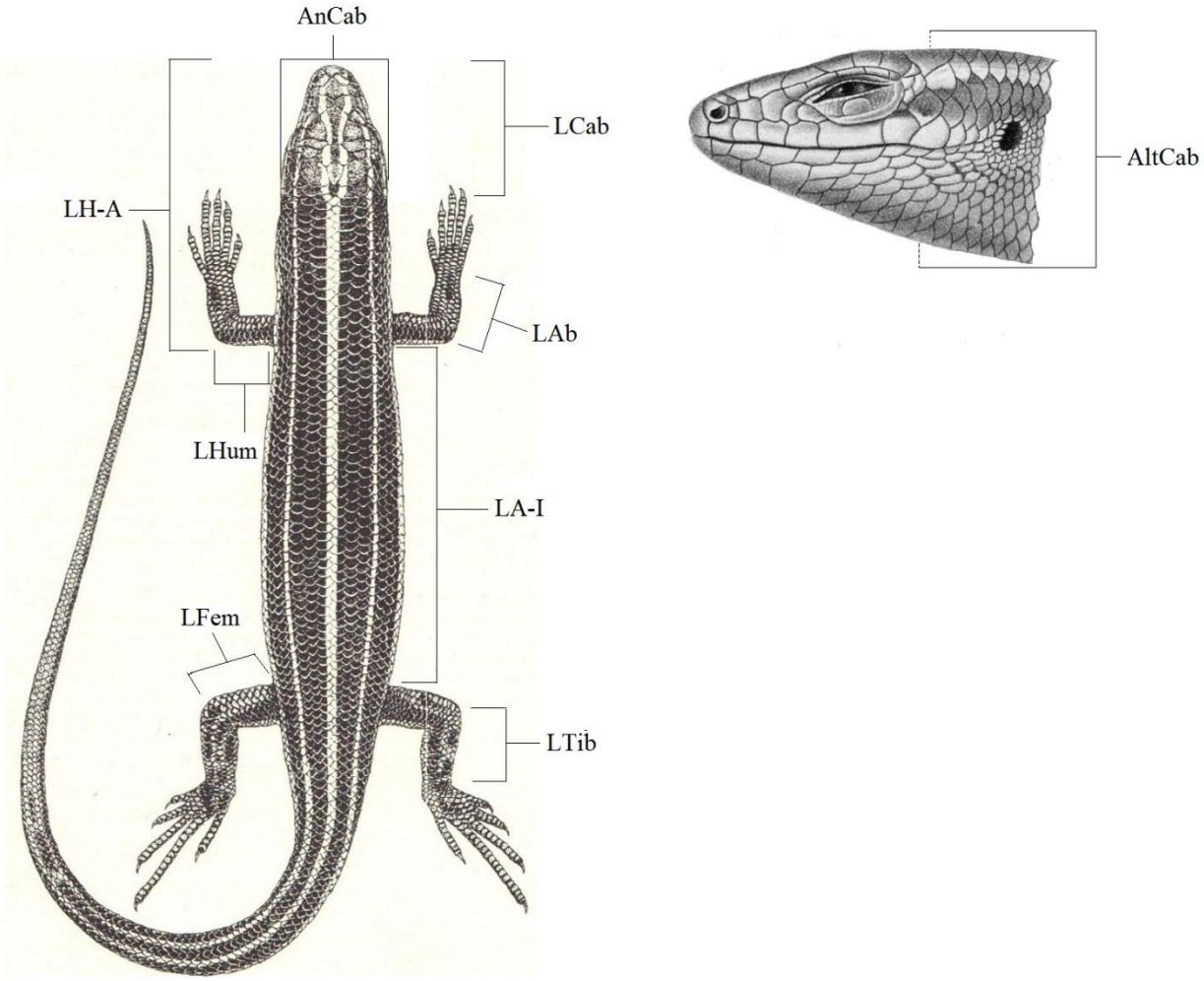
Especie	Localidad	Mes(es) de alumbramiento	LHC hembras reproductoras (mm)	Peso absoluto (g)	Tamaño de camada	LHC crías (mm)	Peso crías (g)	Fuente
P. brevirostris	Chilchota, Puebla	Abril a mayo	65.3±0.788* (59.42 a 69.82)	3.635±0.154* (2.6 a 4.74)	3.2 ± 0.3* (1 a 5)	26.549 ± 232*	0.361 ± 0.007* (0.23 a 0.47)	Chávez (2012)
P. brevirostris[1]	Mitla, Oaxaca	Marzo	-	-	-	14	-	Feria-Ortiz *et al*. (2007)
P. brevirostris	Volcán La Malinche, Tlaxcala	Abril a mayo	62.347 ± 4.569 (55. 01 a 68.58)	3.963 ± 0.983 (3.06 a 5.81)	2.5 ± 1.3 (1 a 4)	26.464 ± 1.339 (24.14 a 29.20)	0.340 ± 0.0540 (0.27 a 0.45)	Este estudio
P. copei	San Lorenzo Acopilco, México D. F.	Mayo	69.25 ± 2.75 (66 a 71)	3.5 ± 0.08 (3.4 a 3.6)	3	26.2 ± 1.62 (23 a 29)	0.34 ± 0.02 (0.3 a 0.4)	García-Vázquez (2009)
P. copei	Parque Nacional Zoquiapan, México	Mayo	-	-	-	23.6 ± 1.55 (22.5 a 24.7)	-	Guillette (1983)
P. dicei[1]	Marmolejo, Tamaulipas	Junio, julio	-	-	-	25.0	-	Feria-Ortiz *et al*. (2007)
P. dugesii	Mazamitla, Jalisco	Mayo	65.895 ± 11.809 (56.06 a 88.81)	3.544 ± 0.708 (2.50 a 4.42)	4.3 ± 0.8 (3 a 5)	23.973 ± 0.852 (22.530 a 25.700)	0.269 ± 0.0439 (0.200 a 0.300)	Este estudio
P. dugesii	Tapalpa, Jalisco	Mayo	62.319 ± 17.596 (27.07 a 116.57)	3.415 ± 0.604 (2.60 a 5.05)	3.2 ± 1.4 (1 a 5)	24.589 ± 1.093 (21.770 a 26.630)	0.295 ± 0.0431 (0.200 a 0.400)	Este estudio
P. lynxe	Pinal de Amoles, Querétaro	Abril	-	-	4.7 ± 0.8* (3 a 7)	20.0	-	Ramírez-Bautista *et al*. (1998)

P. pineus[1]	Pablillo, Nuevo León	Junio a julio	62	2.74	4	26.25 ± 0.12*	0.303 ± 0.01*	Feria-Ortiz *et al*. (2007)
P. pineus[1]	San Antonio de las Alazanas, Coahuila	Junio a julio	65	3.24	4	26.87 ± 0.34*	0.291 ± 0.05*	Feria-Ortiz *et al*. (2007)
P. pineus[1]	Los Lirios, Coahuila	Junio a julio	59	3.5	2	25.0 ± 0.12*	-	Feria-Ortiz *et al*. (2007)

[1] Considerando el arreglo taxonómico de Feria-Ortiz *et al*. (2011)

Nota: las medidas de variación indicadas con (*) corresponden a error estándar. En caso contrario se refieren a la desviación estándar.

Anexo C: Esquema y definición de las variables morfométricas utilizadas



* Ilustraciones modificadas de Bocourt (1879) y Palmer *et al*. (1995).

- **Longitud hocico-cloaca (LHC)**: distancia entre la escama rostral o mental y la abertura cloacal.
- **Longitud cola (LC)**: distancia entre la abertura cloacal y la punta de la cola.
- **Longitud de la cabeza (L_{Cab})**: distancia entre el extremo de la escama rostral y el borde posterior de la escama interparietal.

- **Ancho de la cabeza (An_{Cab})**: distancia entre las escamas postlabiales a lo largo de un plano coronal que pasa por el borde posterior de la escama interparietal, las parietales y la temporal secundaria superior.
- **Altura de la cabeza (Alt_{Cab})**: distancia entre la escama interparietal y las escamas de la región gular al nivel de la última escama infralabial.
- **Longitud axila-ingle (L_{A-I})**: distancia entre el borde posterior de la inserción del brazo y el borde anterior del punto de inserción del muslo.
- **Longitud hocico-axila (L_{H-A})**: distancia entre la escama rostral y el borde posterior del punto de inserción del brazo.
- **Longitud del antebrazo (L_{Ab})**: distancia entre el codo y la región del carpo.
- **Longitud del húmero (L_{Hum})**: distancia entre el codo y el punto de inserción del brazo en el cuerpo.
- **Longitud del fémur (L_{Fem})**: distancia entre la rodilla y el punto de inserción del muslo en el cuerpo.
- **Longitud de la tibia (L_{Tib})**: distancia entre la rodilla y la región del tarso.