

Cambio estacional en la coloración dorsal de la lagartija *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae)

Oswaldo Hernández-Gallegos & Hublester Domínguez-Vega

Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100, Toluca Centro, Estado de México, México, C. P. 50000; ohg@uaemex.mx, hdvar83@yahoo.com.mx

Recibido 04-II-2011. Corregido 08-VI-2011. Aceptado 07-VII-2011.

Abstract: Seasonal changes in the dorsal coloration in the lizard *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). Color and color patterns in animals are important characteristics that bring protection, by dampening the ability of predators that depend on their sight to detect their preys. In lizards, the dorsal coloration plays a key role in communication of intraspecific signals such as social cues. In this study, we evaluated the seasonal changes in the dorsal coloration of the wide foraging lizard *A. costata costata*, in Tonatico, State of Mexico, Mexico. The seasonal evaluation included: the rainy season from mid June to mid September (can also include the end of May to early October); and the dry season for the rest of the year. The dorsal coloration of *A. costata costata* and their microhabitats were evaluated by contrasting the color pattern with an identification guide and the control colors of Pantone®, during 11 samplings carried out from February-October 2007. Individual lizard analysis recorded snout-vent length, sex and stage (juveniles and adults). Besides, all animals were marked by toe-clipping, allowing to distinguish dorsal coloration between seasons, sex and stage. A total of 95 lizards were analyzed (53 and 42 for the dry and rainy seasons respectively). We found that the dorsal coloration in *A. costata costata* varies seasonally and with microhabitats: during the dry season individuals show a brown coloration whereas during the rainy season becomes greener, as the background dominant vegetation color. The results of the present study suggest that: 1) the variation in dorsal coloration in *A. costata costata* plays an important role in the survival (by cryptic camouflage) of this widely foraging species; 2) the changes in the dorsal coloration of *A. costata costata* are individually expressed traits, since the coloration of the same lizard is either brown or green depending on the season; and 3) the cryptic functions of the dorsal coloration in widely foraging species have been largely underestimated. We discuss the possible influence of the changes in coloration in an habitat that changes drastically between both dry and rainy seasons. *Rev. Biol. Trop.* 60 (1): 405-412. Epub 2012 March 01.

Key words: Squamata, Teiidae, *Aspidoscelis costata costata*, reptilian coloration.

La intensa depredación en lagartijas ha promovido una amplia diversidad de mecanismos para contrarrestar sus efectos. La cripsis y la coloración disruptiva constituyen dos de los mecanismos principales que disminuyen el riesgo de detección. En la cripsis, los colores del cuerpo de un animal coinciden con partes aleatorias del sustrato, dificultando el reconocimiento entre un individuo y su ambiente (Zug *et al.* 2001, Cuthill *et al.* 2005, Merilaita & Lind 2005). Este mecanismo aparentemente está influenciado por la selección natural y

constituye la primera línea de defensa debido a su bajo costo energético (Pough *et al.* 1998, Zug *et al.* 2001, Martín 2002, Pianka & Vitt 2003, Stuart-Fox *et al.* 2004). En la coloración disruptiva, colores contrastantes en la periferia del animal, interrumpen su línea exterior dificultando el reconocimiento de su forma (Zug *et al.* 2001, Cuthill *et al.* 2005, Merilaita & Lind 2005).

El cambio de color es una respuesta flexible, que ha recibido relativamente escasa atención por la dificultad que presenta para

cuantificarse. Sin embargo, éste puede ser un mecanismo particularmente efectivo, ya que permite a los animales alterar su apariencia en respuesta a condiciones ambientales cambiantes (Cooper & Greenberg 1992, Stuart-Fox *et al.* 2006) o por la influencia de depredadores potenciales (Macedonia *et al.* 2000, Cooper & Greenberg 1992). Además, existen otras funciones de la coloración en los reptiles además de la crípsis, como la comunicación intrasexual (Martín & Forsman 1998, Aragón 2001) e intersexual (Galán 2000), así como funciones relacionadas con el estadio de desarrollo (Creer 2005). Por otra parte, el tipo de forrajeo empleado por un animal, también está relacionado con sus presas y sus depredadores (Huey & Pianka 1981). Las lagartijas del género *Aspidoscelis* están clasificadas como especies de amplio forrajeo. Esto indica que los individuos buscan activamente a sus presas y cuentan con huidas rápidas como principal mecanismo de protección contra sus depredadores (Schall & Pianka 1980, Wright & Vitt 1993).

El análisis de los patrones de coloración dorsal en el género *Aspidoscelis* se utilizó inicialmente para resolver problemas taxonómicos (Duellman & Zweifel 1962, Zweifel 1965, Taylor & Caraveo 2003), y recientemente se han registrado aspectos ecológicos (Rosenblum 2005). La función de crípsis que desempeña la coloración dorsal en el género *Aspidoscelis*, no ha sido analizada a fondo debido probablemente a su modo de forrajeo. Sin embargo, aun cuando probablemente la crípsis no sea el principal mecanismo de protección, puede ser una forma de maximizar su supervivencia al reducir el riesgo de detección o disminuir los gastos de energía necesarios al realizar huidas rápidas. En el presente estudio se analizó el cambio estacional en la coloración dorsal y en la coloración de los microambientes de *Aspidoscelis costata costata* Cope 1878.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La zona de estudio se encuentra en el kilómetro diez de la carretera 55 (18°45' N - 99°37' O), en la localidad

llamada El Zapote dentro del municipio de Tonalico, Estado de México, México, a una altitud entre 1 500 y 1 600m. El clima es semi-cálido húmedo. La época lluviosa se presenta de mediados de junio a mediados de septiembre, con variación interanual que va de final de mayo a inicio de octubre. Durante el estudio, las estaciones de sequía y de lluvia se separaron por la primera lluvia abundante que se presentó el 21 de mayo 2007 (ver adelante los muestreos realizados). La vegetación es selva baja caducifolia con vegetación secundaria arbustiva y áreas agrícolas de temporal (Vázquez 1999).

Muestreos e información registrada: De febrero-octubre 2007 se realizaron 11 muestreos de dos días cada uno: I y II en febrero, III y IV en marzo, V y VI en abril, VII y VIII en mayo, IX en junio, X en agosto y XI en octubre. Durante cada muestreo se recorrió un área total de 10 000m²; las lagartijas encontradas fueron capturadas con una malla de alambre y se marcaron por ectomización de falanges. De cada lagartija se registraron los siguientes datos: longitud hocico-cloaca (LHC), sexo (por la presencia de escamas post-cloacales agrandadas en los machos, según Ashton 2003), estadio de desarrollo (crías 29-45mm de LHC, hembras jóvenes 46-67mm de LHC, machos jóvenes 46-75mm de LHC, hembras adultas 68-110mm de LHC y machos adultos 76-128mm de LHC, según Hernández-Hernández 2010), coloración dorsal y coloración del sustrato donde se encontró la lagartija. Después de tomar los datos, las lagartijas fueron liberadas en el mismo sitio de captura.

Asignación de la coloración dorsal y coloración del sustrato: Con base en el método descrito por Galán (2000), se asignó la coloración dorsal y la coloración del sustrato de acuerdo con la guía de control de identificación de color Pantone® 2005. Las mediciones de color fueron realizadas con el mismo ángulo de observación (90°) y a la sombra, para disminuir la heterogeneidad de las condiciones de luminosidad. Cada lagartija se tomó en la mano, junto con la guía de identificación de

colores, perpendicular al observador al nivel de la cintura a una distancia de 30cm, para que el observador pudiera apreciar la mayor parte de la superficie dorsal de la lagartija y se registró el color de la guía Pantone® que coincidía con la parte dorsal de la lagartija.

Se consideró como el sustrato a la cubierta vegetal (viva o muerta) existente sobre el suelo. Para la valoración de la coloración del sustrato, se utilizó el sitio donde la lagartija fue observada y se midió a una distancia de 30cm. Para tener las mismas condiciones de iluminación entre los distintos sitios y con las lagartijas, se colocó un objeto para crear una sombra sobre el sitio a medir, en los lugares en los que esto fue necesario. Para registrar la coloración se colocó la guía junto al sustrato y se asignó el color que coincidiera. Todas las valoraciones fueron hechas por la misma persona.

Los datos de coloración dorsal, se analizaron con una prueba de X^2 , para identificar la dependencia-independencia de la coloración de las lagartijas (todas las categorías de color identificadas) respecto a las estaciones, el sexo y el estadio de desarrollo. La dependencia de la coloración del sustrato y la estación se analizó con una prueba de X^2 por estación. Algunas lagartijas fueron observadas en sitios en los cuales el sustrato estaba desprovisto de vegetación. Estos datos no se incluyeron en los análisis, pero se calculó la probabilidad de presencia de las lagartijas en los microhábitats de ese tipo, mediante una división del total de lagartijas capturadas entre la frecuencia de observación en este tipo de sustratos.

RESULTADOS

Durante los 11 muestreos realizados (siete en sequía y cuatro en lluvias) se capturaron 117 lagartijas (64 en sequía y 53 en lluvias). Cabe señalar que solo se utilizaron 95 de ellas (53 en sequía y 42 en lluvias) debido a que no se consideraron las recapturas ($n=19$, 11 en sequía y ocho en lluvias) para tener datos independientes y las crías por ser una muestra pequeña ($n=3$ capturadas). Es importante señalar que las recapturas permitieron valorar el cambio

de coloración en el mismo individuo a través del tiempo.

Los resultados indicaron dos grupos principales de individuos de acuerdo a su coloración dorsal que se les asignaron valores en términos de la guía Pantone®: individuos pardos (463 C-466 C) e individuos verdes (362 C-364 C, 368 C, 377 C y 378 C). También se observaron cambios de tonalidad dentro de ambas categorías. Estos cambios de tonalidad forman otras dos subcategorías: pardo claro (450 C-457 C) y verde claro (383 C y 374 C).

Variación estacional en la coloración dorsal: Los análisis revelaron que la coloración dorsal de las lagartijas es dependiente de la estación ($X^2=144.61$, $gl=1$, $p=6.02 \times 10^{-15}$). Las lagartijas que se encontraron en la estación de sequía presentaron una coloración dorsal parda, mientras que las capturadas en la época lluviosa presentaron, en su mayoría, una coloración dorsal verde (Fig. 1A). Los colores claros se encontraron en el periodo final de la estación de sequía (pardo claro) y al principio de la estación lluviosa (verde claro), así como al finalizar la estación lluviosa.

De la misma forma que la coloración dorsal de los individuos, la coloración del sustrato depende de la estación ($X^2=40.96$, $gl=1$, $p=1.20 \times 10^{-12}$). El sustrato presente en la estación de sequía fue de color pardo, mientras que el de la estación lluviosa fue predominantemente de color verde (Fig. 1B). Con base en los resultados del cambio estacional de la coloración en las lagartijas y el sustrato, se infiere que las lagartijas presentan una coloración dorsal que coincide con el sustrato en el que se encuentran en las dos estaciones. Se encontró que durante la estación de sequía un 83.6% de los individuos capturados se encontraron en un sustrato de color semejante al de su coloración dorsal y para la estación de lluvias el porcentaje fue de 79.5%.

Se obtuvieron cuatro recapturas de lagartijas en diferente estación, de las cuales el 100% cambiaron su color dorsal de pardo a verde. Con lo que se comprobó que un mismo

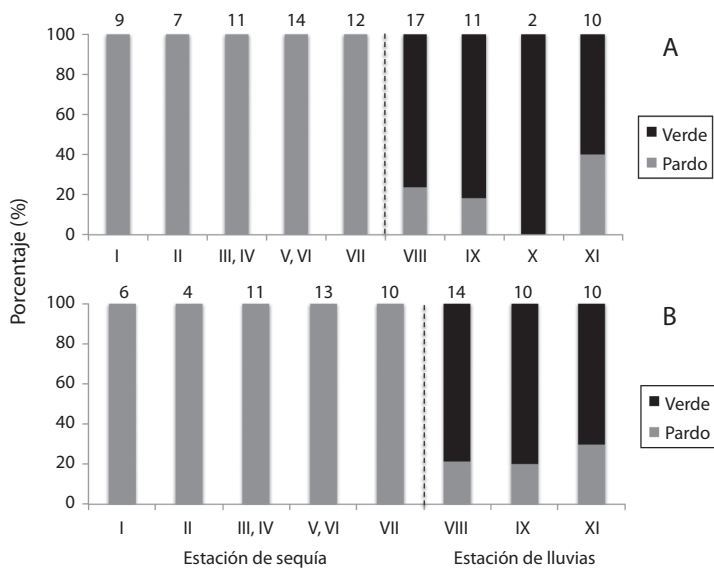


Fig. 1. (A) Variación, de acuerdo a la estación, en la coloración dorsal de *Aspidoscelis costata costata*. **(B)** Variación, de acuerdo a la estación, en la coloración del sustrato de los microhábitats de *Aspidoscelis costata costata*. La línea punteada divide la estación de sequía de la estación de lluvias. Los números romanos corresponden a los muestreos realizados (ver texto). Arriba de cada barra aparece el tamaño de muestra.

Fig. 1. (A) Variation, according to the season, in dorsal coloration of *Aspidoscelis costata costata*. **(B)** Variation, according to the season, in the coloration of microhabitats of *Aspidoscelis costata costata*. Dotted line splits both dry season and rainy season. Field sampling was depicted by roman numerals (see text). Grey bars=brown and filled bars=green. The sample size is given above of each bar.

individuo cambia su color dorsal por uno que coincide con el del sustrato.

Variación en la coloración dorsal de acuerdo al sexo: Al considerar hembras (n=44) y machos (n=51) de ambas estaciones se encontró dependencia de la coloración dorsal con respecto al sexo de las lagartijas ($X^2=7.19$, $gl=1$, $p=0.02$). Las hembras mostraron una tendencia a presentar un color dorsal verde. Sin embargo, por estación los análisis indicaron que no hay dependencia de la coloración dorsal con respecto al sexo para la estación lluviosa ($X^2=2.78$, $gl=1$, $p=0.19$), ni para la estación de sequía (donde todos los individuos presentaron una coloración dorsal parda).

Variación en la coloración dorsal de acuerdo al estadio de desarrollo: De manera

similar, al considerar jóvenes (n=36) y adultos (n=59) de ambas estaciones se encontró que la coloración dorsal depende del estadio de desarrollo ($X^2=7.5$, $gl=1$, $p=0.02$). Los jóvenes tienden a ser de color pardo. Sin embargo, al considerar los datos por estación se encontró que durante la estación de sequía todos los individuos, adultos y jóvenes, presentaron una coloración dorsal parda y durante la estación lluviosa se recolectaron sólo individuos adultos cuya coloración dorsal fue, en su mayoría, verde (76%).

DISCUSIÓN

Variación estacional en la coloración dorsal: Las lagartijas del género *Aspidoscelis* están reconocidas como forrajeras activas por lo que, en lugar de la crípsis, cuentan con la

huida rápida como principal táctica de escape de sus depredadores (Schall & Pianka 1980, Wright & Vitt 1993). Sin embargo, el cambio de coloración dorsal de *A. costata costata* sugiere que la cripsis puede ser importante aún en especies de amplio forrajeo.

La región dorsal de las lagartijas es una zona expuesta a la vista de depredadores (*i. e.*, *Masticophis* en el caso de *A. costata costata*, Hernández-Gallegos, com. pers.). De acuerdo a Stuart-Fox *et al.* (2004, 2006), la coloración de la región dorsal puede estar influenciada por la selección natural y por tanto ofrecer protección contra la detección de los depredadores. Una lagartija de amplio forrajeo debe moverse constantemente en busca de recursos (Schall & Pianka 1980, Wright & Vitt 1993); por ello una huida rápida en combinación con una apariencia críptica en *A. costata costata*, podría ser más ventajosa ante especies de amplio forrajeo que comúnmente depredan *Aspidoscelis* como *Masticophis* (Camper & Dixon 2000, Colston *et al.* 2010). Con ello se evitan huidas que revelan ubicación, que requieren energía y que afectan la temperatura corporal de los individuos (Pough *et al.* 1998, Martín 2002). Resultaría importante conocer si la coloración dorsal críptica de *A. costata costata* puede conferir alguna ventaja ante sus presas, como ortópteros, isópteros, coleópteros (larvas y adultos) y larvas de lepidópteros (Muñoz-Manzano 2010).

En Tonatico el 21 de mayo 2007 (año del estudio) marcó el inicio de la estación de lluvias y una semana antes y una semana después se realizaron muestreos. La evidencia de campo indica claramente que el inicio de la estación lluviosa coincide con el cambio en la coloración de microambientes y coloración dorsal de *A. costata costata*. El 100% de las lagartijas en la semana previa al 21 de mayo presentaron una coloración dorsal parda, mientras que en la semana posterior solo el 20% conservaba dicha coloración. Este hecho sugiere que: 1) existe una fuerte presión sobre la coloración dorsal críptica de *A. costata costata*, en especial durante la época de sequía donde existe una menor cobertura vegetal y

2) los cambios en la coloración dorsal y en la coloración de los microambientes toman relativamente poco tiempo. De acuerdo a las estrategias de maximización de la cripsis (Merilaita *et al.* 1999), Tonatico presenta un grado muy elevado de heterogeneidad visual marcado por las estaciones de sequía y lluvia. Aparentemente, *A. costata costata* modifica su apariencia para adoptar dos coloraciones que coinciden en alto grado con la coloración del ambiente lo que le permite tener actividad en ambientes visualmente muy diferentes sin disminuir su grado de cripsis.

Un aspecto adicional del cambio estacional en la coloración dorsal de *A. costata costata* es que sucede a nivel individual, ya que cuando un individuo sobrevive entre estaciones manifiesta ambas coloraciones. Prueba de ello fueron cuatro recapturas que cambiaron su coloración dorsal de pardo a verde entre las estaciones de sequía y lluvia, respectivamente. El cambio de coloración dorsal es un mecanismo flexible que puede ser particularmente efectivo porque puede permitir a los animales alterar su apariencia en respuesta a condiciones ambientales cambiantes (Stuart-Fox *et al.* 2006).

Variación en la coloración dorsal de acuerdo al sexo: Los machos de *A. costata costata* tendieron a presentar una coloración dorsal parda (76.5% de los individuos), mientras que las hembras no presentan tendencia hacia alguna coloración. La dependencia de la coloración dorsal respecto al sexo parece deberse a una diferencia en la cantidad de individuos capturados por estación. Los machos se capturaron más frecuentemente en la estación en la que se presenta la coloración parda, mientras que el número de las hembras capturadas entre estaciones es similar. Lo anterior, provocó un sesgo hacia machos pardos. Los resultados sugieren que dentro de cada estación, la coloración dorsal y su variación en *A. costata costata* no se relacionan con un dimorfismo sexual como el que existe en LHC, peso y proporciones corporales (Aguilar-Moreno *et al.* 2010). Lo anterior difiere de lo registrado en otras lagartijas donde el color está relacionado

con el sexo de los individuos en aspectos de reproducción (Galán 2000) y sociales (Martín & Forsman 1998, Aragón 2001) y es posiblemente regulado por niveles hormonales (Taylor & Hadley 1970, Cooper & Greenberg 1992, Calisi & Hews 2007). De acuerdo al ciclo reproductivo de *A. costata costata* hembras gestantes están presentes durante ambas estaciones (Hernández-Hernández 2010), por lo que una coloración dorsal críptica puede promover una ventaja adicional para presentar el mayor tamaño de nidada y un elevado esfuerzo reproductor (Pérez-Almazán 2007, 2010).

Variación en la coloración dorsal de acuerdo al estadio de desarrollo: No se registró dependencia de la coloración dorsal de acuerdo al estadio de desarrollo al analizar cada estación por separado. Sin embargo, al considerar ambas estaciones existe dependencia de la coloración dorsal respecto al estadio. Ya que los individuos jóvenes se encuentran en mayor número durante la estación de sequía, esto promueve un sesgo hacia una coloración parda en ellos con respecto a los adultos. Cabe recordar que la coloración dorsal de los individuos coincide con el sustrato en el que se encuentran. Por ello, la dependencia de la coloración dorsal con respecto al estadio está relacionada con: 1) la cantidad de individuos presentes en cada estación (Rubio-Blanco 2007, 2010), que depende de la dinámica del ciclo reproductor de *A. costata costata* (Hernández-Hernández 2010), y 2) la forma de agrupar los datos en los análisis (al igual que en el caso de la coloración dorsal con respecto al sexo de los individuos). En conclusión, el cambio en la coloración dorsal no se relaciona con un cambio ontogenético en los individuos de *A. costata costata* como sucede en otros reptiles (Creer 2005, Wilson *et al.* 2007). La sustitución de las líneas por puntos y barras en la región dorsal y la adquisición de coloración ventral y gular son cambios ontogenéticos registrados en los individuos de *A. costata costata* (Hernández-Gallegos, en prep.), hecho que ha sido registrado en diferentes especies del género *Aspidoscelis* (Duellman & Zweifel 1962).

Finalmente, la coloración dorsal de *A. costata costata* tiene funciones crípticas y se relaciona con la coloración del sustrato en cada estación: parda en sequía y principalmente verde en lluvias, y no se relaciona con el sexo o estadio de los individuos. Es importante realizar estudios (*i. e.*, ultraestructurales, fisiológicos, ecológicos, experimentales) que permitan conocer los factores proximales responsables del cambio de coloración dorsal en los individuos de *A. costata costata*.

AGRADECIMIENTOS

A los proyectos UAEMéx 2295/2006, 2620/2008, 3042/2011 por el apoyo financiero para Oswaldo Hernández-Gallegos. A C. Pérez, V. Mundo, T. Rubio, M. Aguilar, G. Granados, S. Bolaños, A. López y Y. Gómez por su ayuda en el campo. A L. Ruiz y K. Gribbins por su ayuda con la traducción del abstract. A los revisores y al cuerpo editorial de la revista por sus sugerencias que mejoraron sustancialmente el trabajo. A Fernando Ordorica por permitir la realización de este trabajo.

RESUMEN

En lagartijas la coloración corporal es importante en la comunicación así como en la protección contra los depredadores. Con el uso de una guía Pantone®, se analizó el cambio estacional en la coloración dorsal y los microhábitats de *Aspidoscelis costata costata*, una lagartija de amplio forrajeo que habita un ambiente (en el Estado de México, México) que cambia drásticamente de apariencia entre sequía y lluvias. Se analizó la dependencia de la coloración dorsal de acuerdo a la estación, sexo y estadio de desarrollo. Los resultados indican que la lagartija *A. costata costata* presenta una coloración dorsal similar al sustrato en cada estación: parda en sequía y principalmente verde en lluvias. Este estudio sugiere: 1) Que la variación en coloración dorsal con funciones crípticas, como la registrada en *A. costata costata*, puede resultar importante en la supervivencia de especies de amplio forrajeo; 2) Que el cambio en la coloración dorsal en *A. costata costata* es a nivel individual, ya que un individuo presente en ambas estaciones manifiesta una coloración dorsal parda en la estación de sequía y una coloración dorsal verde en la estación de lluvias y 3) Que la coloración dorsal, con funciones crípticas, está subestimada en especies de amplio forrajeo.

Palabras clave: Squamata, Teiidae, *Aspidoscelis costata costata*, coloración en reptiles.

REFERENCIAS

- Aguilar-Moreno, M., F.J. Rodríguez-Romero, A. Aragón-Martínez, J.A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González & O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 83: 585-592.
- Aragón, P. 2001. Mecanismos para reducir los costes de los encuentros agresivos en los machos de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*). Tesis de Doctorado, Universidad Complutense, Madrid, España.
- Ashton, K. 2003. Sexing *Cnemidophorus* lizards using a postanal scale character. *Herp. Rev.* 34: 109-111.
- Calisi, R.M. & D.K. Hews. 2007. Steroid correlates of multiple color traits in the spiny lizard, *Sceloporus pyrocephalus*. *J. Comp. Physiol. B* 177: 641-654.
- Camper, J.D. & J.R. Dixon. 2000. Food habits of striped whipsnake, *Masticophis* (Serpentes: Colubridae). *Texas J. Sci.* 52: 83-92.
- Colston, T.J., G.C. Costa & L.J. Vitt. 2010. Snake diets and deep history hypothesis. *Biol. J. Linn. Soc.* 101: 476-486.
- Cooper, W.E. & N. Greenberg. 1992. Reptilian coloration and behavior, p. 298-423. *In* C. Gans & D. Crews (eds.). *Hormones, Brain and Behavior*. Universidad de Chicago, Chicago, EEUU.
- Creer, D.A. 2005. Correlations between ontogenetic change in color pattern and antipredator behavior in the racer, *Coluber constrictor*. *Ethology* 111: 287-300.
- Cuthill, I.C., M. Stevens, J. Sheppard, T. Maddocks, C.A. Párraga & T.S. Troscianko. 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434: 72-74.
- Duellman, W.E. & R.G. Zweifel. 1962. A synopsis of the lizards of the *sexlineatus* group (genus *Cnemidophorus*). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 123: 155-210.
- Galán, P. 2000. Females that imitate males: dorsal coloration varies with reproductive stage in female *Podarcis bocagei* (Lacertidae). *Copeia* 2000: 819-825.
- Hernández-Hernández, L.E. 2010. Ciclo reproductor de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en Tonatico, Estado de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Huey, R.B. & E.R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- Macedonia, J.M., S. James, L.W. Wittle & D.L. Clark. 2000. Skin pigments and coloration in the jamaican radiation of anolis lizards. *J. Herpetol.* 34: 99-109.
- Martín, J. & A. Forsman. 1998. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav. Ecol.* 10: 396-400.
- Martín, J. 2002. Evolución de estrategias antidepredatorias en reptiles, p. 471-478. *In* M. Soler (ed.). *Evolución: La Base de la Biología*. Proyecto Sur, Granada, España.
- Merilaita, S., J. Toumi & V. Jormalainen. 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 151-161.
- Merilaita, S. & J. Lind. 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 272: 665-670.
- Muñoz-Manzano, J.A. 2010. Dieta de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Pantone 2005-2006. Formula guides solid coated and uncoated. Nueva Jersey, EEUU.
- Pérez-Almazán, C. 2007. Algunas características de historia de vida y su relación con la altitud en *A. c. costata*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Pérez-Almazán, C. 2010. Éxito de eclosión en *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Pianka, E.R. & L.J. Vitt. 2003. *Lizards, Windows to the Evolution of Diversity*. Universidad de California, California, EEUU.
- Pough, F.H., R.M. Andrews, J.E. Cadle, M.C. Crump, A.H. Savitsky & K.D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU.
- Rosenblum, E.B. 2005. The role of phenotypic plasticity in color variation of Tularosa Basin lizards. *Copeia* 2005: 586-596.

- Rubio-Blanco, T. 2007. Sobrevivencia, crecimiento y termorregulación de *Aspidoscelis costata* en Tonatico, Estado de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Rubio-Blanco, T. 2010. Termorregulación y actividad en la lagartija *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Schall, J.J. & E.R. Pianka. 1980. Evolution of scape behavior diversity. *Amer. Nat.* 115: 551-566.
- Stuart-Fox, D., A. Moussalli, G.R. Johnston & I.P.F. Owens. 2004. Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution* 58: 1549-1559.
- Stuart-Fox, D., M.J. Whiting & A. Moussalli. 2006. Camouflage and colour change: antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a dwarf chameleon. *Biol. J. Linn. Soc.* 88: 437-446.
- Taylor, J.D. & M.E. Hadley. 1970. Chromatophores and color change in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Z. Zellforsch* 104: 282-294.
- Taylor, H.L. & Y. Caraveo. 2003. Comparison of life history characteristics among syntopic assemblages of parthenogenetic species: two color pattern classes of *Aspidoscelis tessellata*, *A. exanguis*, *A. flagellicauda*, and three color pattern classes of *A. sonorae* (Squamata: Teiidae). *Southwest. Nat.* 48: 685-692.
- Vázquez, I.P.O. 1999. Tonatico, Monografía Municipal. Instituto Mexiquense de Cultura, Estado de México, México.
- Wilson, D., R. Heinsohn & J.A. Endler. 2007. The adaptive significance of ontogenetic color change in a tropical python. *Biol. Lett.* 3: 40-43.
- Wright, J.W. & L.J. Vitt. 1993. Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Museo de Historia Natural de Oklahoma, Norman, Oklahoma, EEUU.
- Zug, G.R., L.J. Vitt & J.P. Caldwell. 2001. Herpetology (An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles). Academic, San Diego, California, EEUU.
- Zweifel, R.G. 1965. Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tessellatus*. *Am. Mus. Novit.* 2235: 1-50.