



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Ecología del crecimiento de una lagartija del género *Xenosaurus* Peters 1861 (Squamata: Xenosauridae) en la Reserva de la Biósfera, Sierra Gorda, Querétaro, México

Growth ecology of a lizard of the genus *Xenosaurus* Peters 1861 (Squamata: Xenosauridae) from the Biosphere Reserve, Sierra Gorda, Querétaro, México

J. GASTÓN ZAMORA-ABREGO^{1,*}, J. JAIME ZÚÑIGA-VEGA², & ANGELA M. ORTEGA-LEÓN³

¹Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín C.P. 050034, Antioquia, Colombia

²Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria C.P. 04510, Distrito Federal, México

³Departamento de Biología, Universidad de Córdoba, Montería C.P. 230003, Córdoba, Colombia

*Autor correspondiente: jogzamoraab@unal.edu.co

RESUMEN

Analizamos el crecimiento corporal de una nueva especie de lagartija endémica del género *Xenosaurus* Peters, ubicada en la Reserva de la Biósfera, Sierra Gorda - Querétaro, México. Se estimaron las tasas de crecimiento corporal y se analizaron a partir de los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy, logístico por longitud y logístico por peso. Para describir el patrón de crecimiento de estas lagartijas, utilizamos el modelo logístico por longitud debido a que fue el modelo que tuvo el mejor ajuste a las tasas observadas de crecimiento corporal. No encontramos diferencias significativas entre machos y hembras en el parámetro característico de crecimiento ni en la talla asintótica proyectada. Por lo tanto, se construyó una sola curva de crecimiento para ambos sexos. Los machos alcanzan la madurez sexual a los 24 meses, mientras que las hembras lo hacen hasta los 37 meses. Las tasas de crecimiento independientes de la talla no fueron estadísticamente diferentes entre años (2001, 2002 y 2003), ni entre estaciones (estación húmeda y seca). Nuestros resultados sugieren que la variación en el crecimiento corporal de esta especie, no es causada exclusivamente por las variaciones ambientales, sino más bien por una compleja combinación de factores ambientales y bases genéticas.

Palabras clave: historias de vida, lagartijas vivíparas, madurez sexual, tamaño corporal.

ABSTRACT

We analyzed variation in body growth of a new lizard species of the genus *Xenosaurus* Peters that is endemic to the Biosphere Reserve, Sierra Gorda - Querétaro, México. We calculated body growth rates and analyzed them by means of the Von Bertalanffy, logistic-by-length, and logistic-by-weight growth models. We used the logistic-by-length model to describe the growth pattern of these lizards because this model provided the best fit to the observed body growth rates. No significant differences were found between males and females in the characteristic growth parameter or in the projected asymptotic size. Therefore, a single growth curve was constructed for both sexes. Males reach maturity at 24 months, whereas females at 37 months. Size-independent growth rates were not statistically different among years (2001, 2002 and 2003) or between season (wet and dry season). Our results suggest that variation in body growth of this species is not caused exclusively by environmental variation, but rather by a complex combination of environmental and genetic factors.

Key words: body size, life histories, sexual maturity, viviparous lizards.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento corporal es una característica central de la historia de vida de cualquier organismo, y es un componente importante de la adecuación biológica, ya que este puede

determinar el tamaño corporal, la edad a la madurez sexual y la fecundidad (Stearns 1992, Charnov 1990, Angilletta et al. 2004). En el estudio de las historias de vida, el crecimiento ha sido contemplado desde dos perspectivas. Por un lado, la tasa de

crecimiento corporal refleja una combinación entre la disponibilidad de recursos, el ambiente térmico, las restricciones biofísicas sobre el tiempo disponible de forrajeo y la capacidad para procesar alimento (Adolph & Porter 1996, Bronikowski 2000, Kratochvíl & Frynta 2003). Por otro, el componente genético que puede determinar en gran medida la trayectoria del crecimiento y su relación con las demás características de historia de vida (Sinervo 1990, Sinervo & Adolph 1994, Caley & Schwarzkopf 2004).

En reptiles escamados, la relación entre el crecimiento corporal y otros caracteres de historia de vida es imprecisa, debido a que el crecimiento corporal es indeterminado y está sujeto tanto a factores extrínsecos, como son la temperatura y la disponibilidad de alimento (Andrews 1982, Wapstra et al. 2001, Shine 2005), como intrínsecos, aquellos que tienen bases genéticas o filogenéticas (Sinervo 1990, Shine & Charnov 1992, Niewiarowski et al. 2004). Además, las tasas de crecimiento corporal también pueden reflejar adaptaciones locales a un grupo específico de condiciones ambientales así como a un particular estilo de vida (Webb et al. 2003, Stanford & King 2004, Kolarov et al. 2010). Este último puede ser el caso particular de las lagartijas del género *Xenosaurus* Peters, que al ser habitantes estrictos de grietas de roca (King & Thompson 1968, Nieto-Montes de Oca et al. 2001), están restringidos a un particular uso del microhábitat, lo cual puede afectar en gran medida los procesos fisiológicos, limitar la actividad, el rendimiento individual y por consecuencia el crecimiento corporal (Smith & Ballinger 2001).

En este trabajo se estudió la variación en las tasas de crecimiento corporal de una nueva especie de *Xenosaurus* Peters, ubicada al noreste del estado de Querétaro, México. El principal objetivo fue describir y analizar el patrón de crecimiento de esta especie, e identificar qué factores causan variación en esta característica de historia de vida. Específicamente, nos concentramos en responder las siguientes preguntas: i) ¿cuál es el patrón de crecimiento de esta nueva especie de *Xenosaurus*?, ii) ¿existen diferencias entre los machos y las hembras en el crecimiento corporal?, iii) ¿cuál es la edad a la madurez sexual para cada sexo?, iv) ¿existen diferencias

en el crecimiento corporal entre años o entre periodos (húmedo y seco)?

MÉTODOS

Área de estudio

Esta nueva especie de *Xenosaurus* es microendémica y se limita exclusivamente a las serranías de la localidad de Tilaco (21°10'41.1" N, 99°10'4.1" O), Municipio de Landa de Matamoros, a una altitud entre 1000 y 1500 msnm, dentro de la Reserva de la Biósfera "Sierra Gorda", ubicada en el noreste del estado de Querétaro, México. El área de estudio se localiza en una zona de transición entre bosque de encino y bosque tropical subperennifolio (Zamudio et al. 1992). La vegetación dominante es principalmente encino (*Quercus aristata*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. laeta*, *Q. laurina* y *Q. mexicana*) y vegetación secundaria (Rzedowski 2006). De acuerdo con García (1988), el clima que predomina en esta zona es del tipo (A)C₁(w₀)(w), el más seco de los subhúmedos con lluvias en verano. La información meteorológica para realizar este estudio se obtuvo de la estación climatológica "La Lagunita" de la Comisión Nacional del Agua (estación n.º 22019), ubicada a 10 km al noreste de la zona de estudio.

Especie de estudio

Xenosaurus sp. nov. es una especie que originalmente había sido considerada como una población distinta de *X. platyceps* Martin 1955 (Lemos-Espinal et al. 2004). Sin embargo, a partir de análisis con marcadores mitocondriales (Zamora-Abrego 2009; divergencia genética entre secuencias no corregidas = 14.9 %) y caracteres morfológicos (A. Nieto-Montes de Oca, datos no publicados), se pudo determinar que esta población constituye una nueva especie de *Xenosaurus*, y no una población distinta de *X. platyceps* Martin. Además, esta población se localiza a más de 280 km al sur de la distribución original de *X. platyceps* Martin en el estado de Tamaulipas, México. Su descripción taxonómica aún está pendiente (Zamora-Abrego et al. 2010).

Xenosaurus sp. nov. es una lagartija de tamaño relativamente mediano (106.9 ± 0.5 mm y 99.7 ± 0.7 mm de longitud hocico cloaca [LHC] para hembras y machos, respectivamente), con el cuerpo aplanado dorso-ventralmente como otras especies del mismo género (Ballinger et al. 1995, Pérez-Ramos et al. 2000, Lemos-Espinal et al. 2003), probablemente asociado al uso estricto de grietas de roca (Lemos-Espinal et al. 2004, Zamora-Abrego et al. 2007). Es una especie vivípara, considerada como termoconformista y forrajeador pasivo, su dieta se basa exclusivamente de insectos (Lemos-Espinal et al. 2004, Zamora-Abrego 2004). Las hembras son significativamente más grandes que los machos, pero estos presentan cabezas relativamente más grandes (Lemos-Espinal et al. 2004, Zamora-Abrego 2004). Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 92.0 mm de LHC, mientras que los machos a los 80.0 mm (Zamora-Abrego 2004, Zamora-Abrego et al. 2007).

Trabajo de campo

Se delimitó una parcela de aproximadamente dos hectáreas, donde se realizó un seguimiento durante cuatro años (de julio del 2001 a octubre del 2004), a través del método de captura-marcaje-recaptura, con intervalos de entre 30 y 50 días entre cada muestreo.

El trabajo de campo se llevó a cabo bajo el amparo del permiso n.º 04555 de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT-México). En cada visita se revisaron cuidadosamente todas las grietas de rocas susceptibles de ser utilizadas por esta especie. Una vez extraídas las lagartijas de sus grietas, estas fueron tratadas con humanidad y ética durante la manipulación y toma de datos, de acuerdo con la "Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles in Field Research", de la Sociedad Americana de Ictiólogos y Herpetólogos (ASIH 2004). Cada ejemplar capturado fue marcado permanentemente por ectomización de falanges utilizando la clave de Medica et al. (1971, citado en Ferner 1979) modificada por Lemos-Espinal et al. (2005). Este procedimiento de marcaje fue aprobado como parte del permiso de trabajo de campo n.º 04555 (SEMARNAT-México). Además, Olivera-Tlahuel (2010) demostró que las tasas de supervivencia y de crecimiento de esta especie no varían en función del número de falanges que se cortan. A cada lagartija marcada se le determinó el sexo, se registró la longitud hocico-cloaca (LHC) con un calibrador (mm) y la masa corporal con una pesola (g). Posteriormente, cada lagartija marcada fue liberada exactamente en la misma grieta que estaban ocupando en el momento de su captura.

Modelos de crecimiento

Se calcularon las tasas de crecimiento corporal para 121 individuos (48 machos y 73 hembras). Se tomó en cuenta una sola tasa corporal para cada lagartija, así hubiera sido medida en diferentes ocasiones. Las tasas de crecimiento corporal se obtuvieron a partir de la siguiente fórmula:

$$TCC = (LHC_2 - LHC_1) / \text{Número de días}$$

Donde, la tasa de crecimiento corporal (TCC) resulta de la diferencia entre la longitud hocico-cloaca final (LHC₂) e inicial (LHC₁) registradas en dos diferentes ocasiones de muestreo, dividida entre el número de días transcurridos entre ambas capturas. Así se obtuvieron las tasas de cambio en longitud (mm por día) para cada individuo.

Posteriormente, usando diferentes modelos de regresión no lineal, se probó el ajuste de las tasas de crecimiento calculadas a los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy (1951, 1957), logístico por longitud y logístico por peso (Schoener & Schoener 1978, Andrews 1982) para describir la relación entre las tasas de crecimiento estimadas y el tamaño promedio correspondiente al cual fueron calculadas. El modelo de Von Bertalanffy se caracteriza por representar una relación lineal y con pendiente negativa entre el tamaño de los organismos y su tasa de crecimiento corporal. Esta relación lineal y negativa implica que los individuos más pequeños exhiben las tasas de crecimiento más altas y que la velocidad de crecimiento del cuerpo disminuye de manera constante conforme los organismos van alcanzando tallas mayores (Fig. 2). De esta manera los individuos más grandes exhiben las tasas de crecimiento más pequeñas e incluso ya no crecen más. Los dos modelos logísticos se caracterizan por representar una relación cuadrática entre el tamaño de los organismos y su tasa de crecimiento corporal (Schoener & Schoener 1978, Andrews 1982). Esta relación cuadrática implica que al inicio de su vida, cuando tienen tamaños muy pequeños, los individuos crecen moderadamente rápido. Conforme crecen, sus tasas de crecimiento se aceleran hasta alcanzar una máxima velocidad a tallas

relativamente intermedias. Después de este máximo, la velocidad de crecimiento disminuye de manera no lineal conforme aumenta la talla (Fig. 2). Al igual que en el modelo de Von Bertalanffy, bajo estos modelos logísticos los individuos más grandes son los que tienen tasas de crecimiento más lentas. La diferencia entre el modelo logístico por longitud y el modelo logístico por peso radica en que en el primero la tasa máxima de crecimiento se alcanza más temprano en la vida (a tamaños relativamente pequeños), mientras que en el segundo la tasa máxima de crecimiento se alcanza ligeramente tarde en la vida (a tamaños relativamente más grandes). Las ecuaciones diferenciales que representan a estos modelos se muestran en la Tabla 1. Se eligió el mejor modelo (aquel con el mejor ajuste a nuestros datos), tomando como base los valores más bajos del cuadrado medio residual (CMR) y el mayor valor del coeficiente de determinación (R²; Dunham 1978, Zúñiga-Vega et al. 2005).

Una vez identificado el mejor modelo de crecimiento, se utilizó su correspondiente ecuación diferencial para estimar el tamaño corporal asintótico (A_j) y el parámetro característico de crecimiento (r) para cada sexo (Tabla 1). Además, se construyó el intervalo de confianza del 95 % alrededor de los parámetros estimados, de acuerdo con Schoener & Schoener (1978), con la siguiente fórmula:

$$\theta_j - \sqrt{kF_{1-\alpha}(k,N-k)S_j^2} \leq \beta_j \leq \theta_j + \sqrt{kF_{1-\alpha}(k,N-k)S_j^2}$$

Donde, β_j es el parámetro ajustado j, θ_j es el estimado del parámetro β_j, S_j es la desviación estándar asintótica de β_j, F_{1-α(k,N-k)} es el valor F_{1-α} de una cola con k y N-k grados de libertad, N es el tamaño de la muestra y k es el número de parámetros ajustados. Este intervalo de confianza indica la máxima confiabilidad simétrica alrededor de un parámetro dado, sin tener en cuenta el valor verdadero de otros parámetros, siendo un método bastante conservativo. De tal forma, que los parámetros estimados (A₁ y r) se consideran significativamente diferentes entre los sexos, si sus intervalos de confianza correspondientes no se superponen.

Se construyó una curva de crecimiento que relaciona el tamaño y la edad, con base en los parámetros estimados, la talla de las lagartijas al nacer y conforme a la solución de la ecuación diferencial del modelo de crecimiento utilizado (Tabla 1). Para estimar la longitud de los individuos al nacer (L₀), se colectaron temporalmente varias hembras preñadas entre junio y julio de 2001, 2002 y 2003, las cuales fueron mantenidas en cautiverio hasta el nacimiento de las crías. Posteriormente a los nacimientos, tanto las hembras y las crías fueron devueltas a las grietas donde se habían extraído. Con base en la talla mínima de madurez sexual (Zamora-Abrego 2004, Zamora-Abrego et al. 2007) y utilizando las curvas de crecimiento, se estimó la edad de madurez sexual para cada sexo.

Para examinar posibles diferencias en las tasas de crecimiento corporal entre años y estaciones se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores. Analizamos en conjunto las tasas de crecimiento corporal de ambos sexos dado que no encontramos diferencias entre machos y hembras en el patrón de crecimiento corporal (ver resultados). La variable de respuesta en este ANOVA fueron los residuos del modelo de crecimiento que tuvo el mejor ajuste. Estos residuos representan tasas de crecimiento corporal

independientes de la talla, puesto que miden para cada lagartija la diferencia entre su tasa observada de crecimiento corporal y la que se espera para su tamaño en particular (Zúñiga-Vega et al. 2005). Los factores explicativos en este ANOVA fueron el año (2001, 2002 o 2003) y la estación (húmeda o seca). Excluimos de este análisis los datos de 2004 debido a que no contábamos con suficientes tasas de crecimiento corporal para ambas estaciones durante este año.

RESULTADOS

Variación ambiental

En la zona de estudio se observan dos estaciones bien diferenciadas: una estación húmeda entre junio y septiembre, que corresponde al verano, y una estación seca de noviembre a mayo. La precipitación media anual para los años 2001, 2002, 2003 y 2004 fue de 690.3, 775.5, 597.9 y 721.8 mm, respectivamente, con una máxima incidencia en el 2001 durante el mes de septiembre con 261.5 mm; y para los demás años durante el mes de julio con 164.7, 147.1 y 190.0 mm, respectivamente. La temperatura media anual fue de 19.6, 20.2, 21.8 y 21.0 °C para cada año, respectivamente. Las temperaturas medias mensuales más altas para cada año fueron de 23.5, 24.6, 25.7 y 23.3 °C, respectivamente, registradas durante los meses de abril-mayo para el 2001, mayo-junio para el 2002 y 2003, y de mayo a agosto para el 2004. La más baja temperatura media mensual se reporta durante los meses de diciembre a febrero, que

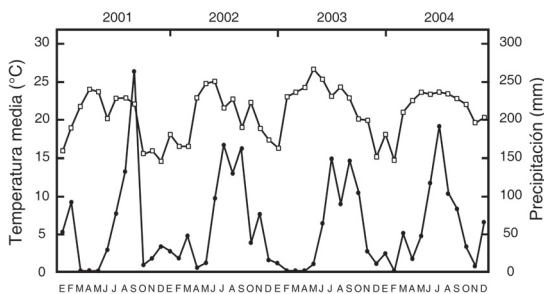


Fig. 1: Datos climáticos para la zona de estudio entre los años 2001 al 2004. La variación mensual en la precipitación se representa por los círculos negros y las temperaturas medias mensuales a través de cuadrados blancos.

Climate data for the study site for the period comprised between 2001 and 2004. Monthly precipitation and average monthly temperatures are shown by black circles and white squares, respectively.

oscilan entre 14.3 y 16.3 °C. La estación más seca se presenta durante la primavera, entre los meses de febrero a mayo. Durante la época de lluvias la temperatura ambiental promedio es de 22.4 °C, mientras que en la época seca es de 20.9 °C. La mayor parte de la precipitación ocurre durante el verano, con una precipitación total estacional de 466.6 mm reportada en el 2001 durante los meses de julio a septiembre, de 547.8 mm en el 2002 para los meses de junio a septiembre, de 451.6 mm en el 2003 de julio a octubre, y 487.1 mm en el 2004 reportada entre los meses de junio a septiembre. En contraste, durante los meses secos la precipitación total fue de tan solo 20.7 mm (Fig. 1).

Patrones de crecimiento corporal

El modelo logístico por longitud proporcionó el mejor ajuste a los datos de crecimiento de los machos (Tabla 2). En el caso de las hembras, los dos modelos logísticos tuvieron un ajuste prácticamente equivalente (Tabla 2). Con la finalidad de ser consistentes con los machos, utilizamos también el modelo logístico por longitud para analizar el patrón de crecimiento de las hembras. De hecho, en otra especie del género *Xenosaurus* (*X. grandis* King & Thompson 1968), el modelo logístico por longitud también proporcionó el mejor ajuste a las tasas de crecimiento corporal de ambos sexos (Zúñiga-Vega et al. 2005). En las Figs. 2A y 2B se muestran las tasas de crecimiento corporal observadas y predichas para cada sexo, respectivamente. También es posible observar en las Figs. 3A y 3B que los intervalos de confianza del 95 % construidos alrededor del parámetro característico de crecimiento (r) y del tamaño asintótico (A_1) se solapan entre ambos sexos. Estos resultados indican que ambos sexos crecen a la misma velocidad ($r \pm EE$: machos = 0.0014 ± 1.83^{-4} , $n = 48$; hembras = 0.0017 ± 1.18^{-4} , $n = 73$) y que alcanzan tallas máximas similares ($A_1 \pm EE$: machos = 108.20 ± 1.99 mm LHC; hembras = 112.27 ± 1.37 mm LHC).

Dado que no se encontraron diferencias entre sexos en ninguno de los dos parámetros (A_1 y r), se construyó una misma curva para describir el patrón de crecimiento de machos y hembras (Fig. 4). Los valores de estos parámetros para los datos combinados de ambos sexos fueron $r = 0.0016 \pm 1.02^{-4}$ y $A_1 =$

110.66 ± 1.17 mm LHC. La edad a la madurez sexual estimada a partir de la curva de crecimiento fue de 37.2 meses (3.1 años) para las hembras, y 24 meses (2.0 años) para los machos, que corresponden a tallas de 92 mm y 80 mm de LHC, respectivamente.

No se encontraron diferencias significativas entre años ($F_{2,103} = 2.20$, $P = 0.12$) ni entre estaciones ($F_{1,103} = 0.24$, $P = 0.62$) en las tasas de crecimiento corporal independientes de la talla (i.e., en los residuos de la relación entre talla y tasa de crecimiento). La interacción entre estos factores tampoco tuvo efecto significativo sobre las tasas de crecimiento independientes de la talla ($F_{2,103} = 0.76$, $P = 0.47$). Los valores promedio (± EE) de las tasas de crecimiento independientes de la talla fueron -0.0045 ± 0.002 para el año 2001, 0.0011 ± 0.002 para el año 2002, -0.0014 ± 0.002 para el año 2003, $-0.0010 \pm$

0.002 para la estación lluviosa y -0.0022 ± 0.001 para la estación seca.

DISCUSIÓN

Crecimiento corporal

El género *Xenosaurus* Peters es un grupo de lagartijas vivíparas monofiléticas que han sido considerados como organismos de ciclos de vida “lentos” (Zúñiga-Vega et al. 2005, Rojas-González et al. 2008, Zamora-Abrego et al. 2010), los cuales se caracterizan por presentar una mayor supervivencia de los adultos, con altos valores reproductivos de esta categoría, bajas tasas de crecimiento corporal y retraso a la madurez sexual (Promislow & Harvey 1990, Blackburn 1991, Sæther & Bakke 2000). Este trabajo proporciona una primera

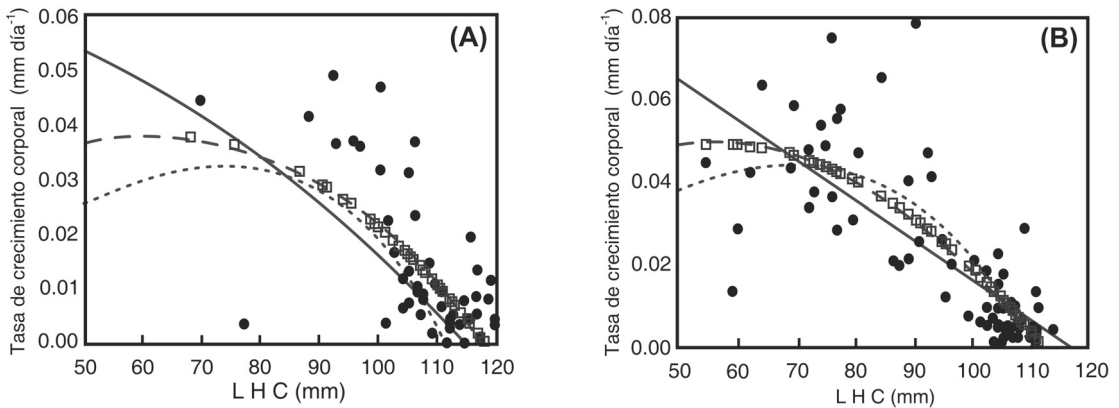


Fig. 2: (A) Tasas de crecimiento corporal observadas (círculos negros) como una función del tamaño corporal para los machos de esta especie de *Xenosaurus*. Los valores esperados (predichos) de las tasas de crecimiento de acuerdo con el modelo de crecimiento logístico por longitud se denotan por los cuadrados blancos. Las líneas representan la relación esperada entre tasas de crecimiento corporal y las tallas de los machos de acuerdo con los modelos de Von Bertalanffy (línea sólida), logístico por longitud (línea discontinua) y logístico por peso (línea punteada). (B) Tasas de crecimiento corporal observadas (círculos negros) como una función del tamaño corporal para las hembras de esta especie de *Xenosaurus*. Los valores esperados (predichos) de las tasas de crecimiento de acuerdo con el modelo de crecimiento logístico por longitud se denotan por los cuadrados blancos. Las líneas grises representan la relación esperada entre tasas de crecimiento corporal y las tallas de las hembras de acuerdo con los modelos de Von Bertalanffy (línea sólida), logístico por longitud (línea discontinua) y logístico por peso (línea punteada).

(A) Observed body growth rates (black circles) as a function of body length for males of this species of *Xenosaurus*. Expected (predicted) growth rates derived from the logistic-by-length growth model are depicted by white squares. Gray lines represent the expected relationship between body growth rates and the size of males according to the Von Bertalanffy model (solid line), the logistic-by-length model (discontinuous line), and the logistic-by-weight model (dotted line). (B) Observed body growth rates (black circles) as a function of body length for females of this species of *Xenosaurus*. Expected (predicted) growth rates derived from the logistic-by-length growth model are depicted by white squares. Lines represent the expected relationship between body growth rates and the size of females according to the Von Bertalanffy model (solid line), the logistic-by-length model (discontinuous line), and the logistic-by-weight model (dotted line).

aproximación sobre los patrones de crecimiento y edad a la madurez sexual de una especie no descrita de *Xenosaurus*. Nuestros resultados muestran un patrón de crecimiento similar a lo reportado para otras especies de lagartijas (Shine & Charnov 1992, Ortega-León et al. 2007, Kolarov et al. 2010), con crecimiento asintótico hasta alcanzar la madurez sexual y un posterior crecimiento continuo desacelerado, con una gran variación individual en las tasas de crecimiento y en las tallas que se alcanzan a edades específicas.

En esta especie de *Xenosaurus* no existen diferencias significativas entre sexos en el patrón de crecimiento (Figs. 3A y 3B). Este resultado es similar a lo que se ha observado en otras tres especies del género (*X. newmanorum* Taylor 1949, *X. grandis* King & Thompson y *X. platyceps* Martin), en las que tampoco se detectaron diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento corporal (Lemos-Espinal et al. 2003, Zúñiga-Vega et al. 2005, Rojas-González 2008). La falta de diferencias entre sexos en el patrón de crecimiento de todas estas especies es notable debido a que, con excepción de *X. grandis* King & Thompson, existe un marcado dimorfismo sexual por talla en el que las hembras son significativamente más grandes que los machos (Lemos-Espinal et al. 1997, Smith et al. 1997, Lemos-Espinal et

al. 2004). Diversos estudios han demostrado que las hembras y los machos de especies que exhiben dimorfismo sexual usualmente exhiben distintos patrones de crecimiento corporal, de tal manera que el sexo de tallas más grandes, crece más rápido que el sexo de tallas pequeñas (Andrews 1982, Shine 1989, Stamps 1993, Kolarov et al. 2010). Dado que las hembras de *Xenosaurus* sp. nov. son más grandes que los machos, aun cuando crecen a velocidades similares, es probable que la mortalidad sea más alta en los machos y que las hembras vivan más y, por lo tanto, alcancen tallas mayores (Lemos-Espinal et al. 2003).

En términos generales, las tasas de incremento corporal en esta especie de *Xenosaurus* (0.001 a 0.08 mm por día) son relativamente bajas y similares a lo reportado para otras especies del mismo género. Por ejemplo, las tasas de crecimiento corporal reportadas para *X. newmanorum* Taylor varían entre 0.002 y 0.04 mm por día (Lemos-Espinal et al. 2003), en *X. grandis* King & Thompson oscilan entre 0.004 y 0.05 mm por día (Zúñiga-Vega et al. 2005) y en *X. platyceps* Martin desde 0.008 hasta 0.07 mm por día (Rojas-González 2008). La similitud en las tasas de crecimiento corporal entre las especies de este género tiene dos explicaciones que no son mutuamente excluyentes. Por un lado, debido a que todas

TABLA 1

Modelos de crecimiento corporal utilizados en este trabajo. TCC son las tasas observadas de crecimiento corporal, L son las longitudes promedio a la cuales corresponden las tasas de crecimiento, A_1 es la longitud hocico-cloaca asintótica, r es el parámetro característico de crecimiento, y L_0 es la longitud al nacer. Los detalles de los modelos se encuentran en Dunham (1978) y Schoener & Schoener (1978).

Summary of the growth models used in this study. TCC are the observed body growth rates, L are the mean lengths that correspond to the observed growth rates, A_1 is the asymptotic body length, r is the characteristic growth parameter, and L_0 is size (length) at birth. Details of the models can be found in Dunham (1978) and Schoener & Schoener (1978).

	Modelos		
	Von Bertalanffy	Logístico por Longitud	Logístico por Peso
Ecuación diferencial	$TCC = A_1 r [1 - (L/A_1)]$	$TCC = Lr [1 - (L/A_1)]$	$TCC = (rL/3) [1 - (L^3/A_1^3)]$
Solución	$L = A_1(1 - be^{-rt})$	$L = A_1/(1 + be^{-rt})$	$L = [A_1^3/(1 + be^{-rt})]^{1/3}$
donde:	$b = (1 - L_0/A_1)$	$b = (A_1/L_0) - 1$	$b = (A_1^3/L_0^3) - 1$

estas especies del género *Xenosaurus* Peters son habitantes estrictas de grietas de roca y a que raramente salen por completo de sus grietas (Zamora-Abrego 2004, Zúñiga-Vega et al. 2007), sus oportunidades para termorregular de manera activa son prácticamente nulas (todas estas especies son termoconformistas, lo que implica que sus temperaturas corporales son iguales a las temperaturas de su microambiente; Lemos-Espinal et al. 1996, 1997, 1998). Estas restricciones térmicas impuestas por la alta especialización que estas lagartijas presentan hacia la ocupación de grietas de rocas, junto con una baja actividad y un bajo consumo de alimento, pueden estar generando un metabolismo muy bajo que se ve reflejado en crecimiento corporal relativamente lento (Adolph & Porter 1993). Otras especies de lagartijas que pertenecen a distintos géneros como *Xantusia* Baird 1859 y *Coleonyx* Gray 1845, que también están estrictamente asociadas a microambientes como la hojarasca en descomposición o grietas de rocas que les imponen restricciones térmicas, también exhiben bajo metabolismo y bajas tasas de crecimiento corporal (Mautz 1979, Dial &

Grismer 1992, Mautz & Nagy 2000). Por otro, el crecimiento corporal podría tener un origen histórico; es decir, todas las especies de *Xenosaurus* Peters pudieron haber heredado el mismo patrón de crecimiento corporal del ancestro común que dio origen a este género. Se requiere de futuras investigaciones dirigidas a determinar, en qué grado las tasas de crecimiento corporal de las especies de este género se encuentran adaptadas funcionalmente a su particular forma de vida, y en qué proporción estas están restringidas por efectos filogenéticos.

Edad a la madurez sexual

En esta especie de *Xenosaurus*, los machos alcanzan la madurez sexual un año antes que las hembras (24.0 y 37.2 meses, respectivamente). Este resultado es contrastante con lo que se ha reportado para otra especie del género, *X. grandis* King & Thompson, en la que la diferencia entre machos y hembras en la edad a la madurez es de tan solo cuatro meses (28 y 32 meses, respectivamente; Zúñiga-Vega et al. 2005). Las hembras de *Xenosaurus* sp.

TABLA 2

Medidas de ajuste y parámetros estimados a partir de los tres modelos de crecimiento corporal que fueron utilizados. Los resultados se muestran por separado para cada sexo. R² es el coeficiente de determinación, CMR es el cuadrado medio residual, A₁ es el tamaño corporal asintótico, r es el parámetro característico de crecimiento y n es el tamaño de muestra. A₁ y r se muestran con sus errores estándar (EE).

Measures of fit and estimated parameters from the three body growth models that were used. Results are shown separately for each sex. R² is the coefficient of determination, CMR is the residual mean square, A₁ is the asymptotic body size, r is the characteristic growth parameter, and n is simple size. A₁ and r are shown with their standard errors (EE).

Modelos	R ²	CMR	A ₁ (mm ± EE)	r (mm día ⁻¹ ± EE)
Hembras (n = 73)				
Von Bertalanffy	0.5633	0.000184	117.58 ± 2.91	0.0010 ± 0.0001
Logístico por longitud	0.6316	0.000155	112.266 ± 1.37	0.0017 ± 0.000118
Logístico por peso	0.6342	0.000154	110.55 ± 0.93	0.0025 ± 0.000151
Machos (n = 48)				
Von Bertalanffy	0.4065	0.000119	112.30 ± 3.54	0.0009 ± 0.000154
Logístico por longitud	0.4385	0.000112	108.19 ± 1.99	0.0014 ± 0.000183
Logístico por peso	0.4169	0.000117	106.95 ± 1.54	0.0018 ± 0.000218

nov. tienen también un mayor tamaño en la madurez sexual (92 mm LHC), con respecto a los machos (80 mm LHC; Zamora-Abrego 2004, Zamora-Abrego et al. 2007). Dos procesos pueden explicar estas marcadas diferencias entre sexos en la talla y edad a la madurez. En primer lugar, las hembras podrían retrasar la madurez sexual para continuar destinando energía al crecimiento y así aumentar al máximo su tamaño reproductivo (Stewart 1985, Ashton 2005, Kolarov et al. 2010). De esta forma serían capaces de producir más crías o crías de mayor tamaño (el tamaño al nacer en esta especie es de 51.6 mm de

LHC, lo que representa el 48 % del tamaño promedio de las hembras adultas; Zamora-Abrego et al. 2007). Dado que la fecundidad parece ser dependiente del tamaño corporal, la estrategia de las hembras sería invertir más energía en el crecimiento corporal en lugar de la reproducción precoz, con un costo asociado en el retraso a la madurez sexual, que se vería reflejado en una disminución en la probabilidad de que una lagartija sobreviva y se reproduzca. No obstante, la madurez tardía a tamaños relativamente más grandes, se vería favorecida por la selección natural, si el beneficio de incrementar la fecundidad es mayor que el aumento de los costos de reducir la supervivencia hasta la madurez sexual (Bauwens 1999, Galán 1999, Castilla & Bauwens 2000).

En segundo lugar, para los machos adelantar la madurez sexual podría ser la estrategia más favorable. La madurez temprana disminuye el riesgo de morir antes de haber alcanzado un primer evento reproductivo, simplemente porque el tiempo transcurrido entre el nacimiento y la madurez es menor (Roff 1992, Haenel & John-Alder 2002). Además, las crías de esta especie nacen durante el periodo de lluvias en el verano (junio-septiembre;

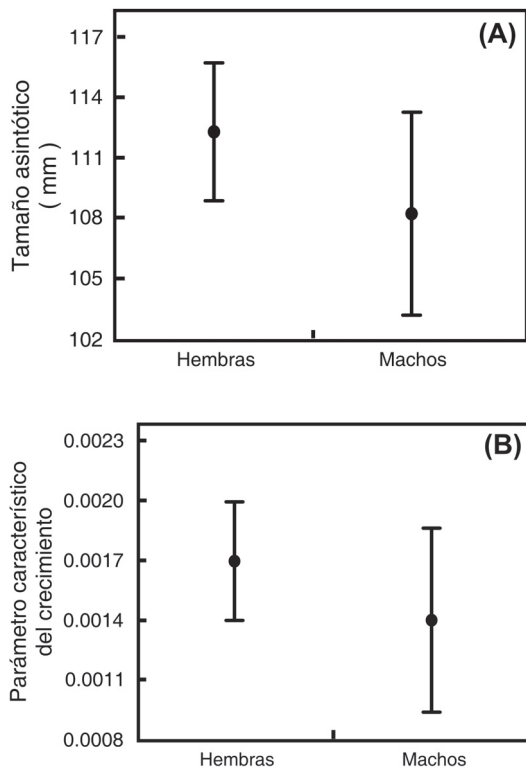


Fig. 3: (A) Comparación entre machos y hembras del tamaño asintótico (A_1) estimado a través del modelo de crecimiento logístico por longitud. Se muestran los intervalos de confianza del 95 %. (B) Comparación entre machos y hembras del parámetro característico de crecimiento (r) estimado a través del modelo de crecimiento logístico por longitud. Se muestran los intervalos de confianza del 95 %.

(A) Comparison between males and females of the asymptotic length (A_1) estimated through the logistic-by-length growth model 95 % confidence intervals are shown. (B) Comparison between males and females of the characteristic growth parameter (r) estimated through the logistic-by-length growth model 95 % confidence intervals are shown.

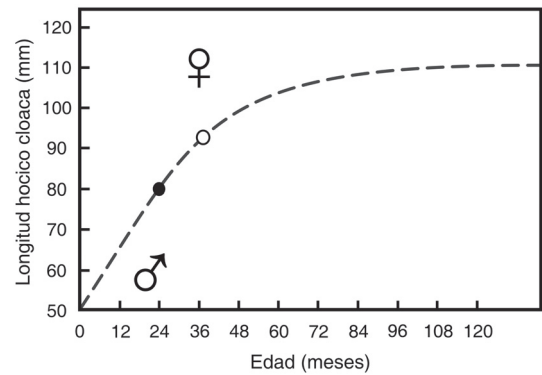


Fig. 4: Curva de crecimiento para ambos sexos de *Xenosaurus* sp. nov. estimada a partir del modelo de crecimiento logístico por longitud. El círculo negro representa la edad estimada a la que alcanzan la madurez sexual los machos y el círculo blanco la edad estimada a la que alcanzan la madurez sexual las hembras.

Growth curve for both sexes of *Xenosaurus* sp. nov. estimated through the logistic-by-length growth model. The black circle represents estimated age at maturity for males and the white circle represents estimated age at maturity for females.

Zamora-Abrego et al. 2007), mientras que los apareamientos parecen ocurrir en el otoño (octubre-noviembre; Zamora-Abrego 2004). Por lo tanto, un macho que nazca en agosto de 2001, alcanza la madurez dos años después, en agosto de 2004 con lo que se encuentra listo para aparearse un par de meses después en octubre de ese mismo año 2004. Un pequeño retraso en la edad a la madurez para este macho (por ejemplo de tres o cuatro meses) le implicaría perder la oportunidad de aparearse en los meses de octubre y noviembre de 2004, y tendría que sobrevivir durante casi un año más, hasta octubre de 2005, para llegar a su primer intento de reproducirse.

En organismos con crecimiento indeterminado, como los reptiles escamados, los individuos deben decidir entre la asignación de energía para el crecimiento, la reproducción, o alguna combinación de ambas (Olsson & Shine 1996, Stanford & King 2004, Shine 2005), pues a diferencia de las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, las características de historia de vida, como la tasa de crecimiento y la edad de madurez sexual, han coevolucionado para maximizar la adecuación biológica de los organismos (Adolph & Porter 1996, Rúa & Galán 2003, Van Dooren et al. 2005). En este sentido, varios estudios sobre la variación en las características de historia de vida y su importancia relativa para la persistencia de las poblaciones (Ortega-León et al. 2007, Zúñiga-Vega et al. 2007, Pike et al. 2008), han demostrado que la supervivencia de los jóvenes y la edad a la madurez sexual (la cual está determinada por el tamaño corporal y la tasa de crecimiento), son los caracteres de historia de vida más importantes que determinan la adecuación biológica de las especies con ciclos de vida similares a los de especies del género *Xenosaurus* Peters, como *Neoseps reynoldsi* Stejneger 1910 (Ashton 2005), *Egernia inornata* (Rosén 1905), *E. slateri* (Storr 1968), *E. kintorei* (Stirling & Zietz 1893), *E. multiscutata* (Mitchell & Behrndt 1949) (Chapple 2003) y *Dinarolacerta mosorensis* Kolombatovic 1886 (Kolarov et al. 2010); todas ellas especies de hábitos saxícolas.

Crecimiento corporal entre años y estaciones

No se detectó variación temporal en las tasas de crecimiento corporal en estas lagartijas.

En ambos sexos, la velocidad de crecimiento fue similar tanto en los años estudiados, como entre las estaciones (húmeda y seca). Estos resultados son interesantes, ya que en *Xenosaurus newmanorum* Taylor y *X. grandis* King & Thompson se reportaron mayores tasas de crecimiento durante los meses húmedos en comparación con los meses más secos (Lemos-Espinal et al. 2003, Zúñiga-Vega et al. 2005); e incluso en *X. newmanorum* Taylor se ha observado crecimiento más acelerado en años relativamente más húmedos con respecto a años más secos (Lemos-Espinal et al. 2003). Estos resultados sugieren que la precipitación (posiblemente asociada a la disponibilidad de alimento) juega un papel muy importante en el crecimiento de estas especies. En el caso de esta especie de *Xenosaurus*, existen dos explicaciones tentativas para esta falta de variación temporal en el crecimiento corporal. La primera es que la variabilidad ambiental de la región en la que habita esta especie no es tan drástica ni entre años ni entre estaciones (Fig. 1), como para provocar menos crecimiento corporal (i.e., en todos los años estudiados la disponibilidad de alimento y las temperaturas ambientales podrían haber sido relativamente similares). Asumiendo que la disponibilidad de alimento (i.e., abundancia y riqueza de insectos) debería ser mucho mayor durante el periodo de mayor precipitación, se esperaría observar un aumento en las tasas de crecimiento corporal durante el periodo que va de julio a octubre, como se ha reportado para otras especies del género (Lemos-Espinal et al. 2003, Zúñiga-Vega et al. 2005). Sin embargo, es importante resaltar que tanto *X. newmanorum* Taylor y *X. grandis* King & Thompson son especies que habitan en bosques tropicales perennifolios a menor altitud y con estacionalidad mucho más marcada y, en consecuencia, podrían ser mucho más dependientes de las condiciones ambientales. Por lo tanto, podríamos sugerir, que a diferencia de las localidades en las que habitan estas dos especies, en nuestra zona de estudio la falta de estacionalidad marcada entre estaciones en disponibilidad de alimento y temperatura no genera diferencias en la capacidad de crecer de *Xenosaurus* sp. nov.

La segunda explicación es que la velocidad de crecimiento corporal está determinada primordialmente por factores genéticos

(Sinervo 1990, Niewiarowski & Roosenburg 1993, Haenel & John-Alder 2002), de tal forma que la norma de reacción del crecimiento corporal de esta especie ha evolucionado para responder a presiones de selección específicas del lugar donde habitan, y el componente ambiental no tiene un efecto que pueda ser detectado estadísticamente. Sin embargo, en este trabajo no fue posible evaluar el componente genético. Recientemente, Rojas-González (2008) comparó las tasas de crecimiento corporal entre dos diferentes poblaciones (templada y tropical) de *Xenosaurus platyceps* Martin, y encontró que las lagartijas del ambiente tropical crecen más rápido que las lagartijas del ambiente templado. Posteriormente, este autor diseñó un experimento de jardín común para estimar los efectos relativos de las posibles fuentes ambientales de variación (i.e., la disponibilidad de alimento y la temperatura), y la posibilidad de que existiesen fuentes de variación genéticas específicas de cada población. Aunque la evidencia no fue contundente con respecto a la variación atribuible a características genéticas específicas, propuso que la variación geográfica en el crecimiento corporal de *X. platyceps* Martin es causada por una compleja combinación de fuentes ambientales y genéticas que experimenta cada población, lo cual también podría estar ocurriendo con esta especie aún no descrita de *Xenosaurus*. En reptiles escamados existe evidencia que indica que los atributos de historia de vida, como la tasa de crecimiento corporal, presentan plasticidad fenotípica (Seigel & Ford 1991, Gauthier & Lesbarrères 2010), de forma tal que la variación geográfica entre poblaciones no refleja necesariamente diferencias genéticas (Buckley et al. 2010). Particularmente se ha observado que las tasas de crecimiento corporal que presentan las lagartijas pueden ser muy variables, respondiendo principalmente a factores como la temperatura y la disponibilidad de alimento (Ballinger & Congdon 1980, Grant & Dunham 1990, Adolph & Porter 1996), y en últimos términos a factores genéticos (Sinervo 1990, Bronikowski 2000, Haenel & John-Alder 2002, Caley & Schwarzkopf 2004). Mediante experimentos de jardín común y trasplante recíproco con estas lagartijas, se podría distinguir la cantidad de variación fenotípica en la velocidad de crecimiento corporal que está

determinada genéticamente, de aquella que se ve afectada por factores ambientales (Smith et al. 1994, Ballinger et al. 1996, Bronikowski 2000).

Finalmente, examinar las estrategias de crecimiento de cualquier organismo es de vital importancia para entender la evolución de la edad y el tamaño a la madurez sexual (Sinervo & Adolph 1989, Niewiarowski & Roosenburg 1993, Caley & Schwarzkopf 2004). Sin embargo, todavía existe un vacío de información empírica básica que permita hacer estimaciones cuantitativas de cómo la adecuación biológica depende del tamaño corporal, de las tasas iniciales de crecimiento (i.e., de crías o jóvenes) y del tiempo de desarrollo, bajo diferentes escenarios ecológicos o genéticos (Abrams et al. 1996, Leimar 1996, Blanckenhorn 2000). Desafortunadamente, estas estimaciones todavía son difíciles de obtener, además de la presencia de una fuerte variación de las mismas entre los organismos. No obstante, la combinación cuidadosa de trabajos de campo y de experimentos de laboratorio (i.e., jardín común) podrían generar estimaciones adecuadas y precisas de los diferentes patrones de crecimiento, aumentando así el poder predictivo de los modelos de la edad y tamaño óptimos a la madurez sexual y, por lo tanto, generando un mejor entendimiento de la evolución de las estrategias de desarrollo y de historias de vida de estas especies del género *Xenosaurus* Peters.

AGRADECIMIENTOS: Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-México) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el apoyo financiero para la realización de los estudios de posgrado que condujeron a este trabajo. Asimismo, a los proyectos IN200102-PAPIIT, IN216199-PAPIIT y 40797-Q-CONACYT, que financiaron el trabajo de campo de esta investigación. También queremos agradecer a J. A. Lemos-Espinal y R. I. Rojas-González, que estuvieron colaborando con nosotros en los estudios ecológicos de esta nueva especie. El trabajo de campo se llevó a cabo bajo el número de permiso 04555 de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT-México).

LITERATURA CITADA

- ABRAMS PA, O LEIMAR, S NYLIN & C WIKLUND (1996) The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *American Naturalist* 147: 381-395.
- ADOLPH SC & WP PORTER (1993) Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.

- ADOLPH SC & WP PORTER (1996) Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- AMERICAN SOCIETY OF ICHTHYOLOGISTS AND HERPETOLOGISTS (2004) Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research. Second Edition. 43 pp. (on line) URL: <http://www.asih.org/files/hacc-final.pdf> (accedido Octubre 7, 2005)
- ANDREWS RM (1982) Patterns of growth in reptiles. In: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia: Volume 13: Physiology*: 272-320. Academic Press, New York, USA.
- ANGILLETTA MJ Jr, TD STEURY & MW SEARS (2004) Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.
- ASHTON KG (2005) Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* 39: 389-395.
- BAIRD SF (1859) Description of a new genera and species of North American lizards in the museum of the Smithsonian Institution. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 1858: 253-256.
- BALLINGER RE & D CONGDON (1980) Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980: 921-923.
- BALLINGER RE, JA LEMOS-ESPINAL, S SANOJA-SARABIA & NR COADY (1995) Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapan, Veracruz, México. *Biotropica* 27: 128-132.
- BALLINGER RE, GR SMITH & JW NIETFELDT (1996) Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarovi*: An experimental evaluation. *Southwestern Naturalist* 41: 179-182.
- BAUWENS D (1999) Life-history variations in lacertid lizards. *Natura Croatica* 8: 239-252.
- BLACKBURN TM (1991) Evidence for a "fast-slow" continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5: 65-74.
- BLANCKENHORN WU (2000) The evolution of body size: what keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology* 75: 385-407.
- BRONIKOWSKI AM (2000) Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 54: 1760-1767.
- BUCKLEY CR, DJ IRSCHICK & SC ADOLPH (2010) The contributions of evolutionary divergence and phenotypic plasticity to geographic variation in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 84-98.
- CALEY MJ & L SCHWARZKOPF (2004) Complex growth rate evolution in a latitudinally widespread species. *Evolution* 58: 862-869.
- CASTILLA AM & D BAUWENS (2000) Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Podarcis atrata*. *Copeia* 2000: 748-756.
- CHAPPLE DG (2003) Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Ergenia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs* 17: 145-180.
- CHARNOV EL (1990) On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 139-144.
- DIAL BE & LL GRISMER (1992) A phylogenetic analysis of physiological-ecological character evolution in the lizard genus *Coleonyx* and its implications for historical biogeographic reconstruction. *Systematic Biology* 41: 178-195.
- DUNHAM AE (1978) Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- GALÁN P (1999) Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in Northwest Spain. *Journal of Zoology* 249: 203-218.
- GARCÍA E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Primera edición. Offset Larios, México.
- GAUTHIER C & D LESBARRÈRES (2010) Growth rate variation in captive species: The case of leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Herpetological Conservation and Biology* 5: 449-455.
- GRANT BW & AE DUNHAM (1990) Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- GRAY JE (1845) Description of a new genus of night lizards from Belize. *Annals and Magazine of Natural History (London)* 16: 162-163.
- HAENEL GJ & HB JOHN-ALDER (2002) Experimental and demographic analyses of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulatus*. *Oikos* 96: 70-81.
- KING W & FG THOMPSON (1968) A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus*. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences Series (United States)* 12: 93-123.
- KOLAROV TN, K LJUBISAVLJEVI, L POLOVI, G DŽUKI & ML KALEZI (2010) The body size, age structure and growth pattern of the endemic Balkan mosor rock lizard (*Dinarolacerta mosorensis* Kolombatovi, 1886). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 56: 55-71.
- KOLOMBATOVIC J (1886) Imenik kraljesnjaka Dalmacije. II. dio: Dvoživci, gmazovi i ribe. *God. izv. Velike realke u Splitu* 1885/86 (Split): 1-20.
- KRATOCHVÍL L & D FRYNTA (2003) Production growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): Accordance between growth and metabolic rates. *Folia Zoologica* 52: 317-322.
- LEIMAR O (1996) Life history plasticity: Influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly. *Oikos* 76: 228-234.
- LEMOS-ESPINAL JA, GR SMITH & RE BALLINGER (1996) Natural history of the mexican knob-scaled lizard, *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetological Natural History (United States)* 4:151-154.
- LEMOS-ESPINAL JA, GR SMITH & RE BALLINGER (1997) Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice-dwelling lizard from Tamaulipas, México. *Herpetological Natural History* 5: 181-186.
- LEMOS-ESPINAL JA, GR SMITH & RE BALLINGER (1998) Thermal ecology of the crevice-dwelling lizard, *Xenosaurus newmanorum*. *Journal of Herpetology* 32:141-144.
- LEMOS-ESPINAL JA, GR SMITH & RE BALLINGER (2003) Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35: 240-249.
- LEMOS-ESPINAL JA, GR SMITH & RE BALLINGER (2004) Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* 25: 204-210.

- LEMOS-ESPINAL JA, RI ROJAS-GONZÁLEZ & JJ ZÚÑIGA-VEGA (2005) Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Primera edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MARTIN PS (1955) Herpetological records from the Gomez Farias region, Tamaulipas, México. *Copeia* 1955: 173-180.
- MAUTZ WJ (1979) The metabolism of reclusive lizards, the Xantusiidae. *Copeia* 1979: 577-584.
- MAUTZ WJ & KA NAGY (2000) Xantusiid lizards have low energy, water, and food requirements. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 480-487.
- MITCHELL FJ & AC BEHRNDT (1949) Fauna and flora of the Greenly Islands. Part 1. Introductory narrative and vertebrate fauna. (Reptiles: 175-178). Records of the South Australian Museum (Australia) 9: 167-179.
- NIETO-MONTES DE OCA A, JA CAMPBELL & O FLORES-VILLELA (2001) A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Sierra Madre del sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 57: 32-47.
- NIEWIAROWSKI PH & W ROOSENBERG (1993) Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* 74: 1992-2002.
- NIEWIAROWSKI PH, MJ ANGILETTA JR & AD LEACHE (2004) Phylogenetic comparative analysis of life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: An example and prognosis. *Evolution* 58: 619-633.
- OLIVERA-TLAHUEL C (2010) El efecto de la ectomización de falanges sobre la supervivencia de especies de lagartijas con diferentes hábitos. Tesis de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- OLSSON MM & R SHINE (1996) How and why does reproductive success increase with age? A case study using sand lizards (*Lacerta agilis*). *Oecologia* 105: 175-178.
- ORTEGA-LEÓN AM, ER SMITH, JJ ZÚÑIGA-VEGA & FR MENDEZ-DE LA CRUZ (2007) Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67: 492-502.
- PÉREZ-RAMOS E, L SALDAÑA DE LA RIVA & JA CAMPBELL (2000) A new allopatric species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, México. *Herpetologica* 56: 500-506.
- PETERS WCH (1861) Eine neue Gattung von Eidechsen, *Xenosaurus fasciatus* aus Mexico. *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu (Berlin)* 1861: 453-454.
- PIKE DA, L PIZZATTO, BA PIKE, & R SHINE (2008) Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* 89: 607-611.
- PROMISLOW DEL & PH HARVEY (1990) Living fast and dying young: A comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220: 417-437.
- ROFF DA (1992). The evolution of life histories: Theory and analysis. First Edition. Chapman and Hall, New York, USA.
- ROJAS-GONZÁLEZ RI (2008) Demografía comparada e historia de vida de la lagartija de cabeza plana *Xenosaurus platyceps* (King y Thompson 1968) en Tamaulipas, México. PhD Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México.
- ROJAS-GONZÁLEZ RI, CP JONES, JJ ZÚÑIGA-VEGA & JA LEMOS-ESPINAL. (2008) Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): A comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* 29: 245-256.
- ROSÉN N (1905) List of the lizards in the Zoological Museum of Lund, with description of new species. *Annals and Magazine of Natural History (London)* 16: 129-142.
- RÚA M & P GALÁN (2003) Reproductive characteristics of a lowland population of an alpine lizard: *Lacerta monticola* (Squamata, Lacertidae) in north-west Spain. *Animal Biology* 53: 347-366.
- RZEDOWSKI J (2006) Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- SÆTHER BE & Ø BAKKE (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- SCHOENER TW & A SCHOENER (1978) Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978: 390-405.
- SEIGEL RA & NF FORD (1991) Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica* 47: 301-307.
- SHINE R (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419-433.
- SHINE R (2005) Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 23-46.
- SHINE R & EL CHARNOV (1992) Patterns of survival, growth and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist* 139: 1257-1269.
- SINERVO B (1990) The evolution of maternal investment in lizards: An experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution* 44: 279-294.
- SINERVO B & SC ADOLPH (1989) Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: Environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia* 78: 411-419.
- SINERVO B & SC ADOLPH (1994) Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75: 776-790.
- SMITH GR & RE BALLINGER (2001) The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: A review. *Contemporary Herpetology (United States)* 2001: 1-13.
- SMITH GR, RE BALLINGER & JW NIETFELDT (1994) Elevational variation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: An experimental evaluation. *Functional Ecology* 8: 215-218.
- SMITH GR, JA LEMOS-ESPINAL & RE BALLINGER (1997) Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Herpetologica* 53: 200-205.
- STAMPS JA (1993) Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 123-145.
- STANFORD KM & RB KING (2004) Growth, survival, and reproduction in a Northern Illinois population of the plains gartersnake, *Thamnophis radix*. *Copeia* 2004: 465-478.

- STEARNS SC (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, New York, USA.
- STEJNEGER L (1910) A new genus and species of lizards from Florida. Proceeding of the United States National Museum 39: 33-35.
- STEWART JR (1985) Growth and survivorship in a California population of *Gerrhonotus coeruleus*, with comments on intraspecific variation in adult female size. American Midland Naturalist 113: 30-44.
- STIRLING EC & A ZIETZ (1893) Scientific results of the Elder Exploring Expedition. Vertebrata. Reptilia. Transactions of the Royal Society of South Australia 16: 154-176.
- STORR GM (1968) Revision of the *Egernia whitei* species-group (Lacertilia: Scincidae). Journal of the Royal Society of Western Australia 51: 51-62.
- TAYLOR EH (1949) A preliminary account of the herpetology of the state of San Luis Potosi, Mexico. University of Kansas Science Bulletin (United States) 33: 169-215.
- VAN DOOREN TMJ, T TULLY & R FERRIÉRE (2005) The analysis of reaction norms for age and size at maturity using maturation rate models. Evolution 59: 500-506.
- VON BERTALANFFY L (1951) Metabolic types and growth types. American Naturalist 85: 111-117.
- VON BERTALANFFY L (1957) Quantitative laws in metabolism and growth. Quarterly Review of Biology 32: 217-231.
- WAPSTRA E, R SWAIN & JM O'REILLY (2001) Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. Copeia 2001: 646-655.
- WEBB JK, BW BROOK & R SHINE (2003) Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from south-eastern Australia. Austral Ecology 28: 601-610.
- ZAMORA-ABREGO JG (2004) Historia natural, biología reproductiva, hábitos alimentarios y área de actividad de una población de *Xenosaurus platyceps*, al Noreste del Estado de Querétaro, México. Tesis de Magister, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México.
- ZAMORA-ABREGO JG (2009) Filogenia molecular de las lagartijas del género *Xenosaurus* (Xenosauridae) y evolución de sus características de historias de vida. PhD Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- ZAMORA-ABREGO JG, JJ ZÚÑIGA-VEGA & A NIETO-MONTES DE OCA (2007) Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. Journal of Herpetology 41: 630-637.
- ZAMORA-ABREGO JG, Y-M CHANG, JJ ZÚÑIGA-VEGA, A NIETO-MONTES DE OCA & JB JOHNSON (2010) Demography of a knob-scaled lizard in northeastern Querétaro, México. Herpetologica 66: 39-51.
- ZAMUDIO RS, J RZEDOWSKI, E CARRANZA & GC DE RZEDOWSKI (1992) La Vegetación del Estado de Querétaro. Panorama preliminar. Instituto de Ecología, A. C. CONCYTEQ Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- ZÚÑIGA-VEGA JJ, RI ROJAS-GONZÁLEZ, JA LEMOS-ESPINAL & ME PÉREZ-TREJO (2005) Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. Journal of Herpetology 39: 433-443.
- ZÚÑIGA-VEGA JJ, T VALVERDE, RI ROJAS-GONZÁLEZ & JA LEMOS-ESPINAL (2007) Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. Copeia 2007: 324-335.

Responsabilidad editorial: Pablo Sabat

Recibido el 1 de febrero de 2012; aceptado el 13 de septiembre de 2012

