

00376

1/11/11
11/11



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**ASPECTOS REPRODUCTORES Y DE HISTORIAS DE VIDA
DE UNA POBLACIÓN DE IGUANA NEGRA
(*Ctenosaura pectinata*)
SUJETA A ALTA INCIDENCIA DE CAZA.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A

VICTOR AGUIRRE HIDALGO

DIRECTOR(A) DE TESIS: Dr. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

De manera muy sincera quiero expresar la satisfacción de haber contado con el apoyo del Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales. Su dedicación como investigador y formador de estudiantes han dejado una profunda huella en mi propia formación.

A los integrantes del comité:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por la paciencia para revisar mis escritos, intercambiar y aportar nuevas ideas. Sin duda este tipo de dinámica mejoró cada una, y aún la última versión de esta tesis. Además por ser un amigo con el que se pueden tener charlas de la vida mundana.

Dr. Juan Servando Nuñez Farfán, por dedicarme (ya por segunda ocasión) su tiempo y experiencia en este trabajo.

Dra. Teresa Valverde Valdés por su estricta revisión de cada una de las ideas que se expresan en este trabajo.

Dr. Aurelio Ramírez Bautista por todo el tiempo que dedicó esta tesis, lo cual generó un mejor orden y claridad en el trabajo escrito.

Dr. Eduardo Morales Guillaumin por la ayuda desinteresada que me brindó para realizar e interpretar los resultados de los análisis del método comparativo.

Dr. Luis Zambrano González por sugerir maneras más claras de plasmar en palabras las ideas. Además, por ser un cuate fuera del ámbito académico.

Dra. Irene Goyenechea-Mayer Goyenechea por aceptar ser parte del comité. Su revisión permitió evidenciar las partes no claras de la tesis.

Agradezco de manera especial a la Dra. Miriam Benabib por haber sido parte de los primeros revisores de mi trabajo. El haber leído y apartado ideas ayudó que al final, los siguientes escritos tuvieran mejor claridad.

También recibí la ayuda de Don Armando, quien me facilitó mi estancia en la colección de anfibios y reptiles.

De manera muy personal agradezco:

Al Biól. Eduardo Alberto Pérez García por su amistad y la gran ayuda brindada en los inicios del proyecto. Su particular visión multidisciplinaria fue una base necesaria para poder iniciar este trabajo.

A Rocío González Acosta, quien participó en varias de las salidas al campo. Fue muy importante tener a alguien que lograra hacer amena la convivencia en las salidas a Nizanda.

A todos los compañeros que están o estuvieron en la CNAR (aunque ninguno de ellos ha quedado enfrascado), Daniel, Gabriela, Humberto, Rocío, Oscar, Xitalli, Ivan, Adriana, Francisco, Lizbeth, Georgina, Eugenia, y ... todos los demás.

También quiero agradecer a todos los voluntarios que estuvieron participando en alguna etapa del proyecto, entre ellos estuvieron: Michelle, Humberto, Georgina, Rocío, Francisco, Charly, Sebas, Redrogo (Rodrigo), Esteban (Tripa), Mary Paz, Gastón etc.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Para la construcción de las jaulas conté con la ayuda desinteresada de varios estudiantes del laboratorio de ecología, mi memoria sólo logra recordar a Oswaldo Nuñez, Claudia Gallardo, Edwin, Balam y Adriana Osnaya. Por favor, siéntanse incluidos todos aquellos que omití. Además conté con la participación de Víctor Hugo Reynoso, Daniel Barreto, Humerto Salas, Oscar Salvatore, Lalo Pérez, Cesar Abarca, Richard, Xitlalli, Luis Oliver. Por supuesto, no me puedo olvidar de toda la familia Reyes Manuel (Dino, Clau, Don Malaquias, la Abuelita, Zefe) y toda la niñada: Avi, Gerardo, Paty, Liz, Jose Emilio (Gocú), Chuy, Richard y todos los demás.

El trabajo difícilmente lo hubiera logrado si no fuera por la participación de cada uno de los pobladores de Nizanda, que además de brindarme una hospitalidad familiar, me dieron todas las facilidades para realizar el trabajo de campo. Quiero agradecer a Dino, Elías, Hernán, Lan, José Angel, Don Tato, Pedro, Don Chepe, Leider, Ismael, Roly, Raúl, Baudel, Leider, Nata, Checo, Mezac, Amos, Lolo, Cadío, Hilario y Nicandro. Posiblemente me quedé muy corto y me falten más amigos por nombrar, así que de nuevo siéntanse incluidos en los agradecimientos que brindo.

A Clau, además del agradecimiento por tenerme como parte de su familia debo también agradecerle el no permitir que extrañara la comida en familia.

Aunque este trabajo lleva mi nombre, y lo siento muy mío, es el producto de todo un grupo de personas, que han llegado a involucrarse de tal forma que su participación mejoró con creces esta investigación y aumentó mi propia visión de la biología y de la importancia que tiene actualmente.

Quiero agradecer a todas las personas que conozco, aunque sus nombres no aparecen aquí, ya que todos son responsables de mi formación, y por lo tanto, han ayudado a que yo me encuentre en el camino que he escogido.

Como amigos de años he contado con Eyra y Raquel, ellas han logrado mostrarme un mundo alterno, que no es mejor, ni peor, sólo diferente, y por lo tanto muy importante.

Mis estudios tuvieron el apoyo de una beca otorgada del 10 de agosto de 1998 al 31 de julio de 1999, por el programa de apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM, a través del proyecto "Peces y Reptiles del Cretácico Temprano de Tepexi de Rodríguez, Puebla: su descripción, sistemática y significación biogeográfica", a cargo del Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales (Convenio No. IN210398).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DEDICATORIA

Aunque difícil, por lo corto que puede ser mi lenguaje, ya que ni por poquito expresa el cariño que siento por las personas que han estado conmigo, no en alguna etapa de mi vida, sino en cada una de ellas. Deseo integrarlas a este trabajo como lo que son, el fundamento y base para que yo pudiera dedicarle todo el tiempo necesario para lograr finalizarlo.

A mi Papá (que con cariño es el mono), por el esfuerzo que ha hecho en todo este tiempo por demostrarme, con hechos, que el trabajo tiene un inicio, pero que el final depende completamente de la dedicación con que se haga el trabajo. A mi Mamá, a quien le debo mucho. Con la que he podido platicar tanto sueños como vivencias. Su capacidad para saber escuchar ha influido en mí de manera inimaginable. Ellos son los que han logrado ponerme los pies en la tierra, pero que además han puesto las alas necesarias para que pueda seguir soñando en mis metas.

A las familias Aguirre Sandoval (Páris Erika y Kenia Helein) y Aguirre Morales (Adán y Diosalinda), de las que mis hermanos ahora son responsables. Es indudablemente importante para mí saber que he contado con ellos y que además, seguiré contado en el futuro.

A mi hermanita Nax (Suly), por ser lo que es, alguien muy especial para mí, por tener su propia personalidad y permitirme disfrutar de pequeños deleites, como es, el despertarla todas las mañanas a almohadasos.

A las familias de mis tres tías (hermanas de mi Papá) así como a las familias de mis 15 tíos (hermanos de mi Mamá). Todos en conjunto han hecho muy divertida mi vida.

ÍNDICE

	PÁGINA
PRESENTACIÓN	i
RESUMEN	ii
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Introducción	2
<i>Ctenosaura pectinata</i>	5
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
Zona de estudio	10
Explotación de la iguana negra en Nizanda	17
Literatura citada	19
CAPÍTULO 2. TAMAÑO DE LA NIDADA DE LA IGUANA NEGRA (<i>Ctenosaura pectinata</i>)	24
Introducción	25
Antecedentes	26
Objetivos	29
Métodos	30
Resultados	34
Discusión	40
Literatura citada	47
CAPÍTULO 3. ANÁLISIS EXPLORATORIO DE LA HISTORIA EVOLUTIVA DEL TAMAÑO DE LA NIDADA EN ESCAMADOS	54
Introducción	55
Objetivos	56
Métodos	56
Resultados	58
Discusión	69
Literatura citada	74
CAPÍTULO 4. ESFUERZO REPRODUCTOR Y DISTRIBUCIÓN DE LA ENERGÍA HACIA CADA CRÍA COMO ASPECTOS FUNDAMENTALES DE LA HISTORIA DE VIDA DE <i>Ctenosaura pectinata</i>	77
Introducción	78
Antecedentes	79
Objetivos	90
Método	90
Resultados	94
Discusión	106
Literatura citada	115
CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES	126
Conclusiones	127
Descripción del Diagrama 5.1	130

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

CAPÍTULO 1

FIGURAS

PÁGINA

1.1	Área de distribución de <i>Ctenosaura pectinata</i>	5
1.2	Ubicación del Istmo de Tehuantepec	11
1.3A	Transecto Cerro Verde	15
1.3B	Transecto Tilo-Camerino	16

CAPÍTULO 2

FIGURAS

2.1	Jaulas individuales para puesta de hembras grávidas	32
2.2	Histograma de frecuencias de tamaño (LHC)	34
2.3A	Número de huevos eclosionados y no eclosionados por nidada para el período reproductor de 1998	38
2.3B	Número de huevos eclosionados y no eclosionados por nidada para el período reproductor de 1999	38
2.4	Regresión lineal entre número de huevos y LHC	39

CUADROS

2.1	Datos reproductores de la iguana <i>Ctenosaura pectinata</i>	28
2.2	Estadística descriptiva de caracteres reproductores de hembras con tamaño de nidada conocido	36

CAPÍTULO 3

FIGURAS

3.1	Clasificación del número de descendientes por evento reproductor en 1272 especies del grupo Squamata	60
3.2	Promedio, error estándar y desviación estándar en 22 grupos de escamados	61
3.3	Mapeo de caracteres con el método de optimización ACCTTRAN	65

3.4	Mapeo de caracteres el método de optimización DELTRAN	66
3.5	Mapeo de cambios no ambiguos y coincidencia de cambios	67
3.6	Reconstrucción del estado ancestral	68

CUADROS

3.1	Lista de escamados con más de 30 crías por evento reproductor	59
3.2	Clasificación de 20 familias, 3 géneros y 9 especies de escamados y un género del grupo Rhynchocephalia	62
3.3	Suma de diferencias al cuadrado de los cambios en lagartijas	69

CAPÍTULO 4

FIGURAS

4.1A	Relación entre tamaño materno y esfuerzo reproductor	97
4.1B	Relación entre esfuerzo reproductor y tamaño de la nidada	97
4.1C	Relación entre esfuerzo reproductor y peso promedio de crías por nidada	98
4.2A	Variación del tamaño de las crías por nidada	100
4.2B	Variación del peso de las crías por nidada	100
4.3	Relación entre tamaño de la madre y peso promedio de la cría por nidada	101
4.4	Relación entre tamaño de la nidada y peso promedio de crías por nidada	102
4.5A	Relación entre Log MRPC y Log LHC de hembras adultas	104
4.5B	Relación entre Log MRPC y Log peso post oviposición	104
4.5C	Relación entre Log MRPC y Log tamaño de la nidada	105
4.5D	Relación entre Log MRPC y Log del peso total de las crías	105

CUADROS

4.1	Diferentes índices de esfuerzo reproductor	81
4.2	Variaciones en los cálculos de MRN	83
4.3	Variaciones en los cálculos de esfuerzo reproductor por cría	89
4.4	Valores de la regresión entre caracteres maternos y masa de la nidada	94
4.5	Estadística descriptiva de la MRN	96
4.6	Relaciones entre caracteres morfológicos y MRN ₂	96
4.7	Estadística descriptiva de peso y tamaño de crías recién nacidas	99
4.8	Valores de la regresión entre Log de caracteres maternos y MRPC	103

CAPÍTULO 5

DIAGRAMA 5.1	Relaciones entre caracteres morfológicos y reproductores	129
---------------------	--	-----

PRESENTACIÓN

A pesar de que la iguana negra *Ctenosaura pectinata* es recurrentemente explotada en nuestro país, el conocimiento de su biología es limitado. Sin embargo cada vez más gente está interesada en este reptil, dirigiendo parte de su tiempo y recursos para criarlo en cautiverio. Aun así, no se ha generado información biológica pertinente que ayude a delinear cada uno de los aspectos que requiere esta especie para subsistir y/o reproducirse. El obtener información sobre su biología reproductora puede ser la vía que permita la implementación exitosa de medidas adecuadas de conservación y explotación.

Una manera práctica de obtener los datos que ayuden a conocer tanto los aspectos poblacionales como reproductores de las especies explotadas es a partir de las personas que aprovechan esta especie. Esta manera de obtención de datos es comúnmente utilizada en pesquerías, no así en vertebrados terrestres. Es urgente recopilar los datos necesarios en los lugares clave antes de que los mecanismos de conservación que se implementen sean insuficientes para revertir las consecuencias negativas de la explotación indiscriminada que ha sufrido la especie.

El presente trabajo recopila información importante sobre la biología reproductora de una población de iguana negra sujeta a una alta incidencia de caza. Con el fin de hacer accesibles los resultados obtenidos, el trabajo se divide en cinco capítulos: en el primer capítulo se plantean los aspectos teóricos sobre tácticas y patrones reproductores en vertebrados. Se señala el área de distribución, ciclo reproductor y estatus de conservación de *Ctenosaura pectinata*. Se plantea el objetivo general, y los objetivos particulares desarrolladas en los capítulos dos, tres y cuatro. Se describe la zona de estudio y se muestra cuál es la problemática por la que atraviesa la población de iguana negra en la región de Nizanda. El capítulo dos está destinado a determinar los aspectos que influyen sobre la fertilidad de las hembras de *C. pectinata*. El capítulo tres hace un análisis exploratorio de la historia evolutiva del tamaño de la nidada en escamados, utilizando para este fin el método de optimización de caracteres y el método de reconstrucción filogenética. El capítulo cuatro reporta los resultados de medidas indirectas del esfuerzo reproductor y el esfuerzo reproductor por cría y analiza la relación que guarda cada uno de ellos con los aspectos morfológicos de la hembra de *C. pectinata*. El capítulo cinco presenta las conclusiones derivadas de todos los capítulos anteriores y señala, de manera esquemática, las relaciones que guardan entre sí los aspectos morfológicos y de historias de vida de las hembras de iguana negra de Nizanda.

RESUMEN

Existen pocos estudios en *Ctenosaura pectinata* a pesar de ser una especie amenazada, con una distribución restringida a la República Mexicana y que además está sujeta a una explotación intensa por parte del hombre.

El presente estudio está abocado a conocer aspectos reproductores como son el tamaño de la nidada, esfuerzo reproductor, distribución de la energía hacia la progenie y cantidad de energía asignada por cría por nidada. Además de que se intenta determinar si existe influencia filogenética sobre el tamaño de la nidada en esta especie. Cada uno de estos aspectos se encuentran poco estudiados o ignorados a nivel poblacional y aún entre poblaciones.

Este trabajo se realizó durante los años de 1998 y 1999. Se trabajó con hembras grávidas de una población de iguana negra sujeta a alta incidencia de caza. El área de trabajo se sitúa cerca del poblado zapoteco de Nizanda, ubicado el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca.

La hembra sexualmente madura midió 25 cm de longitud hocico-cloaca (LHC). Este tamaño puede ser el mínimo necesario para comenzar a reproducirse. Se determinó que la diferencia entre la hembra más chica y la más grande fue de 12.5 cm y que existió una variación de más de 500g entre el peso post-oviposición de la hembra más ligera y la más pesada.

La variación de sobrevivencia registrada en huevos incubados en condiciones seminaturales podría ser un indicativo de que el lugar de oviposición juega un papel importante para el buen desarrollo de los embriones. El tamaño de la nidada está directamente relacionado con el tamaño de las madres ($r = 0.68$, $r^2 = 0.47$).

Para determinar el efecto que tiene la historia evolutiva sobre el número de descendientes, se obtuvieron datos de 1272 especies de lagartijas, de este total el 71.6% de las especies dejó entre uno y diez descendientes por evento reproductor. A nivel de taxones, Chamaeleonidae e Iguaninae tuvieron la mayor variabilidad en cuanto a la cantidad de descendientes. La influencia de la historia evolutiva sobre el número de descendientes se notó en el grupo Scleroglossa, no así en el grupo Iguania. Por otro lado, *Iguana iguana*, *Ctenosaura similis*, y *C. pectinata* tuvieron diferencias mayores a dos errores estándar de su valor ancestral estimado con el método de reconstrucción del estado ancestral de Schluter *et al.* (1997), lo cual tiende a señalar que la filogenia no tiene efecto sobre el tamaño de la nidada. El grupo que mostró el valor más alto en la suma de cuadrados de los cambios fue el de los iguaninos. Se propone que en *C. pectinata* el tamaño de la nidada responde a una serie de factores, entre los que se encuentra el tamaño, modo de reproducción anual y hábitos alimentarios de tipo primordialmente herbívoro, además de ser recurrentemente explotada por el hombre.

El esfuerzo reproductor se calculó de manera indirecta, utilizando el índice de masa relativa de la nidada (MRN). Con este índice se determinó que *C. pectinata* invierte una gran cantidad de energía a la reproducción, la cual llega a ser poco más de un tercio del peso corporal de la madre. Pero la MRN no aumentó en relación al incremento de tamaño de la hembra ($r = 0.14$, $p = 0.23$):

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ésta se distribuyó tanto a aumentar el tamaño de la nidada como a tener crías más pesadas ($r = 0.30$, $p = 0.009$ y $r = 0.39$, $p = 0.0006$ respectivamente).

La cantidad de peso que la hembra pierde al término de la oviposición fue del 52% en promedio. Esta pérdida puede ser uno de los determinantes para postergar la primera reproducción de las hembras.

El peso y el tamaño (LHC) de las crías variaron a nivel inter e intra nidada. De estas dos variables hubo mayor variabilidad en peso que en tamaño en las crías recién nacidas (5.537 ± 0.758 g y 5.959 ± 0.251 cm). Probablemente esto se deba a que no operan las mismas restricciones en estos caracteres, o al menos no con la misma magnitud. El peso promedio de las crías por nidada estuvo inversamente relacionado con el tamaño de la nidada ($r = -0.43$, $p = 0.0003$). Este resultado demuestra que en este reptil también se presenta el trueque entre producir muchas crías de bajo peso o pocas crías pesadas. La gran variabilidad no explicada por el modelo de regresión lineal entre el peso promedio de las crías por nidada con el tamaño de la hembra ($r^2 = 0.09$) y la falta de relación entre el peso promedio de las crías y el peso de la nidada ($r = 0.18$, $p = 0.13$), podría ser consecuencia de que el peso de la cría esté predeterminado genéticamente en la especie. La razón puede ser la existencia de un intervalo óptimo de asignación de la energía hacia cada huevo de tal modo que se generen crías viables y a la vez que se asigne la cantidad de energía a cada cría que tienda a incrementar el valor de adecuación parental.

La inversión de energía hacia cada cría se calculó a través del índice masa relativa por cría (MRPC). En la iguana negra la cantidad de energía que la hembra dirige hacia cada cría es menor al 1% de su propio peso. Este resultado indica que *C. pectinata* no asigna mucha energía hacia cada cría. La relación inversa entre cantidad de energía asignada a cada cría y el tamaño de la hembra ($r = -0.78$, $p < 0.001$), explica cómo la hembra logra aumentar el número de descendientes sin que implique aumentar la energía destinada a la reproducción. Esta misma relación se puede interpretar en términos de costo de producir una cría. Al parecer, el costo de tener una cría es mayor para una hembra de talla pequeña que para una hembra de talla grande.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN

Aspectos reproductores de la historia de vida

En virtud de que la reproducción confiere un costo energético y riesgo en la mortalidad, el estudio de las características reproductoras de la historia de vida (tamaño, edad a la madurez, número de puestas, tamaño de la puesta y tamaño del huevo, entre otras) ha merecido la atención en un amplio grupo de investigadores. En un principio, dichos investigadores intentaron dar una respuesta a la siguiente pregunta: ¿qué fuerzas selectivas tendrían mayor influencia sobre los diferentes modos de reproducción que tienen los organismos?

Dobzhansky (1950) propuso que la forma de reproducción de los organismos estaría determinada en gran medida por el tipo de ambiente. Sugirió que en ambientes donde las interacciones son denso-independientes la selección natural promueve la reproducción temprana y los tamaños de camada o nidada grandes, mientras que en ambientes donde las interacciones son denso-dependientes la selección natural promueve retardar la reproducción y consecuentemente, incrementar la habilidad para competir y evadir la depredación.

Posteriormente MacArthur y Wilson (1967) retomaron la idea de Dobzhansky y dieron una base teórica para explicar en qué momento se beneficiaría un rápido crecimiento de la población y cuándo sería ventajoso selectivamente maximizar la habilidad competitiva. A estas dos posibilidades las nombraron como selección r y selección K respectivamente.

Estrategias reproductoras en lagartijas

Tinkle (1969) y Tinkle *et al.* (1970) propusieron que en lagartijas existen dos tipos de estrategias: 1) aquellos animales que presentan madurez temprana, crías de talla pequeña, puestas múltiples y una esperanza de vida corta y 2) aquellos animales de madurez tardía, crías de talla grande, una tasa de crecimiento lenta, y con una esperanza de vida larga. El primer tipo de estrategia es común en ambientes tropicales, mientras que el segundo tipo de estrategia se presenta en aquellos organismos que habitan ambientes marcadamente estacionales.

Para Pianka (1970) estas dos estrategias (definidas como una alternativa que puede adoptarse en contraste con al menos otra existente) representan dos extremos de un conjunto de opciones de historia de vida que pueden presentarse en los seres vivos. El ubicar a los seres vivos siguiendo los criterios manejados por Pianka (1970, 1972), ha sido un tema de investigación tanto para los ecólogos teóricos como para los empíricos desde ese entonces (Pianka, 1972; Gadgil y Solbrig, 1972; King y Anderson, 1971). Cada uno de estos trabajos se ha enfocado en tratar de explicar las ventajas que cada táctica confiere al individuo que la presenta (Duvall *et al.*, 1985), o bien cuál sería el costo asociado a dicha estrategia.

En otras palabras, los conceptos de estrategias reproductoras y la teoría de historias de vida intentan explicar las fuerzas selectivas que moldean aspectos reproductores como tamaño de la nidada, modo de reproducción, número de nidadas por año y tamaño y/o edad a la madurez, así como los factores que influyen para que exista una gran variabilidad en estos caracteres. Además, los

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

esfuerzos de trabajo posteriores han intentado proponer ideas para explicar la variación en los patrones reproductores que presentan los seres vivos.

Estrategia de reproducción en iguanas

Utilizando la idea de Pianka (1970), Fitch y Henderson (1978) categorizaron a *Ctenosaura similis* como una especie con estrategia K al presentar una larga esperanza de vida, posponer la madurez hasta un segundo año, y producir una sola nidada al año. Pero también la catalogaron como estrategia r al tener muchas crías de tamaño pequeño. En este mismo esquema se encuentra *Iguana iguana* (Fitch y Henderson, 1977). *Ctenosaura pectinata* al igual que *I. iguana* y *C. similis* comienza a reproducirse hasta el segundo o tercer periodo reproductor posterior a su nacimiento, tienen solamente una nidada numerosa por año con crías de tamaño pequeño y presentan una esperanza de vida larga. Este tipo de estrategia reproductora está presente en la mayoría de las especies de iguaninos, (ver Wiewandt, 1982 para excepciones).

CTENOSAURA PECTINATA

Distribución, hábitat y ciclo reproductor

Distribución. La iguana negra, *Ctenosaura pectinata*, es una especie endémica de México. Se distribuye principalmente a lo largo de la costa del Pacífico, en los estados de Durango, Sinaloa, Nayarit, Zacatecas, Jalisco, Puebla, Michoacán, Colima, Morelos, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Flores-Villela y Gerez, 1988; Fig. 1.1). Habita desde los 0 hasta los 1400 msnm (Flores-Villela, 1991).



Figura 1.1. Área de distribución de *Ctenosaura pectinata*.

Hábitat. La iguana negra vive generalmente en lugares rocosos, en terrenos secos, en árboles y arbustos, entre las raíces de los árboles, a la orilla de los ríos o en troncos huecos (Flores-Villela y Gerez, 1988), y se encuentra activa durante el día. A diferencia de *Iguana iguana*, en *C. pectinata* no se conoce el ámbito hogareño, aunque por observaciones de adultos y los comentarios de los cazadores de Nizanda, creemos que fuera de su etapa reproductora son muy sedentarias y pueden permanecer varias semanas en el mismo lugar; no así las crías, que pueden llegar a moverse hasta 180 metros en un período de 15 días (Reynoso-Rosales y Salvatore-Olivares, 2001).

Reproducción. El ciclo reproductor de la iguana negra es de tipo estacional con una puesta por año (Valenzuela-López, 1981), similar al de las otras especies de iguaninae (Burghardt y Rand, 1982). En Nizanda la actividad reproductora ocurre desde mediados de marzo hasta principios de mayo (Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 1998). Los adultos hacen principalmente sus nidos en las zonas de cultivo y en los lugares naturales donde la arena no está compacta y el sol incide directamente sobre ellos. El tiempo de incubación de los huevos finaliza a mediados de junio y principio de julio, después de las primeras lluvias (Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 1998), similar a lo que ocurre en otros iguaninos.

Estudios realizados

En el caso de *Ctenosaura pectinata* se han realizado trabajos taxonómicos (Köhler, 1995; Köhler y Streit, 1996), aunque también existen algunos otros en los que se tocan aspectos alimentarios, de eficiencia digestiva, conductuales y de su

biología y ecología (Evans, 1951; Trockmorton, 1973; Valenzuela-Lopez, 1981; Casas-Andreu y Valenzuela-Lopez, 1984; Sánchez, 1992; Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 1998; Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 2000; Reynoso-Rosales *et al.*, 2000; Salas-Tapia *et al.*, 1999; Salas-Tapia y Reynoso-Rosales, 2000, Arcos *et al.*, 2001; Reynoso-Rosales y Salvatore-Olivares, 2001, Salvatore-Olivares, 2001). También existen trabajos de difusión, de manejo y conservación (Bustos-Zagal y Castro-Franco, 1996; Reynoso-Rosales, 2000). Aún así, gran parte de lo que se conoce de la biología de esta especie es inferido a partir de estudios con otros iguaninos, como *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis* (Fitch *et al.*, 1982).

Estatus de conservación

Un problema grave que sufren la mayoría de las poblaciones de iguanas en nuestro país es la sobre-explotación. Esta situación ha puesto a varias especies de iguaninos en la categoría de amenazadas (Fitch, *et al.*, 1982; Wemer, 1987), o en peligro de extinción (Flores-Villela, 1993; Norma Oficial Mexicana de Ecología No. 059). *Ctenosaura pectinata* no se excluye de este tipo de presión, ya que desde 1969, Alvarez del Toro hizo mención a la posible extinción que a escala local podría sufrir este reptil. Sin embargo, sólo existe un estudio que evalúa la tasa de pérdida que sufre *C. pectinata* a consecuencia de la cacería (Reynoso-Rosales, 2000). Este estudio muestra lo vulnerable que pueden ser las hembras adultas durante la época de oviposición.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo de este estudio es analizar algunos aspectos de la historia de vida de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*, como son: tamaño de la nidada, esfuerzo reproductor y esfuerzo reproductor por cría, así como analizar la influencia que tiene su historia evolutiva sobre el tamaño de la nidada, con el fin de contribuir al conocimiento de su biología reproductiva.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Conocer las características morfológicas de las hembras de *C. pectinata*, así como tiempo de eclosión y el número de crías vivas que nacen por nidada.

Para las características morfológicas se pretende:

- a) Determinar el tamaño a la reproducción, peso después de la oviposición, peso de la nidada y tamaño de la nidada.
- b) Conocer si existe alguna relación entre el tamaño de la madre y el tamaño de la nidada.

Para la parte de eclosión se pretende:

- c) Establecer el período de incubación de los huevos en condiciones seminaturales.
- d) Cuantificar la tasa de sobrevivencia durante la transición huevo-cría en condiciones seminaturales.

- 2) Analizar la historia evolutiva del tamaño de la nidada en el grupo Squamata, para comprender hasta qué punto esta característica presenta un efecto de linaje en *C. pectinata*. Para esto se buscará:

- a) Reconstruir la historia evolutiva del tamaño de la nidada en el grupo Squamata.
 - b) Inferir si el número de huevos en *Ctenosaura pectinata* tiene relación directa con su historia evolutiva o responde a un patrón adaptativo.
- 3) Evaluar la cantidad de energía que la hembra dirige a la reproducción y la manera en que es distribuida entre su progenie, Para esto se buscará:
- a) Evaluar el esfuerzo reproductor mediante el índice de masa relativa de la nidada (MRN).
 - b) Determinar si existe influencia de caracteres de la hembra, como tamaño y peso, sobre la cantidad de energía destinada a la reproducción.
 - c) Determinar si la energía destinada a la reproducción es utilizada para producir más crías o crías de mayor peso.
 - d) Evaluar el esfuerzo reproductor por cría mediante el índice esfuerzo reproductor por cría.
 - e) Determinar si existe influencia de caracteres de la hembra, como tamaño y peso, en el esfuerzo de producir una cría.
 - f) Cuantificar la variación en tamaño y peso de las crías recién nacidas en cada nidada.

ZONA DE ESTUDIO

Ubicación de la zona de estudio

El área de estudio se localiza a 9 Km de la desviación a La Mata, sobre la carretera transístmica No. 185, cerca del poblado de Nizanda ($16^{\circ} 39' N$, $95^{\circ} 00' W$), en el municipio de Asunción Ixtaltepec, Oaxaca. El poblado de Nizanda está ubicado a 13.5 Km al oeste de Ciudad Ixtepec, a 30 Km al norte de Juchitán y a 30 Km. al sur de Matías Romero. Colinda al norte con el poblado de Chívela, al sur con el poblado de La Mata y la planicie de la Ventosa, al este con el Cerro Verde el cual forma parte de la Sierra Atravesada, siendo esta una prolongación de la Sierra Madre de Chiapas, y al oeste con el caserío de El Zapote y la Sierra de Miahuatlán. El área de estudio se encuentra ubicada en el sureste de la República Mexicana, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. (Fig. 1.2).

Clima y estacionalidad

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano. Este tipo de clima se ha clasificado como $Aw_0(w)igw$ según García (1988). La altitud de la zona varía de los 100 a los 700 msnm, siendo la altitud más frecuente la de 200 msnm. La precipitación anual es de 928.7 mm. La estacionalidad es muy marcada, existiendo una época de secas de noviembre a abril y otra lluviosa de mayo a octubre. La temperatura media anual es de 27.3°C.

Tipos de vegetación

En Nizanda están reportados ocho tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperenifolia y vegetación acuática y subacuática. Este mosaico vegetacional se da debido a las variantes litológicas, fisiográficas, edáficas, hídricas, altitudinales y de regímenes de disturbio (Perez-García *et al.*, 2001).

En Nizanda existen algunos manantiales de aguas termales en sus alrededores. No existen ríos muy caudalosos pero convergen tres arroyos. Al norte está el arroyo conocido como Río de Agua Tibia, el cual presenta un caudal de agua perenne; al este se encuentra el "Arroyo Verde", conocido también como "Mazahua" y, por el oeste está el "Arroyo Chilona". Tanto en el Arroyo Verde como en el Chilona solamente fluye caudal en temporadas de lluvias abundantes.

Descripción de los transectos

Con el objetivo de capturar iguanas, se recorrieron dos transectos que se llamaron Cerro Verde y Tilo-Camerino. Ambos transectos abarcaron principalmente campos de cultivo, selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia. La perturbación a causa de la actividad del hombre sólo es notoria a las orillas de los cerros, donde están ubicados los campos de cultivos de maíz y calabaza.

Cerro Verde. Este transecto se ubicó al este de Nizanda, comprendió terrenos pertenecientes al municipio de Ixtaltepec. Su longitud fue de 5 Km, abarca 21 milpas en donde se practica una siembra de temporal, dos de ellas llevan varias temporadas sin ser sembradas, presentando arbustos espinosos de hasta 2 m de altura. Aquí se identificaron cuatro ponederos que son sitios de anidación específicos que ocupan las iguanas para ovipositar. Las milpas están delimitadas por el arroyo Mazahua, el cual en la época de secas sólo tiene agua en lugares específicos; en estos sitios el tipo de vegetación predominante es el bosque de galería. En las faldas del cerro el tipo de vegetación existente es selva baja caducifolia y selva baja espinosa con cactáceas columnares. La captura de hembras grávidas en este transecto se realizó en la ladera del Cerro Verde y en las milpas ubicadas a la falda del cerro (Fig. 1.3 A).

Tilo-Camerino. Este transecto se ubicó hacia el oeste de Nizanda, comprendió terrenos pertenecientes tanto al municipio de Ixtepec como al municipio de Ixtaltepec. La longitud del transecto fue de 7 Km hasta el aguaje (Fig. 1.3 B). A 6 Km de Nizanda se encuentra la desviación que conduce al Cerro de Tilo, el cual

está a dos kilómetros de la milpa de Camerino. Este transecto abarca 30 milpas, cuatro de estas milpas ya no son ocupadas para cultivo y tienen arbustos espinosos (acahual) de hasta 2 m de altura. Las milpas y la vereda hacia el Cerro de Tilo están delimitadas en uno de sus extremos por el arroyo Chilona el cual sólo lleva agua en la época de lluvias (junio a septiembre) y en el otro por las laderas de los montes. Plantas y arbustos espinosos bordean el extremo de la milpa más cercano al arroyo. El camino que conduce al Cerro de Tilo está dominado por arbustos espinosos en casi todo el trayecto; se presenta vegetación de selva baja caducifolia y selva baja espinosa en la ladera de los montes. La captura de las hembras grávidas en este transecto se realizó tanto en las milpas como en la falda de los montes.

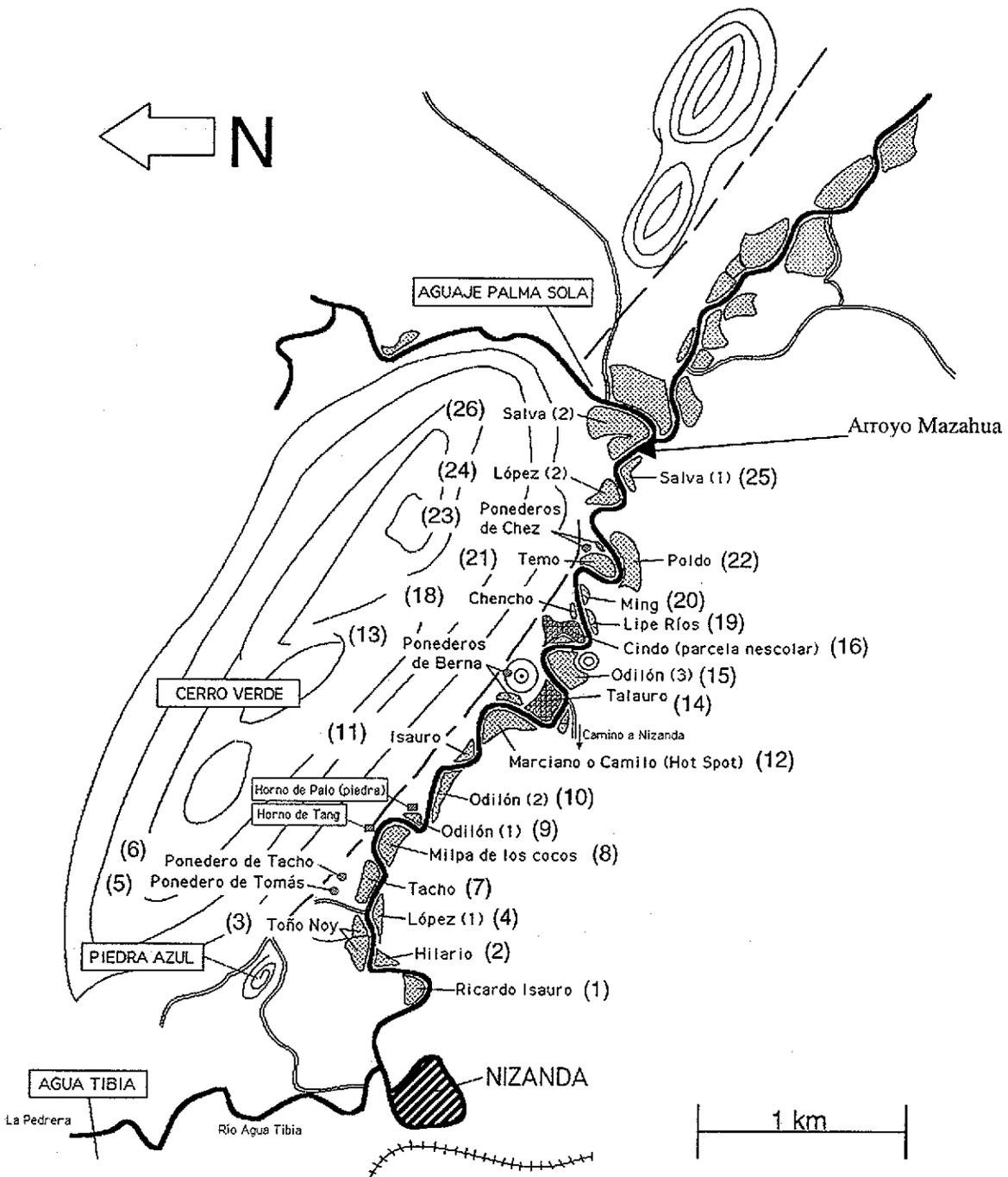


Figura 1.3 A. Transecto Cerro Verde. Se muestra el Cerro Verde, en línea obscura se representa el arroyo Mazahua, se enumeran en orden progresivo cada una de las milpas así como el nombre que reciben. Se muestra la ubicación de los 4 ponederos (ver texto).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

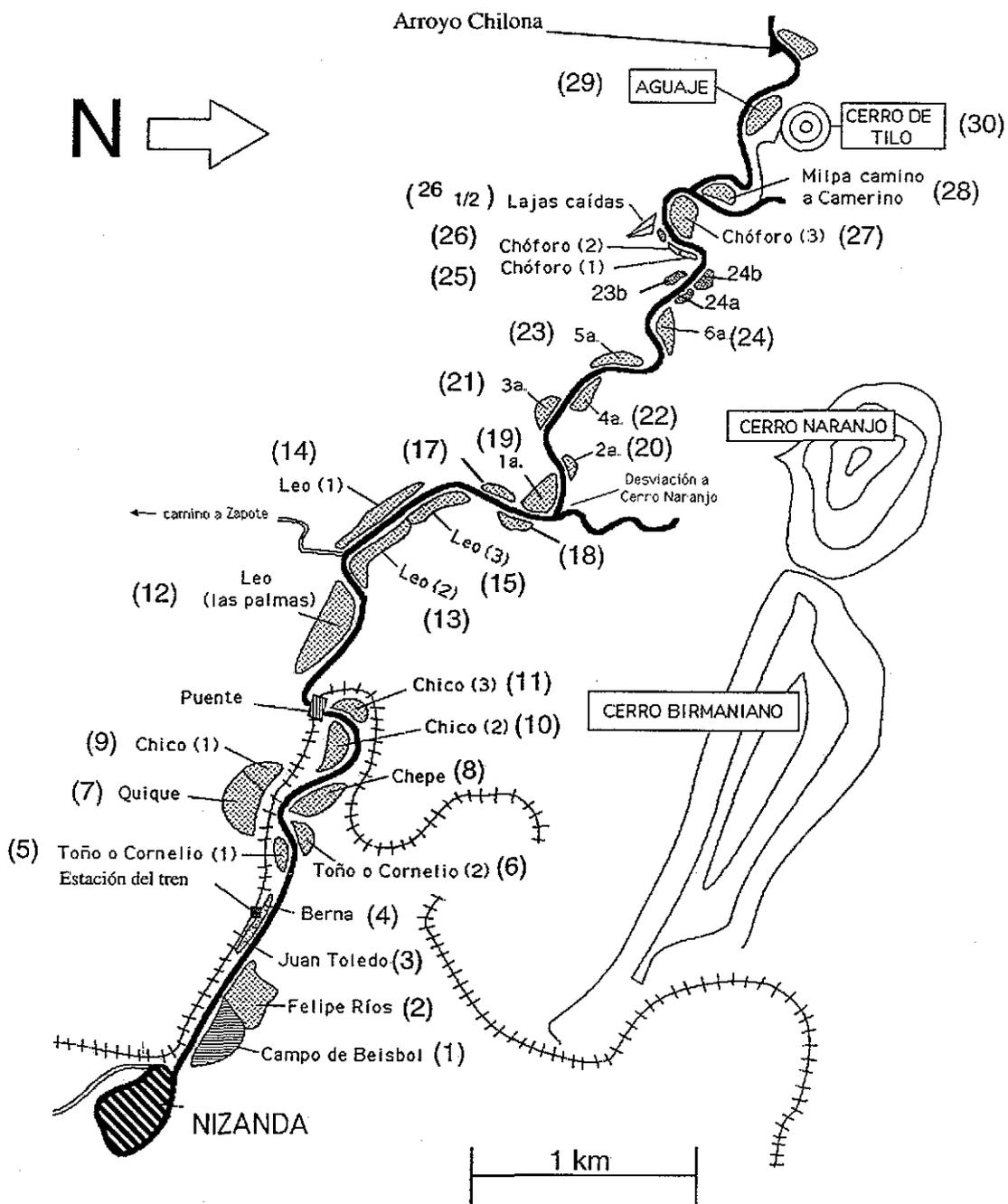


Figura 1.3 B. Transecto Tilo-Camerino. En línea obscura se representa el arroyo Chilona, se enumeran en orden progresivo cada una de las milpas así como el nombre que reciben.

EXPLOTACIÓN DE LA IGUANA NEGRA EN NIZANDA

Época de cacería

Aunque la extracción de iguanas silvestres es constante durante todo el año, su cacería se vuelve más intensa en dos periodos del año. El primer periodo comienza durante la época de anidación de las hembras grávidas que ocurre a mediados de marzo y principios de abril, durante este período el cazador atrapa hembras que no han ovipositado. El segundo periodo ocurre en los meses de octubre y noviembre, cuando las iguanas adultas están en período de cortejo, en este período, el cazador atrapa tanto a hembras como a machos adultos, ya que ambos tienen el mismo valor económico. Tanto las hembras como los machos son destinados ya sea para consumo familiar o para comercialización.

En los meses intermedios, la cacería de iguana disminuye, pero no cesa puesto que representa una forma de obtener alimento a bajo costo para varias personas de las comunidades de El Zapote y Nizanda.

Impacto de la cacería sobre la población de iguanas

El impacto que tiene la cacería sobre la población de iguanas en esta parte del país se desconoce, aunque es posible que sea muy alto, ya que es una actividad que se ha practicado durante largo tiempo y que además coincide con los momentos clave de la población, como son el período de cortejo y el de oviposición.

Reynoso-Rosales (2000) supone que la población de iguanas de Nizanda se ha podido mantener gracias a la inmigración de iguanas de otras localidades. Según comentarios de los cazadores, cada vez es más difícil encontrar iguanas en

las zonas donde anteriormente eran fácilmente capturadas, por lo que el área de caza se ha extendido paulatinamente hacia lugares que anteriormente no se utilizaban por su lejanía.

Una acción que agrava más este problema es el hecho de que la iguana en esta región representa un producto de libre adquisición y entra en el esquema de uso tradicional del recurso de SEMARNAT, por lo que no existe ningún tipo de restricción para obtenerla, además de que no hay proyectos locales dirigidos a regular o impedir su extracción.

Una consecuencia asociado al tipo de explotación que ha sufrido la población de iguanas negras, es la continua alteración de la estructura y composición de la población. Además de la consecuencia biológica, existe una consecuencia de tipo cultural asociada a la desaparición de este animal, ya que dejaría sin sustento económico a las familias y sin la posibilidad de obtener proteínas animales a bajo costo. Cabe señalar que el consumo de la iguana negra se encuentra muy arraigado en la cultura gastronómica de las comunidades rurales de esta región. El conocer los aspectos reproductores de este reptil podrá ser útil al momento de implementar programas dirigidos a matizar el efecto de la cacería sobre la población de iguanas.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Hidalgo V. y Reynoso-Rosales, V. H. 1998. Aspectos reproductivos de la iguana negra, *Ctenosaura pectinata* en una población sujeta a alta incidencia de caza en el Istmo de Tehuantepec. P.15. En Memorias de la V Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.
- y Reynoso, V.H. 2000. In the black iguana *Ctenosaura pectinata* the reproductive effort is assigned to increase both the clutch size and the egg mass of its progeny. P. 68. En 80th Annual Meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologist.
- Álvarez del Toro, M. 1969. Los reptiles de Chiapas. Publicaciones del Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, México.
- Arcos, G. J. L., P. M. A. Cobos, Reynoso, R. V. H., Mendoza, M. G. D. y Clemente, S. F. 2001. Crecimiento de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) criadas bajo condiciones de cautiverio. Pp. 42-45. En Memorias del IV Taller Nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio.
- Burghardt, G. M. y Rand, A. S. 1982. Iguanas of the World: their behavior, ecology and conservation. Noyes publs, Park Ridge New Jersey.
- Bustos-Zagal, M. G. y Castro-Franco, R. 1996. La iguana fuente tradicional de alimentos con potencialidad económica. Pp. 159-165. En Monroy R., S. S. Alarcón y H. Colín (Eds.) Antología I Tópicos Selectos de Biología. UAEMor. México.

- Casas-Andreu, G. y G. Valenzuela-López. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx. Ser. Zool. 2: 253-262.
- Dobzhansky, T. H. 1950. Evolution in the tropics. Am. Sci. 38: 209-221.
- Duvall, D., L. J. Guillette jr. y R. E. Jones. 1985. Environmental Control of Reptilian Reproductive Cycles. Vol. 13, Pp. 201-231. En C. Gans y W. R. Dawson, (Eds.) Biology of the Reptilia. Academic Press, London and New York.
- Evans, L. T. 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. Am. Mus. Nov. 1493: 1-26.
- Fitch, H. S. y R. W. Henderson. 1977. Age and sex differences, reproduction and conservation of *Iguana iguana*. Milwaukee Public Museum. Contributions in Biology and Geology 13: 1-21.
- y — 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. Univ. Kans. Sci. Bull. 51: 483-500.
- , —, y D. M. Hillis. 1982. Exploitation of iguanas in Central America. Pp. 397-417. En G. M. Burghardt y A. S. Rand. (Eds.) Iguanas of the World: their behaviour, ecology and conservation. Noyes publs, Park Ridge, New Jersey.
- Flores-Villela, O. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- 1993. Riqueza de los anfibios y reptiles. Ciencias 7: 33-42.

- y Gerez, P. 1988. Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. INIREB-Conservación Internacional, México.
- Gadgil, M. y Solbrig, O. T. 1972. The concept of r and K selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.* 96: 361-373.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Offset Larios, S. A. México.
- King, C. E. y W. W. Anderson. 1971. Age specific selection. II. The interaction between r and k during population growth. *Am. Nat.* 105: 137-156.
- Köhler, G. 1995. De soorten Zwarte Leguanen (*Ctenosaura*). *Lacerta* 54: 13-28.
- y B. Streit. 1996. Notes on the systematic status of the taxa *acanthura*, *pectinata* y *similis* of the genus *Ctenosaura* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Senckenbergiana biologica* 75: 33-43.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- Perez-García, E. C. Gallardo y J. Meave. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- 1972. r and K - selection or b and d selection? *Am. Nat.* 106: 581-588.
- Reynoso-Rosales, V. H. 2000. Cazando iguana negra: un problema mayor del que parece. P. 1. En Memorias de la 6ª Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.

- , Celorio-Mancera, M. P. y González-Monfil, G. 2000. Aspectos de conducta alimentaria en neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). P. 54-55. En Memorias de la 6ª Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.
- y O. Salvatore-Olivares. 2001. Desplazamiento de crías recién nacidas de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) inmediatamente después de abandonar sus nidos. P. 35-36. En Memorias del IV Taller Nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio,
- Salas-Tapia, H., Reynoso-Rosales, V. H. y Aguirre-Hidalgo, V. 1999. Estudio preliminar sobre la determinación de edad en una población de iguana negra *Ctenosaura pectinata*. P. 147. En Libro de resúmenes del XV Congreso Nacional de Zoología. Sociedad Mexicana de Zoología, A. C.
- y Reynoso-Rosales, V. H. 2000. Estructura de edad de una población de iguana negra *Ctenosaura pectinata*. P. 51. En Memorias de la 6ª Reunión Nacional de Herpetología. Sociedad Herpetológica Mexicana. A.C.
- Salvatore-Olivares, O. M. 2001. Patrones de dispersión de neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Sánchez, J. 1992. Hábitos alimentarios del garrobo o iguana negra, *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Iguanidae), en la región de la presa Zicuirán, Municipio de la Huacana, Michoacán, Tesis de Licenciatura Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México Michoacán.

- Tinkle, D. W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* 103: 501-516.
- , H. M. Wilbur y S. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Trockmorton, G. 1973. Digestive efficiency in the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Copeia* 431-435.
- Valenzuela-López, G. 1981. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en la costa de Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Werner, D. I. 1987. Manejo de la iguana verde en el bosque tropical. *Interciencia* 12: 226-229.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pp. 119-141 En G. M. Burghardt y A. S. Rand. (Eds.) *Iguanas of the world: their behaviour, ecology and conservation*. Noyes pubs, Park Ridge, New Jersey.

CAPÍTULO 2

TAMAÑO DE LA NIDADA DE LA IGUANA NEGRA

(Ctenosaura pectinata)

INTRODUCCIÓN

Tamaño de la nidada

El número de descendientes por evento reproductor es un aspecto importante en las estrategias reproductoras de los seres vivos (Roff, 1992). Posiblemente el primer trabajo que consideró este aspecto fue el de Salisbury (1942) realizado en plantas. Pero fue Lack (1947) quien propuso la primera hipótesis que trata de explicar los factores que determinan el tamaño de la nidada en aves. Este autor postuló que el tamaño óptimo de la nidada es el que deja la mayor cantidad de juveniles posibles, por lo que este número será favorecido por la selección natural.

A partir de este postulado se han generado una serie de paradigmas enfocados a explicar qué fuerzas selectivas y en qué sentido actúan para determinar la cantidad y el tamaño de las crías producidas (Smith y Fretwell, 1974; Brockelman, 1975; Ferguson *et al.*, 1982; Rand, 1982; Parker y Begon, 1986; Boyce y Perrins, 1987; Congdon y Gibbons, 1987; Lloyd, 1987; McGinley *et al.*, 1987; Winkler y Wallin, 1987; Price y Liou, 1989; Cook *et al.*, 1990; Wootton *et al.*, 1991). Cabe señalar que el postulado de Lack tuvo gran influencia no sólo en los estudios con aves, sino también en los trabajos realizados en animales que no presentan cuidado parental, como son algunos insectos y reptiles (Parker y Courtney, 1984; Stamp, 1980).

Los trueques de historia de vida en el tamaño de la nidada

Otra manera en que se ha abordado el estudio del tamaño de la nidada es utilizando el concepto de trueques de historia de vida (trade-offs). El postulado de los trueques toma como punto de partida la idea de que el tamaño de la nidada es importante al conferir un costo importante para la hembra, ya sea como gasto energético o como riesgo de mortalidad (Madsen y Shine, 1993). Brockelman (1975) hace énfasis en el punto de que la adecuación se incrementa a través de producir el máximo número de descendientes compatibles con el nivel óptimo de recursos, pero dando importancia no a la cantidad máxima de crías que se pueden dejar, sino a la adecuación esperada para cada cría.

Posteriormente se ha demostrado que el número de descendientes puede ser afectado en mayor o menor medida por factores ecológicos, anatómicos, fisiológicos y filogenéticos o por una combinación entre ellos y con cierto intervalo de variación (Seigel y Ford, 1992).

ANTECEDENTES

Tamaño de la nidada en lagartijas

La variabilidad en la fecundidad que presenta este grupo de reptiles es muy alta. El número de descendientes que puede dejar cada hembra por evento reproductor fluctúa desde un neonato, como en *Anolis* spp., dos como en los geckos y hasta más de 80 huevos, como en la iguana verde *Iguana iguana* y la iguana rayada *Ctenosaura similis* (Fitch, 1985).

El grupo de las lagartijas ha sido muy utilizado para desarrollar una gran cantidad de trabajos sobre el tamaño de la nidada. En muchos de ellos se menciona que la variabilidad existente en este atributo es consecuencia de una serie de factores tanto ecológicos (tipo de hábitat, disponibilidad de alimento, tipo de ambiente, altitud y latitud), anatómicos (tamaño y forma de la hembra), fisiológicos (número de lechos germinales, atresia folicular y niveles hormonales) y filogenéticos (Jones *et al.*, 1982; Vitt y Price, 1982; Fitch, 1985; Dunham *et al.*, 1988; Sinervo y Litch, 1991; Miles y Dunham, 1992; Sterns, 1992; Méndez-de la Cruz, *et al.*, 1993), actuando tanto a escala inter como intrapoblacional.

Shine y Greer (1991) comentan que se han planteado numerosos modelos sugiriendo las condiciones que influyen en la alta o baja fertilidad, pero es con ellos que se hacen explícitas las determinantes directamente relacionadas con la varianza en este carácter. Ellos identifican cuatro aspectos: 1) poca variabilidad en el tamaño promedio de la nidada, 2) poca variabilidad en el tamaño de las hembras adultas, 3) un tamaño pequeño de las hembras al llegar a la primera reproducción y 4) una baja variabilidad ambiental. Estos autores corroboraron sus suposiciones utilizando como modelo de estudio a scíncidos australianos de 18 géneros.

En los últimos años, los trabajos en los que se ha determinado el carácter tamaño de la nidada en reptiles han contribuido en gran medida al conocimiento de la biología reproductora de algunas especies, sin embargo, todavía falta conocer cuántos descendientes pueden dejar otras especies y cuáles factores influyen directamente sobre este carácter.

Tamaño de la nidada en iguanas

Entre los iguaninos se han realizado trabajos para conocer el tamaño de la nidada en *Iguana iguana* (Rand, 1984). Sobre la iguana negra, *Ctenosaura pectinata*, existen pocos estudios que reporten el número de huevos que una hembra pone por evento reproductor (Cuadro 2.1).

Un problema presente en la mayoría de los estudios en los que se registra el tamaño de la nidada es que este carácter de historia de vida generalmente se analiza de forma secundaria al objetivo principal del trabajo, por lo que no hay homogeneidad en la manera de registrarlo, y por lo tanto, limita su uso en trabajos comparativos

Cuadro 2.1. Datos reproductores de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*.

Lugar	Madre		Crías		Referencia	
	Peso (g)	Tamaño (cm)	Nidada	Peso (g) LHC (cm)		
Michoacán	-	120c/cola	38	5	5.4	Alvarado-Díaz y Suazo-Ortuño, 1996
Morelos	-	17-28 (26)	30-50 (35)	5.2	5.49	Bustos-Zagal y Castro-Franco, 1997
Acapacingo Morelos	-	-	49	-	-	Evans 1951
Chacahua Oaxaca	-	-	(35)	-	5.7	Cruz y Teahulos, 1996

Promedios en paréntesis, LHC= longitud hocico-cloaca.

OBJETIVOS

En este trabajo se pretende:

- 1) Determinar el tamaño de la hembra al momento de la reproducción, su peso después de la oviposición, el peso de la nidada y el tamaño de la nidada en hembras adultas.
- 2) Establecer el período de incubación de los huevos en condiciones seminaturales.
- 3) Cuantificar la tasa de sobrevivencia durante la transición huevo-cría en condiciones seminaturales.
- 4) Evaluar la relación entre el tamaño de la madre y el tamaño de la nidada.

MÉTODOS

Captura y manejo de hembras grávidas

Se obtuvieron datos de hembras grávidas capturadas en los transectos de Cerro Verde y Tilo-Camerino (ver Figuras 1.3 A y 1.3 B) entre los meses de marzo y abril de 1998 y 1999. Todas las hembras capturadas fueron adultas grávidas a punto de ovipositar y atrapadas cerca de las milpas. Para la captura de los ejemplares, se utilizaron las técnicas empleadas por los cazadores de la región, ya sea con una cuerda con nudo corredizo, sacándolas del nido antes que desovara o ayudándose de perros cazadores entrenados.

Para cada hembra se registraron datos de longitud hocico-cloaca (LHC, cm), longitud de la cola (LC, cm) y peso (g). Cuando fue posible, se registraron los mismos datos para las iguanas atrapadas por los cazadores, anotando además el sitio de captura y tiempo de cacería. En el caso de no capturar viva a la iguana se registró su tamaño, peso, número de huevos y peso de la nidada.

Las hembras capturadas fueron mantenidas en jaulas individuales de 1 x 1.05 x 1 m (Fig. 2.1). Cada jaula tenía un montículo de tierra húmeda de río, previamente desinfectada con cloro, y una teja semienterrada por donde, en la mayoría de los casos, la hembra comenzó a rascar para formar la cámara de oviposición. El número de hembras grávidas mantenidas hasta el desove fue de 28 en 1998 y 20 en 1999. Posterior al desove, cada hembra fue marcada de forma individual, utilizando como marcas cuentas de chaquiras de diferentes colores cocidas en el primer tercio de la cola (Fisher y Muth, 1989), y números gravados con calor en uno de los lados del cuerpo. Además, se les pintó el cuello con

pintura de aceite para su inmediato reconocimiento con el objetivo de evitar la recaptura por parte de los cazadores. Cada una de las hembras marcadas se liberó cerca del sitio en que fue capturada.

Tiempo de incubación de los huevos

Para determinar el tiempo de incubación de los huevos se tomó como fecha de puesta el día en que la hembra salió del nido, y como fecha de eclosión el día en que las crías salieron del nido. Con este método no se puede conocer el tiempo real de incubación de los huevos, pero da una buena aproximación del período requerido para la eclosión de las crías. Dado el poco conocimiento que se poseía sobre las variables de temperatura y humedad requeridas para el éxito en la eclosión, se decidió no modificar o perturbar el lugar en que la hembra depositara los huevos. Lo anterior permitió una buena incubación de las nidadas, pero no fue posible evaluar temperatura y humedad de los nidos.

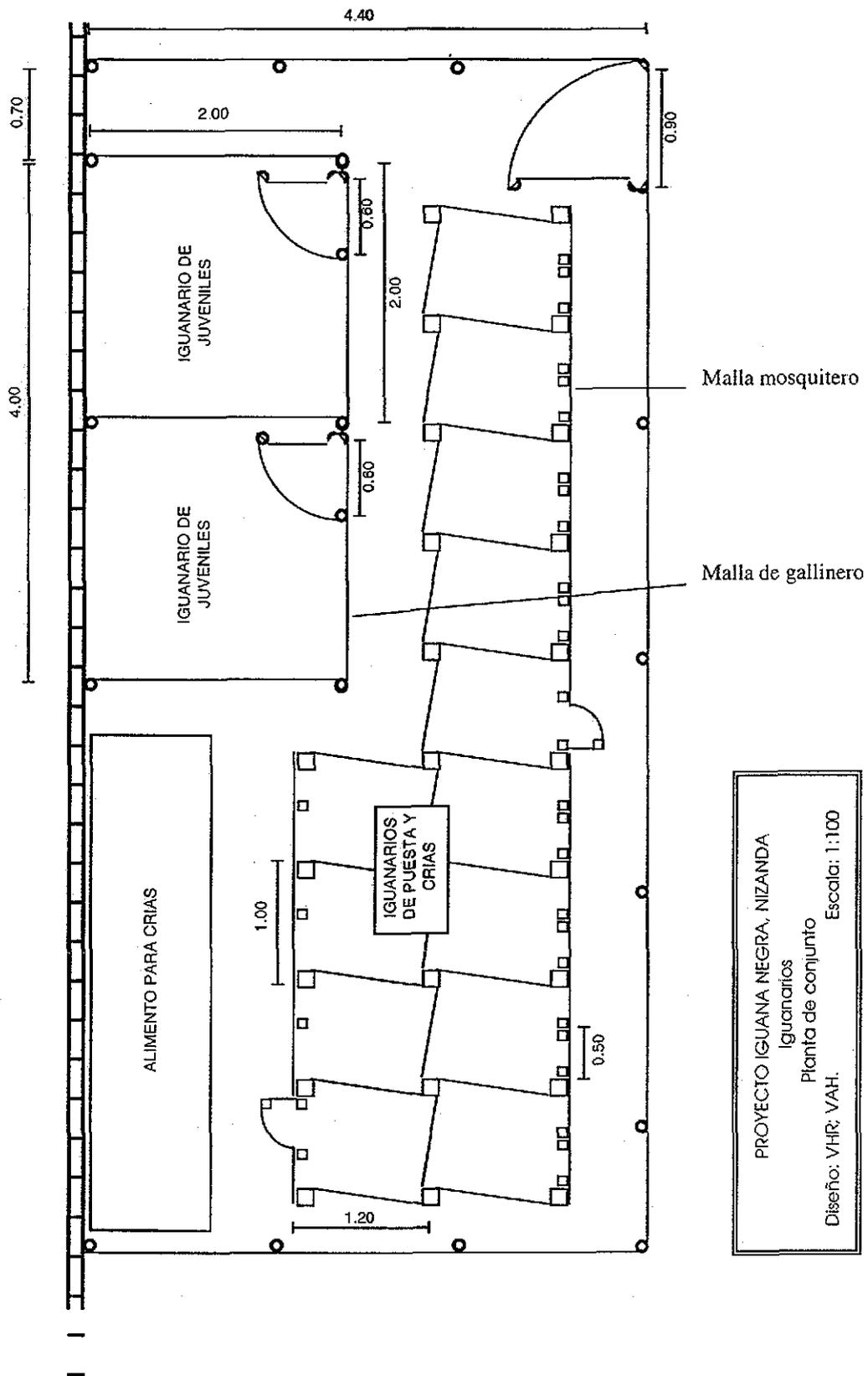


Figura 2.1. Jaulas individuales utilizadas para mantener a las hembras grávidas hasta el momento de la oviposición.

Tamaño de la nidada y manejo de crías nacidas en cautiverio

Para conocer el tamaño de la nidada en *Ctenosaura pectinata* se escarbó en cada una de las jaulas al nacimiento de las crías, buscando el sitio donde la hembra depositó los huevos. Una vez encontrados, se contó el número de huevos eclosionados y no eclosionados, o en su defecto el número de recién nacidos que no lograron dejar el nido. Con estos datos se determinó el tamaño de la nidada por hembra y la tasa de sobrevivencia de las crías.

Al igual que la madre, las crías se marcaron de forma individual utilizando cuentas de chaquiras de diferentes colores cocidas en el primer tercio de la cola. Las crías así marcadas fueron liberadas en los lugares donde previamente se liberaron a sus madres.

Manejo de datos y pruebas estadísticas

Los datos obtenidos por período reproductor fueron analizados en el programa Statistica v. 5.1. En este programa se calcularon las variables de pruebas de estadística descriptiva promedio, desviación estándar y error estándar en los periodos 1998 y 1999 y el modelo de regresión simple para relacionar tamaño de las nidadas con la LHC de las madres en los dos períodos de estudio.

RESULTADOS

Tamaño de hembras grávidas

Se obtuvieron datos de 188 hembras grávidas durante el período reproductor de 1998 y de 179 hembras grávidas para el período de 1999. Estos datos mostraron que las hembras inician su etapa reproductora a un tamaño de 25 cm. En esta población, el tamaño promedio (LHC) de las hembras fue de 30.48 ± 2.56 cm. (Fig. 2.2).

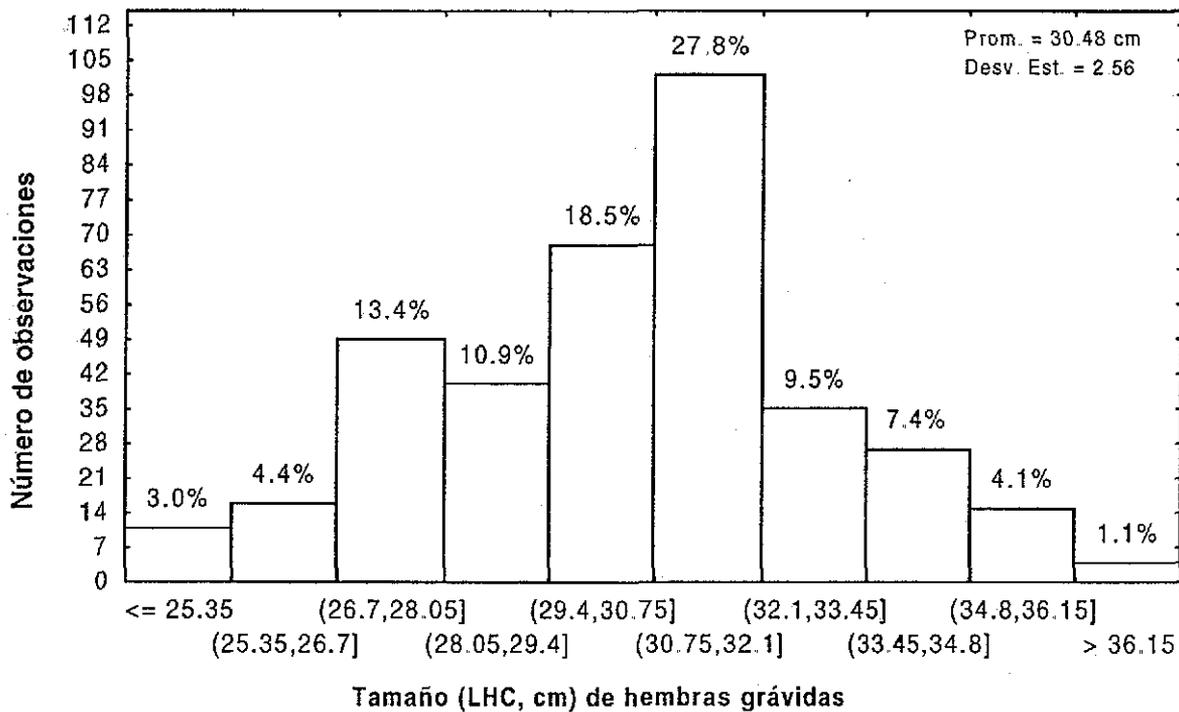


Figura 2.2. Histograma de frecuencias de tamaño (LHC) de hembras grávidas medidas en dos periodos consecutivos (1998 y 1999).

Caracteres reproductores de hembras con tamaño de nidada conocido

De las 367 hembras que los cazadores atraparon sólo fue posible obtener 75 datos de tamaño de la hembra y número de huevos, 45 datos del peso de la hembra post oviposición, 72 datos de peso de la nidada y 74 datos de tamaño de la nidada.

Talla.- De 75 registros obtenidos, la hembra más pequeña midió 25.5 cm. El tamaño más común estuvo entre 28 y 29 cm, lo que correspondió al 20.3% de los datos. (Cuadro 2.2). Sólo el 6.8% de las hembras alcanzaron la talla de 35 cm, mientras que el 13.6% midieron menos de 28 cm. La diferencia en tamaño entre la hembra más chica y la más grande fue de diez centímetros.

Peso post-oviposición.- A partir de 45 hembras, se obtuvo que el 20% tuvieron un peso post-oviposición entre 600 y 650 g. Abajo del límite inferior de una desviación estándar se registraron 11% de los datos, mientras que en el extremo superior de la desviación estándar (entre 750 y 950 g) se encontraron el 13.3% de las hembras (Cuadro 2.2).

Peso de la nidada.- Las clases de frecuencias formadas a partir de 72 nidadas tuvieron dos intervalos con mayor frecuencia. Entre ambos intervalos se agruparon casi el 30% de los datos; el primer intervalo agrupó a las nidadas que pesaron entre 180 y 200 g y el segundo intervalo a las nidadas que pesaron entre 260 y 280 g. El peso promedio obtenido de estas 72 nidadas fue de 238.52 g. La diferencia entre la menor y mayor masa fue de poco más de 240 g (Cuadro 2.2).

Tamaño de la nidada.- El tamaño promedio de la nidada obtenido a partir de 74 hembras fue de 44 huevos. Este valor no está en el intervalo con mayor frecuencia. El intervalo de mayor frecuencia fue entre 34 y 38 huevos, lo que representó el 6% de los datos. La diferencia entre la nidada más chica y la más grande es de poco más del doble (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Estadística descriptiva de caracteres reproductores de hembras con tamaño de nidada conocido durante dos períodos 1998-1999.

	N	PROM.	DESV. EST.	ERR. EST.	INTERVALO
LHC (cm)	74	30.58	2.17	0.25	25.5-35
Peso de la hembra Post oviposición (g)	45	627.18	118.12	0.35	386-925.6
Peso de la nidada (g)	72	238.52	56.58	6.66	133-375.7
Tamaño de la nidada	74	44.01	10.42	1.21	26-66

Período de incubación.- En 1998, el tiempo transcurrido entre la salida de las hembras del nido y el momento en que las crías lo abandonaron fue de 80 ± 5 días, el tiempo mínimo requerido fue de 66 días, mientras que el tiempo máximo registrado fue de 87 días. Para 1999 el tiempo promedio fue de 75 ± 5.08 días. En este año el tiempo mínimo y máximo de eclosión fue muy similar al del 1998.

Sobrevivencia en condiciones seminaturales.- La sobrevivencia de crías nacidas en las jaulas fue evaluada en 25 nidadas para 1998 y en 20 nidadas para 1999. En 1998 llegaron a eclosionar un promedio del 87% de los huevos por nidada, la mediana fue de 0.94% y la moda de 100%. En este año hubo dos nidadas que tuvieron una alta mortalidad de huevos: en una nacieron sólo dos crías de 29

huevos, mientras que en la otra nidada nacieron 14 crías de 36 huevos. En la primera nidada los huevos estuvieron casi en la superficie, por lo que es probable que su muerte se debiera a una temperatura inadecuada de incubación como producto de un mal sitio de oviposición. La segunda nidada se encontraba a una profundidad semejante a la mayoría de las nidadas, por lo que es posible que la baja sobrevivencia registrada no haya sido consecuencia del mal sitio de oviposición sino de otros factores desconocidos, entre los que no se excluye la posibilidad de que los huevos hubieran sido infértiles.

En el período reproductor de 1999 se registraron lluvias excepcionalmente abundantes. En este año el porcentaje de eclosión fue menor, sólo el 74% de los huevos, en promedio, lograron eclosionar. Cabe especificar que la mediana y la moda fueron similares a las de 1999, 90% y 100% respectivamente (Fig. 2.3A y Fig. 2.3B). En 1999, la mayoría de las nidadas donde se registró una alta mortalidad, presentaban la tierra muy húmeda, lo que posiblemente fue el factor que influyó en la baja tasa de eclosión de los huevos.

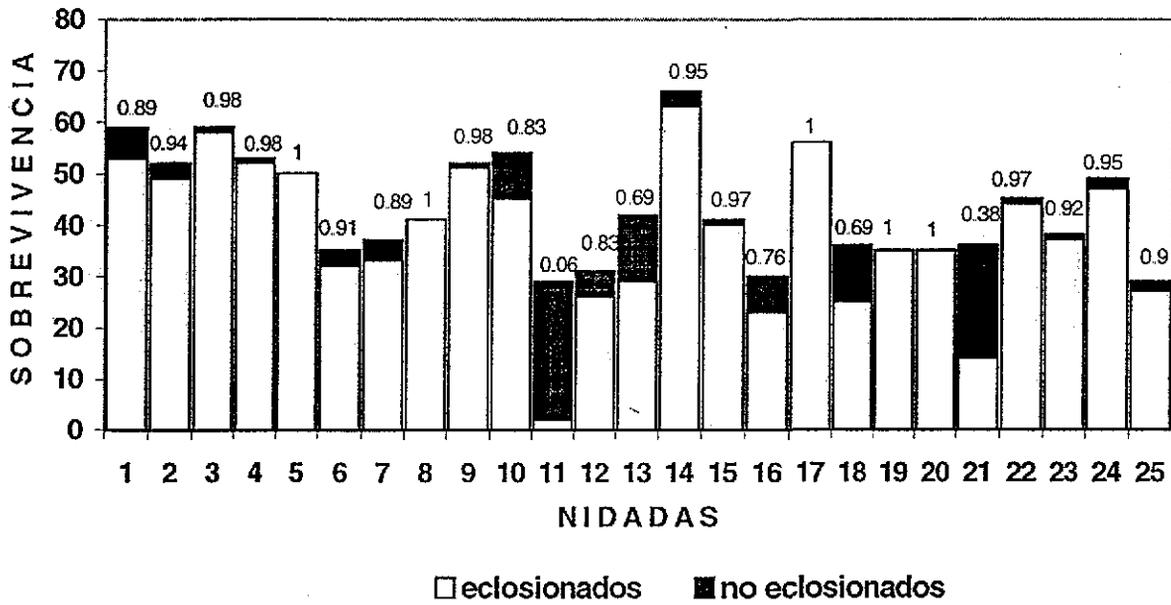


Figura 2.3A.- Número de huevos eclosionados y no eclosionados por nidada para el período reproductor de 1998. Los datos arriba de cada columna indican la proporción de huevos que eclosionaron por nidada.

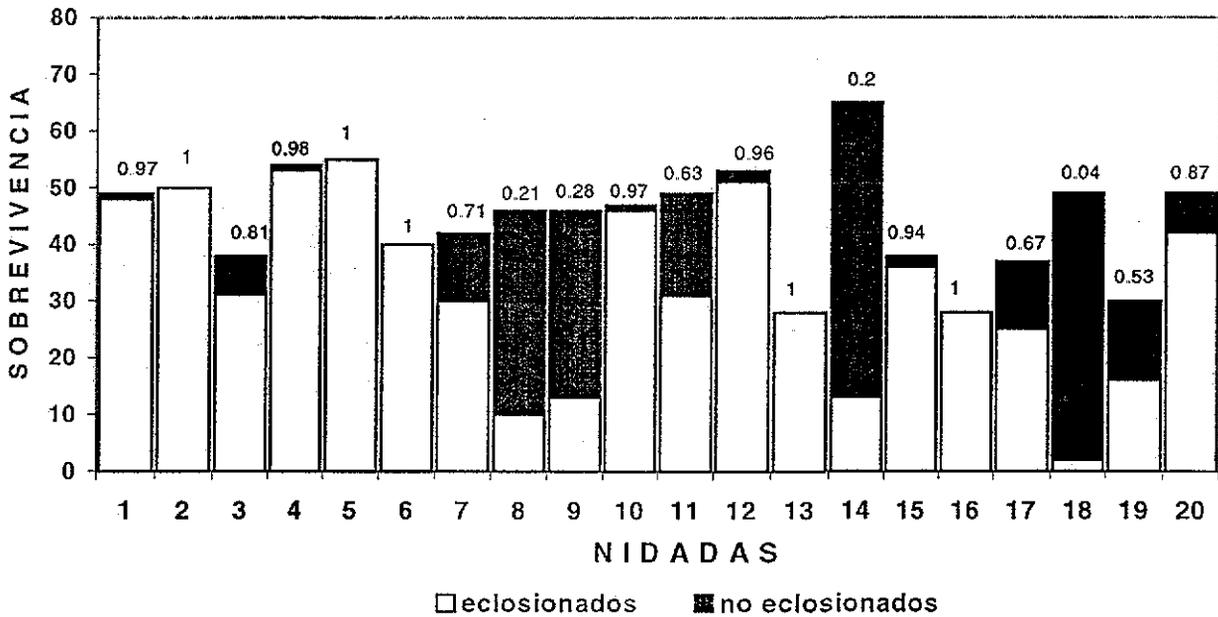


Figura 2.3B.- Número de huevos eclosionados y no eclosionados por nidada en 1999. Se indica la proporción de huevos eclosionados en cada columna.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Relación entre el número de huevos y tamaño de la madre

El análisis de regresión lineal entre el tamaño de la madre (LHC) y el tamaño de la puesta mostró que ambas variables están positivamente relacionadas ($r = 0.69$, $r^2 = 0.48$, $F_{(1, 72)} = 67.46$, $P < 0.001$, Fig. 2.4).

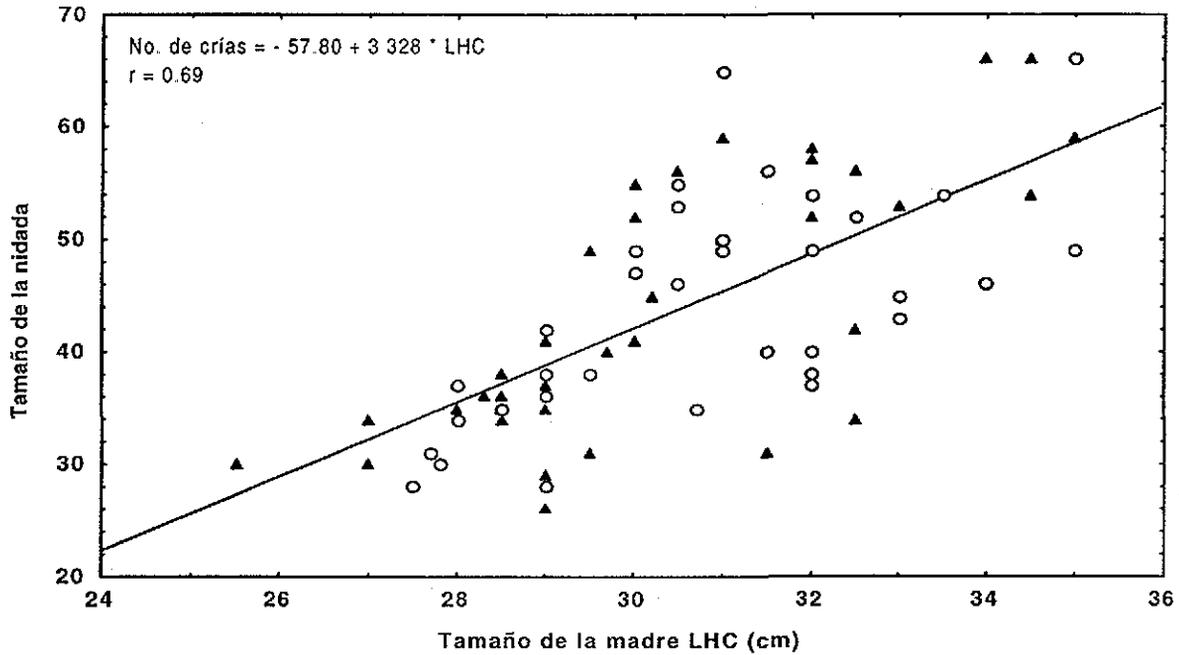


Figura 2.4.- Regresión lineal entre número de huevos y LHC en la iguana negra *Ctenosaura pectinata*. Los datos de 1998 se representan en triángulos oscuros y los de 1999 en círculos claros.

DISCUSIÓN

Incubación

Con el método de incubación utilizado en este trabajo fue posible lograr que las hembras hicieran su nido y ovipositaran exitosamente. Se logró determinar que las crías tardan en emerger del nido 80 días en promedio, es decir, cerca de 11.5 semanas. El lapso de tiempo que tardaron en emerger las crías de nuestras jaulas fue muy similar al tiempo de eclosión en condiciones naturales, ya que en las mismas fechas se empezaron a observar crías silvestres recién nacidas, además de coincidir con el patrón general que presentan los iguaninos (ver Wiewandt, 1982).

En trabajos previos el éxito de eclosión reportado para *Iguana iguana* y *Ctenosaura pectinata* varía entre el 0% y el 100% (Bustos-Zagal y Castro Franco, 2001; Cruz y Teahulos, 1994, 2001; Villegas, 1997, 2001). En Nizanda el promedio de eclosión obtenido con el método de eclosión empleado fue entre el 74% y el 87%, con la ventaja de que se eliminó completamente el manejo de los huevos. Con el manejo de los huevos existe la posibilidad de disminuir la tasa de eclosión, problema que presentan la mayoría de los trabajos previos. El uso de los nidos artificiales como los que utilizaron Werner y Miller (1984) es útil cuando se quiere tener acceso a los huevos de forma fácil y rápida para después iniciar varias técnicas de incubación. Sin embargo, si lo que se desea es obtener la mayor cantidad de crías, sin que aumente el esfuerzo de cuidado hacia las nidadas, el método empleado en este trabajo es el adecuado, en vez de los métodos anteriormente utilizados (ollas de barro, cajas de unicel, cubetas de

plástico, cámaras de incubación). Todas estas formas de incubación implican un manejo de los huevos y una inversión tanto de dinero como de horas-hombre considerables, lo que las hace restrictivas si se desean utilizar en proyectos de conservación, manejo y/o aprovechamiento por parte de las comunidades rurales.

FACTORES QUE AFECTAN EL TAMAÑO DE LA NIDADA

Dentro de los estudios de los aspectos reproductores realizados en reptiles, un punto en que se ha realizado un intenso análisis ha sido para tratar de explicar cuáles son los factores (ambientales, ecológicos, anatómicos, fisiológicos, filogenéticos o combinación de algunos de ellos) que determinan la cantidad de descendientes que pueden tener los distintos grupos de reptiles.

Para este trabajo, no se determinó el efecto que tienen los factores fisiológicos sobre *C. pectinata*, aunque se plantea cuál puede ser su influencia sobre el tamaño de la nidada.

Factores anatómicos

Tamaño de la hembra.- Un carácter estrechamente relacionado con la reproducción es el tamaño del organismo, principalmente porque afecta una serie de factores fisiológicos, morfológicos y de historias de vida. Este carácter ha sido utilizado para explicar gran parte de las estrategias de historia de vida de un organismo.

En el grupo iguaninae se ha observado que la cavidad abdominal de las hembras ovígeras está completamente ocupada por los huevos, sin espacio siquiera para el alimento (Rand, 1984). Al comparar la cantidad de huevos de

hembras grávidas de *Iguana iguana* de distintas regiones geográficas, Rand (1984) propuso que en esta especie la limitante en el número de huevos es el espacio de la cavidad abdominal, y no la disponibilidad de alimento; esta misma idea también fue postulada para varias especies de la familia Iguanidae (Rand, 1982). Probablemente lo mismo ocurre en las hembras grávidas de *C. pectinata* de Nizanda, ya que también su cavidad abdominal estuvo completamente ocupada por huevos en el oviducto.

El tamaño de la hembra también influye en la cantidad de huevos que dejan. En *Iguana iguana* se ha determinado que existe una relación entre número de huevos y tamaño de la hembra (Rand, 1984). En las hembras grávidas de *C. pectinata* de Nizanda también se encontró que su tamaño influye directamente sobre su fertilidad. La hembra grávida más pequeña midió 25 cm y ovipositó 30 huevos mientras que la hembra más grande midió 37.5 cm y ovipositó 62 huevos; la cantidad máxima de huevos registrada durante los dos períodos de estudio (1998 y 1999) fue de 66 huevos en una hembra de 35 cm.

Esta amplia variabilidad en la fertilidad de las hembras de esta especie de la misma población puede ser explicada a través de los postulados de Shine y Greer (1991), quienes propusieron que las especies con alta fertilidad presentan una alta variabilidad en el tamaño promedio de la nidada, alta variabilidad en el tamaño de las hembras adultas, tienen un tamaño grande al llegar a la primera reproducción y se encuentran en ambientes heterogéneos, en comparación con las especies que tienen poca variabilidad en la fertilidad.

Además del tamaño, es posible que la variabilidad microambiental en la que se desarrolla cada individuo, la densidad poblacional o aún la experiencia

nutricional sean las que ocasionen la variación en el tamaño de la puesta entre hembras de tamaño similar. Andrews (1979) propuso que el tamaño de la madre está influenciado por una serie de factores tanto genéticos como ambientales, mientras que el tamaño de la nidada no está sujeto a esos mismos factores.

Factores que influyen sobre la variabilidad en la fertilidad.- Andrews (1979) y Fitch (1985) postularon que la mayor variabilidad en el número promedio de descendientes entre poblaciones, se debe a la varianza del tamaño del cuerpo. Rand (1984) menciona la probabilidad de una influencia geográfica, la cuál ocasionaría diferencias en el tamaño de hembras adultas entre poblaciones de *I. iguana*, y por ende, en el tamaño de nidada.

Al comparar a hembras de *C. pectinata* de dos poblaciones (Nizanda y Morelos) se observaron diferencias interpoblacionales (comparaciones con otras poblaciones no fueron factibles debido a la falta de datos). Bustos-Zagal y Castro-Franco (1997) reportaron que las hembras de Morelos tienen un tamaño promedio de 26 cm de LHC y ovipositan 35 huevos en promedio; mientras que la función de la figura 2.5 que relaciona el tamaño y número de huevos en las hembras de Nizanda señala que para ese tamaño el número de huevos debería ser de 27. Tampoco es igual el tamaño promedio de las madres reproductoras entre las poblaciones de Morelos y Nizanda. La hembra más pequeña de Morelos midió 17 cm, mientras que la de Nizanda midió 25.5 cm; la hembra más grande de Morelos midió 28 cm y la de Nizanda midió 37.5 cm, existiendo una diferencia de 4.4 cm en el tamaño promedio entre ambas poblaciones, siendo más grandes las hembras de Nizanda.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Son necesarios trabajos comparativos entre diferentes poblaciones de *C. pectinata* para determinar los factores que modifican el tamaño de la nidada y los que ocasionan la diferencia en número de huevos entre hembras de tamaño similar de la misma población.

Considerando a los factores ambientales, un evento que se ha postulado como importante en su efecto sobre la reproducción, es la disponibilidad de alimento (Hahn y Tinkle , 1965; Ramírez-Bautista, 1995), ya que puede afectar dos componentes: la fertilidad y la tasa de crecimiento (Ballinger, 1977; Dunham, 1982).

Disponibilidad de alimento.- En los iguaninos, las evidencias de reducción en las tasas de alimentación durante el período reproductor han sido registradas para *Cyclura carinata*, *Dipsosaurus dorsalis* e *Iguana iguana* (Iverson, 1979; Norris, 1953; Rand, 1978). En la población estudiada no se midió directamente la disponibilidad de alimento pero sí se observó una gran variabilidad en el peso post oviposición de las hembras, lo cual puede ser un indicativo de la condición de la hembra antes de iniciar su reproducción.

Con respecto a la variación temporal del tamaño de nidada a consecuencia del alimento, Ballinger (1977) registró una relación directa entre la cantidad de alimento y el tamaño de nidada en *Urosaurus ornatus*; esto mismo ocurre en *Sceloporus merriami* y *U. ornatus* (Dunham, 1978 y 1982). Por otro lado Cook *et al.* (1990) especifican que aunque existe esta relación, el tamaño de nidada no aumenta constantemente aún cuando la disponibilidad de alimento aumenta, es decir, existe un límite en este aspecto reproductor. La iguana negra *C. pectinata*

puede aprovechar varios tipos de alimentos (diferentes estructuras de plantas, artrópodos, pequeños vertebrados y aún huevos de aves y otros reptiles; Valenzuela-López, 1981, Reynoso-Rosales *et al.*, 2000), y no está restringida a un tipo específico de ambiente. Con ésta conducta alimentaria es probable que la disponibilidad de alimento no sea el principal factor que límite la cantidad de huevos que la hembra puede dejar por evento reproductor.

Depredación

En Nizanda se observaron lagartijas (*Cnemidophorus* sp., *Basiliscus vittatus*, juveniles de iguanas *Ctenosaura pectinata*); aves (calandrias: *Icterus pustulatus*) y serpientes (bejuquillo: *Oxybelis aeneus*) alimentándose de crías recién nacidas de *C. pectinata* (Salvatore-Olivares, 2001). También se tiene conocimiento de la existencia de lagartijas como el escorpión (*Heloderma horridum*), serpientes como limacoa (*Trimorphodon biscutatus*), chatilla (*Porthidium dunnii*), *Loxocemus bicolor*, aves como el zanate (*Quiscalus mexicanus*), cernicalos (*Falco sparverius*), aguililla (*Buteos* sp.), correcaminos (*Geococcyx* sp.), tapacaminos (*Conophis* sp.); y mamíferos como zorra (*Urocyon cinereoargenteus*), tejón (*Nasua* sp.), zorrillo (*Conepatus* sp. y *Mephitis* sp.), tlacuache (*Didelphis virginiana*), leoncillo (*Felis yagouaurundi*), cerdos, gatos y perros, que depredan iguanas de todos los géneros y edades. El hombre es otro de los animales que caza a esta iguana (Suazo-Ortuño y Alvarado-Díaz, 1996).

Factores fisiológicos

En el caso de las lagartijas, el momento en que deben regular el tamaño de la nidada es antes de depositar los huevos, ya que después no pueden incrementar su inversión parental (Nussbaum, 1981). A nivel fisiológico, la forma de controlar el tamaño de la nidada antes de que los folículos se desarrollen en oviducto es por medio de la atresia folicular. Por este medio se puede disminuir la cantidad de huevos si no hay la suficiente energía para producir un huevo con el suficiente material para ser viable (Byskov, 1978). La ocurrencia de esta forma de regulación ya ha sido demostrada en ciertas especies de lagartijas, pero su influencia variará, dependiendo de la especie y de cada ciclo reproductor, a consecuencia de los estímulos ambientales presentes (Méndez de la Cruz *et al.*, 1993).

No se han realizado estudios histológicos para conocer la forma en que influye la atresia folicular en *C. pectinata*, pero, dado que se ha visto una gran cobertura de huevos dentro de la cavidad abdominal en las hembras, y que además pueden tener una amplia gama de recursos alimentarios, es probable que si existe el fenómeno de atresia, ésta no reduzca de manera importante la producción de huevos.

LITERATURA CITADA

- Alvarado-Díaz, J. y Suazo-Ortuño, I. 1996. Las iguanas de México. Historia natural y conservación. Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo, México Michoacán.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Boyce, M. S. y C. M. Perrins. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142-153.
- Brockelman, W. Y. 1975. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *Am. Nat.* 109: 677-699.
- Bustos-Zagal, M. G. y R. Castro-Franco, 1997. Biología reproductiva de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*. P. 15. En Memorias del XIV Congreso Nacional de Zoología, Sociedad Mexicana de Zoología, A. C.
- Bustos-Zagal, M. G. y R. Castro-Franco, 2001. Experiencias en la incubación de huevos de *Ctenosaura pectinata* en el estado de Morelos. Pp.10-11. En Memorias del IV Taller Nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio, SEMARNAT.
- Byscov, A. G. 1978. Follicular atresia. the vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution. R. E. Jones (Ed.) Plenum Press, New York.
- Congdon J. D. y J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 84: 4145-4147.

- Cook, F., P. D. Taylor, C. M. Francis y R. F. Rockwell. 1990. Directional selection and clutch size in Birds. *Am. Nat.* 136: 261-267.
- Cruz R. H. G y E. T. Teahulos. 1994. Notas del manejo de iguanas en cautiverio durante la etapa reproductiva en el estado de Oaxaca. Pp. 263-266. En: Memorias del XII Simposio sobre Fauna Silvestre "Gral. M. V. Z. Manuel Cabrera V. " U.N.A.M.- Gob. Del Edo. de México. Comité estatal de Parques Nacionales y de la Fauna. Toluca Estado de México.
- y — 1996. Cuatro años de estudio en iguanas: un criadero comunitario. Pp.251-255. En: Memorias del XIV Simposio sobre Fauna Silvestre Gral. M. V. Z. Manuel Valtierra V. U.N.A.M.- Gob. Del Edo. de México. Comité Estatal de Parques Nacionales y de la Fauna. Toluca Estado de México.
- y — 2001. La olla de barro como método de incubación artificial en tortuga marina, cocodrilo e iguana. Pp.14-19. En Memorias del IV Taller Nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio, SEMARNAT.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximal factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: Implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- , D. B. Miles y D. N. Reznik. 1988. Life-history patterns in Squamata reptiles. Vol. 16 pp. 441-522. En C. Gans y R. B. Huey. (Eds.) *Biology of the Reptilia*. Branta Books. New York.

- Evans, L. T. 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. Am. Mus. Nov. 1493: 1-26.
- Ferguson, G. W., K. L. Brown y V. G. DeMarco. 1982. Selective basis for the evolution of variable egg and hatchling size in some iguanid lizards. Herpetologica 38: 178-188.
- Fisher, M. y A. Muth. 1989. A technique for permanently marking lizards. Herp. Rev. 20: 45-46.
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. The Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 76: 1-76.
- Hahn, W. E. y D. D. W. Tinkle. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. Jour. Exp. Zool. 158: 79-86.
- Iverson, J. B. 1979. Behavior and ecology of the rock iguana *Cyclura carinata*. Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 24: 175-358.
- Jones, R. E., Swain, T., Guillet, L. J. Jr. Y Fitzwerald, K. T. 1982. The comparative anatomy of lizard ovaries, with emphasis on the number of germinal beds. Jour. Herp. 16: 240-252.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. Ibis. Parts I y II. 87: 302-352.
- Lloyd, D. G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. Am. Nat. 129: 800-817.
- Madsen, T. y Shine, R. 1993. Cost of reproduction in a population of European adders. Oecologia (Berl.) 94: 488-495.

- McGinley, M. A., D. H. Temme y M. A. Geber. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: Theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130: 370-398.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *Am. Nat.* 139: 848-869.
- Méndez De La Cruz, F. R., L. J. Guillette Jr. y M. Villagran-Santa Cruz. 1993. Differential atresia of ovarian follicles and its effect on the clutch size of two populations of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Functional Ecology* 7: 535-540.
- Norris, K. S. 1953. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology* 34: 265-287.
- Nussbaum, R. A. 1981. Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* Bair and Girard. *Oecologia (Berl.)* 49: 8-13.
- Parker, G. A. y Courtney, S. P. 1984. Models of clutch size in insect oviposition. *Theo. Pop. Biol.* 26: 27-48.
- Parker, G. A. y M. Begon. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Am. Nat.* 128: 573-592.
- Price, T. M. y L. Liou. 1989. Selection on clutch size in birds. *Science* 240: 798-799.
- Ramirez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F.

Rand, A. S. 1978. Reptilian arboreal folivores Pp. 115-133 En G. G. Montgomery (Ed.) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

— 1982. Clutch and egg size in brazilian iguanid lizards. *Herpetologica* 38: 171-178.

— 1984. Clutch size in *Iguana iguana* in Central Panama. Pp. 115-122. En R. A. Siegel, L. E. Hunt, J. L. Knight, L. Malaret y N. L. Zuschlag. (Eds.) *Vertebrata ecology and systematics: a tribute to Henry S. Fitch*. Lawrence, Kansas (University of Kansas Museum of Natural History).

Reynoso-Rosales, V. H., Celorio-Mancera, M. P. y González-Monfil, G.

2000. Aspectos de conducta alimentaria en neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). Pp.54-55. En *Memorias de la 6ª Reunión Nacional de Herpetología*, Sociedad Herpetológica Mexicana A. C.

Roff, A. D. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*, Chapman y Hall. USA.

Salisbury, E. J. 1942. *The reproductive capacity of plants*. London. Bell.

Salvatore-Olivares, O. M. 2001. Patrones de dispersión de neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.

Seigel, R. A. y N. B. Ford. 1992. Effect of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. *Functional Ecology* 6: 382-385.

- Shine, R. y A. E. Greer. 1991. Why are clutch size more variable in some species than in others? *Evolution* 45: 1696-1706.
- Sinervo, B. y P. Licht. 1991. Hormonal and physiological control of clutch size, egg size, and egg shape in side blotched lizards (*Uta stansburiana*): constraints on the evolution of life history. *Jour. Exp. Zool.* 257: 252-264.
- Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly. *Am. Nat.* 115: 367-380.
- Sterns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*, Oxford University press, New York, USA.
- y — 1996. *Iguana verde. Manual de conservación y manejo*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México.
- Valenzuela-López, G. 1981. *Contribución al conocimiento de la biología y ecología de Ctenosaura pectinata e Iguana iguana (Reptilia: Iguanidae) en la costa de Jalisco*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Villegas, Z. F. 1997. *Evaluación de la incubación de huevos de iguana verde (Iguana iguana)*. Tesis profesional. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México.
- 2001. *Evaluación de la incubación artificial de huevos de iguana verde (Iguana iguana)*. Pp. 5-9. En *Memorias del IV Taller Nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio*, SEMARNAT.

- Vitt, L. J. y Price, H. J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Werner, D. I. y T. J. Miller. 1984. Artificial nests for female green iguanas. *Herp. Rev.* 15:2.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pp. 119-141 En G. M. Burghardt, y A. S. Rand. (Eds.). *Iguanas of the World: their behaviour, ecology and conservation*. Noyes Publs, Park Ridge New Jersey.
- Winkler, D. W. y K. Wallin. 1987. Offspring size and number: A life history model linking effort per offspring and total effort. *Am. Nat.* 129: 708-720.
- Wootton, J. T., B. E. Young y D. W. Winkler. 1991. Ecological versus evolutionary hypotheses: Demographic stasis and the Murray-Nolan clutch size equation. *Evolution* 45: 1947-1950.

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS EXPLORATORIO DE LA HISTORIA EVOLUTIVA DEL TAMAÑO DE LA NIDADA EN ESCAMADOS

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INTRODUCCIÓN

Reconstrucción de la historia evolutiva del tamaño de la nidada

La historia evolutiva de los organismos es uno de los factores que actúa sobre la mayoría de sus rasgos de historia de vida, pero no lo hace en la misma magnitud ni en el mismo sentido en cada grupo, ya que es el resultado de la influencia ancestral y de los eventos selectivos presentes (Harvey y Clutton-Brock, 1985).

Al igual que ciertos rasgos morfológicos y reproductores, el tamaño de la nidada es un carácter importante en la historia de vida de los organismos y puede estar sujeto a la influencia ancestral en algunos grupos de escamados. Miles y Dunham (1992) señalaron que el tamaño de la nidada tiene una influencia filogenética baja, pero que es necesario un cuidadoso análisis histórico si se desea demostrar la existencia de patrones adaptativos.

Una forma de encontrar patrones es a través de la reconstrucción de los atributos ancestrales, utilizando datos de especies actuales (Losos, 1996). Estos datos pueden ser analizados en cladogramas por cualquiera de las siguientes formas: a través del método de optimización de caracteres utilizando ACCTRAN y DELTRAN, o a través de la reconstrucción de los atributos de un ancestro hipotético, aplicando el método de máxima verosimilitud propuesto por Schluter *et al.* (1997).

ACCTRAN/DELTRAN se basan en el principio de parsimonia e intentan minimizar el número total de cambios del carácter dentro del árbol. La diferencia entre ellos es que ACCTRAN propone que los cambios del carácter ocurren tan cerca como sea posible de la raíz del árbol, mientras que en DELTRAN, los

cambios de los caracteres ocurren tan lejos como sea posible de la raíz del árbol (Wiley *et al.*, 1991).

El método comparativo de máxima verosimilitud de Schluter *et al.* (1997) intenta reconstruir el número y la magnitud de los cambios evolutivos que ocurren en los clados. Este método no toma en cuenta el tiempo en que ocurrieron las divergencias en el árbol y asume que cada rasgo evolucionó conforme a un movimiento Browniano, en donde no hay direccionalidad en los cambios, ya que la direccionalidad no puede ser estimada a partir de las especies actuales (ver ejemplos en Morales, 2000).

OBJETIVOS

En este capítulo se pretende:

- 1) Reconstruir la historia evolutiva del tamaño de la nidada en el grupo Squamata.
- 2) Inferir si el número de huevos en *Ctenosaura pectinata* tiene relación directa con su historia evolutiva o responde a un patrón adaptativo no influenciado por la filogenia.

MÉTODO

Análisis del efecto de la filogenia sobre el tamaño de la nidada

Se obtuvo bibliográficamente el tamaño máximo de la nidada para 1272 especies pertenecientes al grupo Squamata. Las especies fueron agrupadas en veinte familias y una subfamilia (Iguaninae). Para cada grupo se obtuvo el número

máximo, mínimo y promedio de descendientes por nidada, así como la desviación estándar. Se generó un histograma de frecuencias con 11 intervalos con clases de diez huevos por categoría. Los registros de cantidad de descendientes por nidada para escamados de América, Europa, Asia, África, y Australia se obtuvieron de Loveridge (1953), Porter (1972), Arnold y Burton (1978), Duellman (1978), Fitch (1978, 1982), Goin *et al.* (1978), Pianka (1986), MacDonal (1990), Schwartz y Henderson (1991), Zug (1991), Vitt (1992), Vitt y Breitenbach (1993), Lee (1996), Köehler (1997), Campbell (1998), Stafford y Meyer (2000).

La hipótesis evolutiva utilizada combina la filogenia de Squamata propuesta por Estes *et al.* (1988) y las filogenias de Iguania propuestas por Frost y Etheridge (1989) y de Iguaninae de Norell y de Queiroz (1991). *Ctenosaura hemilopha*, Dibamidae, Xenosauridae y *Lanthanothus* fueron eliminadas de la filogenia manejada para este trabajo, ya que no se obtuvieron datos del número de descendientes que tienen por evento reproductor. La exclusión de estos grupos no modificó la topología general del árbol filogenético.

Usando la técnica de parsimonia de optimización de caracteres y el método de Schluter *et al.* (1997) se determinaron los patrones de cambio que ha tenido el tamaño de la nidada en la historia evolutiva del grupo Squamata. Se manejó a Iguaninae separado de Iguania para determinar los patrones de cambio en el tamaño de la nidada que han seguido las iguanas a lo largo de su historia evolutiva.

Manejo de datos y pruebas estadísticas

Se empleó el programa Phylogenetic Analysis using Parsimony (PAUP v.3.1.1; Swofford, 1993) para correr los análisis de optimización de caracteres ACCTRAN (accelerated transformation) y DELTRAN (delayed transformation). Estas pruebas sirven para distinguir la secuencia de cambios que presentaron las categorías de tamaños de nidada en la filogenia del grupo y además permiten determinar en qué sitio del cladograma se presentaron los cambios no ambiguos de caracteres, así como para ubicar los nodos del árbol en donde se presentaron los cambios ambiguos del carácter es decir, en donde hubo coincidencia en el cambio entre los dos análisis, no así en el estado ancestral.

Se realizó el análisis de estimación de estados ancestrales con la subrutina PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) en el programa Compare v. 4.3 (Martins, 2000). Esta subrutina es similar al modelo de estimación de estados ancestrales propuesto por Schluter *et al.* (1997).

RESULTADOS

Tamaño de la nidada en el grupo de escamados

En la figura 3.1 se muestra el histograma de frecuencias de tamaños de la nidada de 1271 especies de escamados y una especie de Rhynchocephalia. Este histograma tiene una distribución exponencial negativa. El primer intervalo agrupa al 71.6% de las especies, las cuales tienen tamaños de nidada entre uno y diez huevos. El segundo intervalo agrupa al 18.1% de las especies, quienes tienen entre 11 y 20 descendientes por evento reproductor. Sólo el 4.2% de las especies

se encontraron en los intervalos superiores a los 30 descendientes. Las especies con esta inusual capacidad reproductora se observan en el cuadro 3.1.

Cuadro 3.1.- Lista de escamados con la capacidad de tener más de 30 crías por evento reproductor.

ESPECIE	CRÍAS
<i>Phrynosoma douglassi</i>	31
<i>P. cornutum</i>	37
<i>Eumeces obsoletus</i>	32
<i>Sauromalus varius</i>	32
<i>Ctenosaura palearis</i>	33
<i>C. pectinata</i>	66
<i>Ctenosaura similis</i>	88
<i>Pogona barbata</i>	35
<i>P. vitticeps</i>	35
<i>Varanus spenceri</i>	35
<i>V. albigularis</i>	37
<i>V. exanthematicus microstictus</i>	39
<i>V. exanthematicus</i>	50
<i>V. niloticus</i>	63
<i>Chamaeleo cristatus</i>	37
<i>C. jacksoni</i>	40
<i>C. dilepis</i>	50
<i>C. laevigatus</i>	50
<i>C. senegalensis</i>	60
<i>C. chamaeleo</i>	66
<i>C. calyptratus</i>	74
<i>C. melleri</i>	74
<i>Calumma parsonii</i>	38
<i>Furcifer pardalis</i>	38
<i>F. oustaleti</i>	66
<i>Gerrhonotus liocephalus</i>	41
<i>G. webbi</i>	41
<i>Elgaria multicarinata webbi</i>	41
<i>Uromastyx aegyptia</i>	41
<i>Iguana iguana</i>	86

En el grupo Serpentes hubo 22 especies con la capacidad de dejar más de 30 descendientes y una (*Farancia abacura abacura*) que puede tener hasta 104 huevos.

A nivel de taxones, los grupos con especies que tienen un tamaño de nidada por arriba del intervalo más frecuente (uno a diez crías) son: Agamidae, Anguidae, Chamaeleonidae, Corytophanidae, Phrynosomatidae, Iguaninae, Helodermatidae, Varanidae y Serpentes. De estos taxones, Chamaeleonidae e Iguaninae son los que pueden tener más descendientes, en promedio, por evento reproductor. Además ambos grupos presentan una amplia variabilidad en este rasgo de historia de vida (Fig. 3.2).

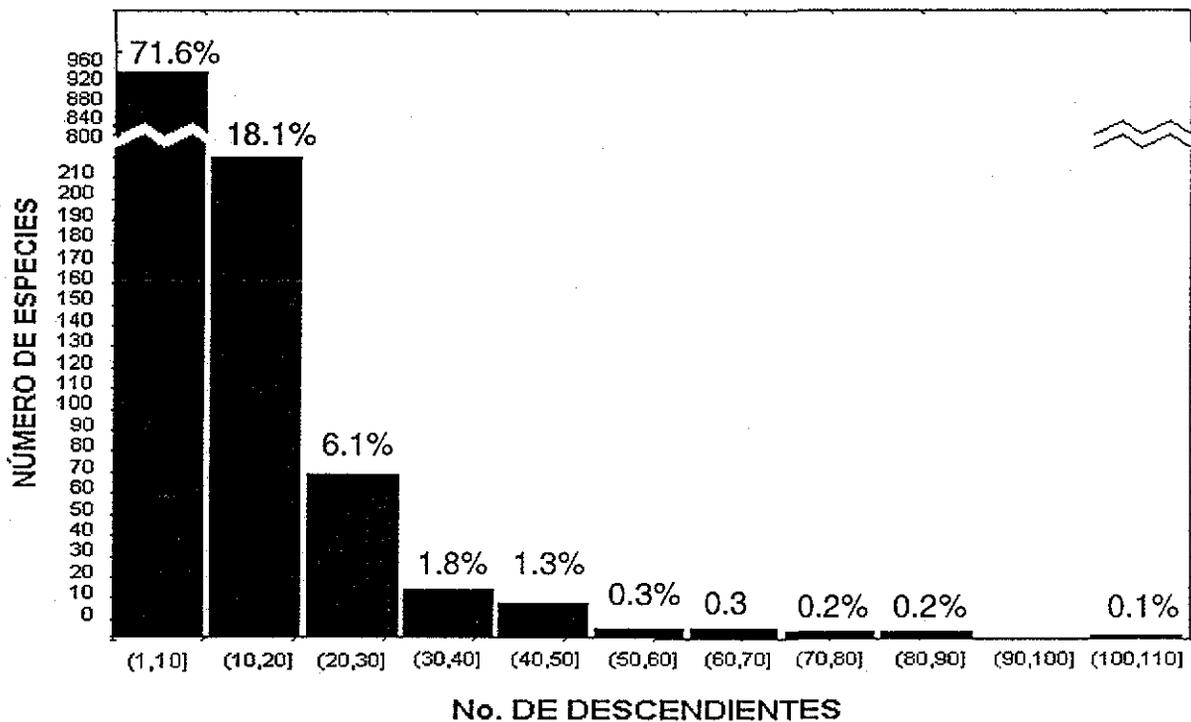


Figura 3.1.- Clasificación del número de descendientes por evento reproductor de 1272 especies de reptiles del grupo Squamata.

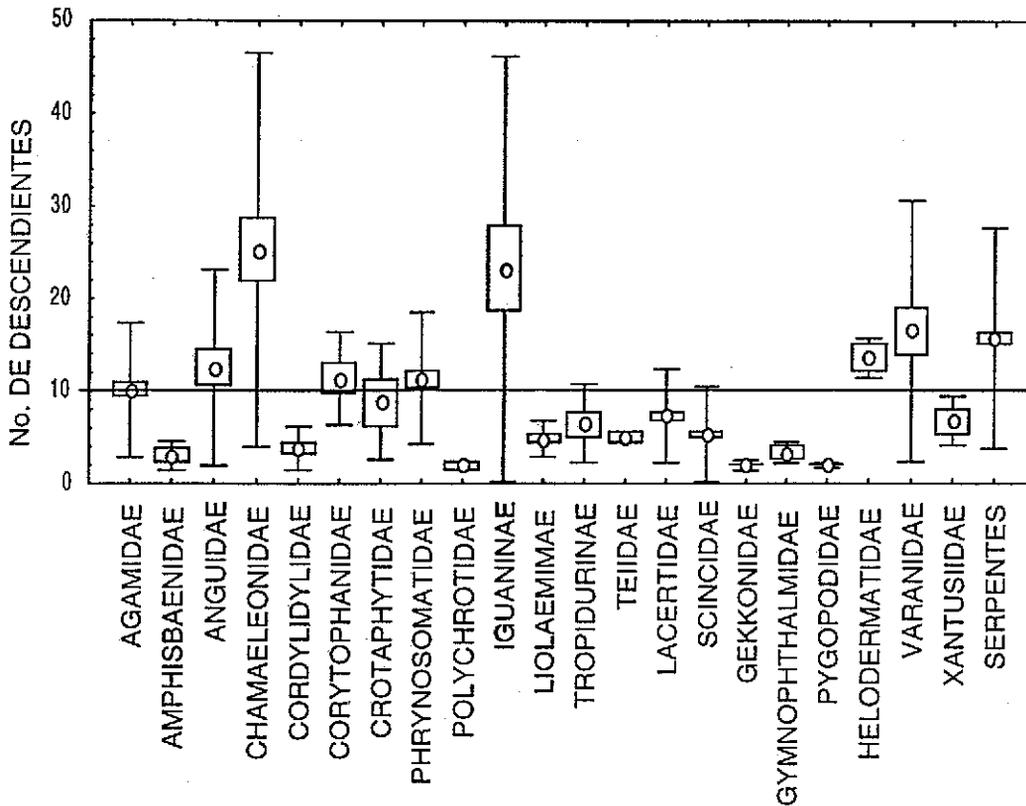


Figura 3.2.- Promedio del número de descendientes por nidada (círculo), error estándar (rectángulo) y desviación estándar (línea perpendicular) en 22 grupos de escamados. La línea horizontal señala el límite del intervalo más común a nivel de taxón.

La distribución de los grupos representados en cada intervalo se muestra en el cuadro 3.2. En este mismo cuadro se observa que no todos los iguaninos tienen nidadas numerosas. Las especies *Dipsosaurus dorsalis*, *Amblyrhynchus cristatus*, *Ctenosaura quinquecarinata*, *C. defensor* y *C. clarki* pueden tener diez huevos por temporada reproductora.

Cuadro 3.2.- Clasificación con respecto al No. de descendientes por evento reproductor de veinte familias, tres géneros, nueve especies de escamados y un género de Rhynchocephalia*. Las categorías formadas son las mismas que las manejadas en la figura 2.7.

CATEGORÍA DEL No. DE INDIVIDUO/NIDADA					
1 (1-10)	2 (11-20)	3 (21-30)	4 (31-40)	7 (61-70)	9 (81-90)
Crotaphytidae Leiocephalinae Tropidurinae Liolaeminae <i>Brachylophus</i> <i>Dipsosaurus</i> <i>Amblyrhynchus</i> <i>Ctenosaura</i> <i>quinquecarinata</i> <i>C. defensor</i> <i>C. clarki</i> Gymnophthalmidae Teiidae Lacertidae Xantusidae Scincidae Cordylidae Gekkonidae Polychrotidae Pygopodidae Amphisbaenia	Agamidae Corytophanidae Phrynosomatidae <i>Cyclura</i> <i>Ctenosaura</i> <i>bakeri</i> Serpentes Anguidae Helodermatidae Varanidae <i>Sphenodon*</i>	Chamaeleoninae <i>Conolophus</i> <i>Sauromalus</i> <i>Ctenosaura</i> <i>acanthura</i>	<i>Ctenosaura</i> <i>palearis</i>	<i>Ctenosaura</i> <i>pectinata</i>	<i>Iguana</i> <i>iguana</i> <i>Ctenosaura</i> <i>similis</i>

*El género *Sphenodon*, perteneciente al grupo Rhynchocephalia se utilizó como grupo externo en el árbol filogenético.

Cambios evolutivos

En los análisis para determinar la historia evolutiva que ha seguido el grupo Squamata se utilizó al género *Sphenodon* como grupo externo en el árbol filogenético. Este reptil está dentro del grupo Rhynchocephalia, grupo hermano de Squamata. *Sphenodon* puede tener hasta 18 crías por evento reproductor. Siendo *Sphenodon* el grupo externo, se está asumiendo que la categoría dos es el estado ancestral del árbol filogenético. Esta suposición no está fuertemente sustentada, ya que con ACCTAN (Fig. 3.3) se determinó que las categorías posibles entre Lepidosauria y Squamata pueden ser tanto la categoría dos como la categoría

uno. En Iguania los estados de los caracteres presentes son las categorías dos y tres, mientras que en Iguaninae las categorías presentes son uno, dos, tres, cuatro, siete y nueve. ACCTTRAN también determinó que la rama Anguimorpha + Serpentes presenta la categoría dos.

La hipótesis evolutiva propuesta con el método de optimización de caracteres DELTRAN (Fig. 3.4) indicó que el estado plesiomórfico en el nodo entre Lepidosauria y Squamata puede ser tanto la categoría dos como la categoría uno. En Iguania los estados de los caracteres presentes son las categorías dos y tres, mientras que para Iguaninae son dos, tres, cuatro, siete y nueve, todos ellos en las ramas terminales. Al igual que ACCTTRAN, con DELTRAN también se determinó que la rama Anguimorpha + Serpentes está presente la categoría dos.

Comparación de métodos de optimización ACCTTRAN/DELTRAN

Los métodos de optimización de caracteres ACCTTRAN y DELTRAN coincidieron en determinar que el carácter ancestral del tamaño de la nidada en Squamata puede corresponder a la uno o la dos. Ambos métodos también determinaron que en Corytophanidae, Phrynosomatidae, Serpentes + Anguimorpha el estado ancestral es la categoría dos. Para Chamaeleoninae, *Ctenosaura palearis* y *Ctenosaura pectinata*, ACCTTRAN y DELTRAN coincidieron en que pertenecían a los grupos tres, cuatro y siete respectivamente, mientras que para las especies *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis*, estos métodos coincidieron en que el estado ancestral es la categoría nueve.

De los nodos en que coincidieron ambos métodos, los cambios no ambiguos (en donde ACCTTRAN y DELTRAN coinciden tanto en el carácter

ancestral, como en el carácter derivado del nodo) fueron en el nodo del grupo Squamata. A pesar de la coincidencia, no es claro cuál es el estado ancestral, de este grupo ya que estos métodos de optimización señalaron que puede ser tanto la categoría uno como la dos (entre uno y 10 ó 11 y 20 descendientes). Para Corytophanidae, Phrynosomatidae y Serpentes + Anguimorpha ambos métodos determinaron que el estado ancestral puede ser entre uno y diez descendientes por evento reproductor (categoría uno de este trabajo), mientras que el carácter derivado de estos grupos es tener entre 11 y 20 descendientes (categoría dos de este trabajo).

Los cambios en donde coincidieron ACCTRAN y DELTRAN pero que son ambiguos, porque no es claro cuál es el estado ancestral, son en las ramas terminales de Chamaeleoninae, *Iguana*, *Ctenosaura pectinata*, *C. palearis*, y *C. similis* (Fig. 3.5). Es interesante notar que en los iguaninos estuvieron presentes varias categorías: uno, dos, tres, cuatro, siete y nueve. Todas las especies de talla pequeña (al compararlas con las especies de iguanas más grandes), con excepción de *Amblyrhynchus cristatus* fueron las que entraron dentro de la categoría uno. Mientras que en los demás grupos la categoría fue independiente del tamaño de la especie.

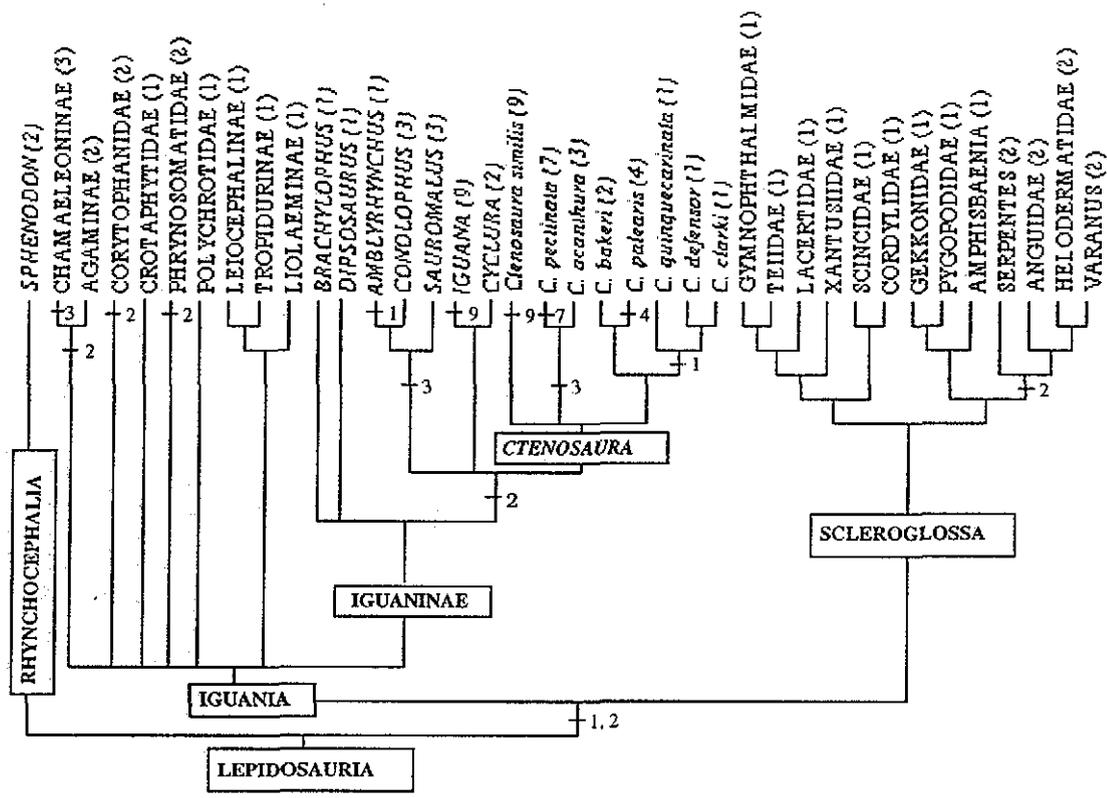


Figura 3.3.- Mapeo de caracteres utilizando el método de optimización ACCTRAN (Accelerated Transformation). El sitio y número representa el momento en que aparece la categoría del número de huevos por nidada, utilizando los intervalos de la figura 3.1

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

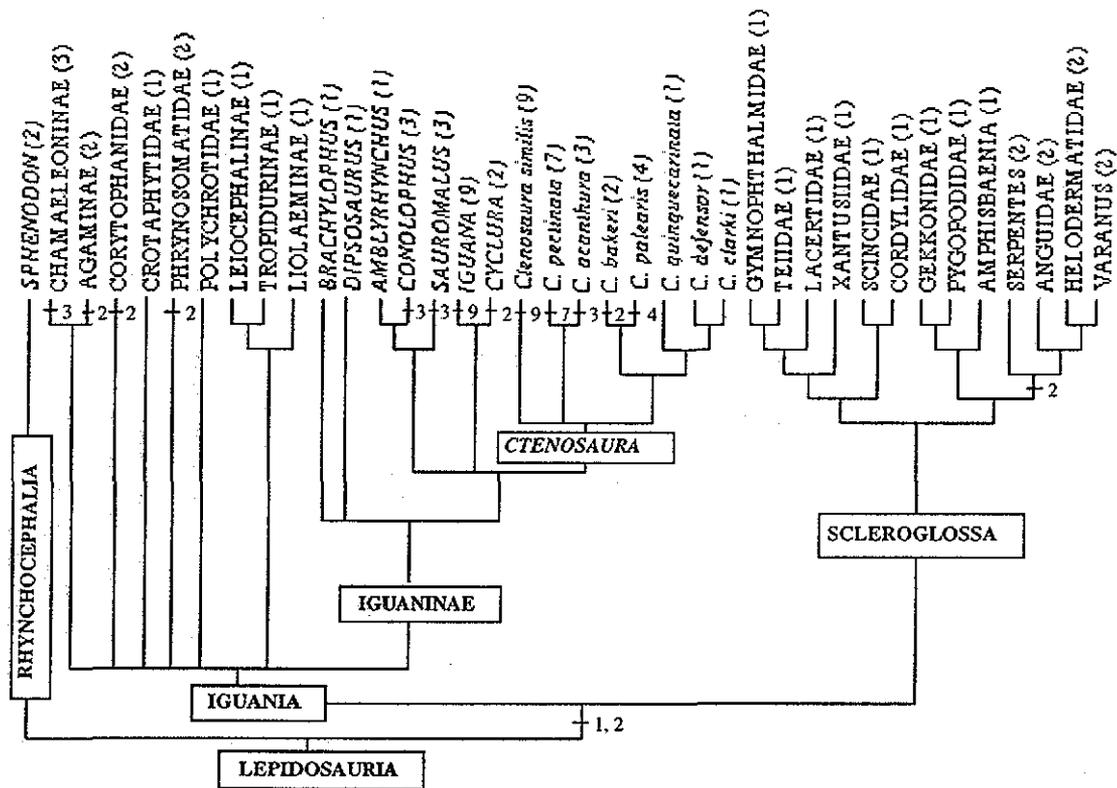


Figura 3.4.-Mapeo de caracteres utilizando el método de optimización DELTRAN (Delayed Transformation). El sitio y número representa el momento en que aparece la categoría del número de huevos por nidada, utilizando los intervalos de la figura 3.1.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

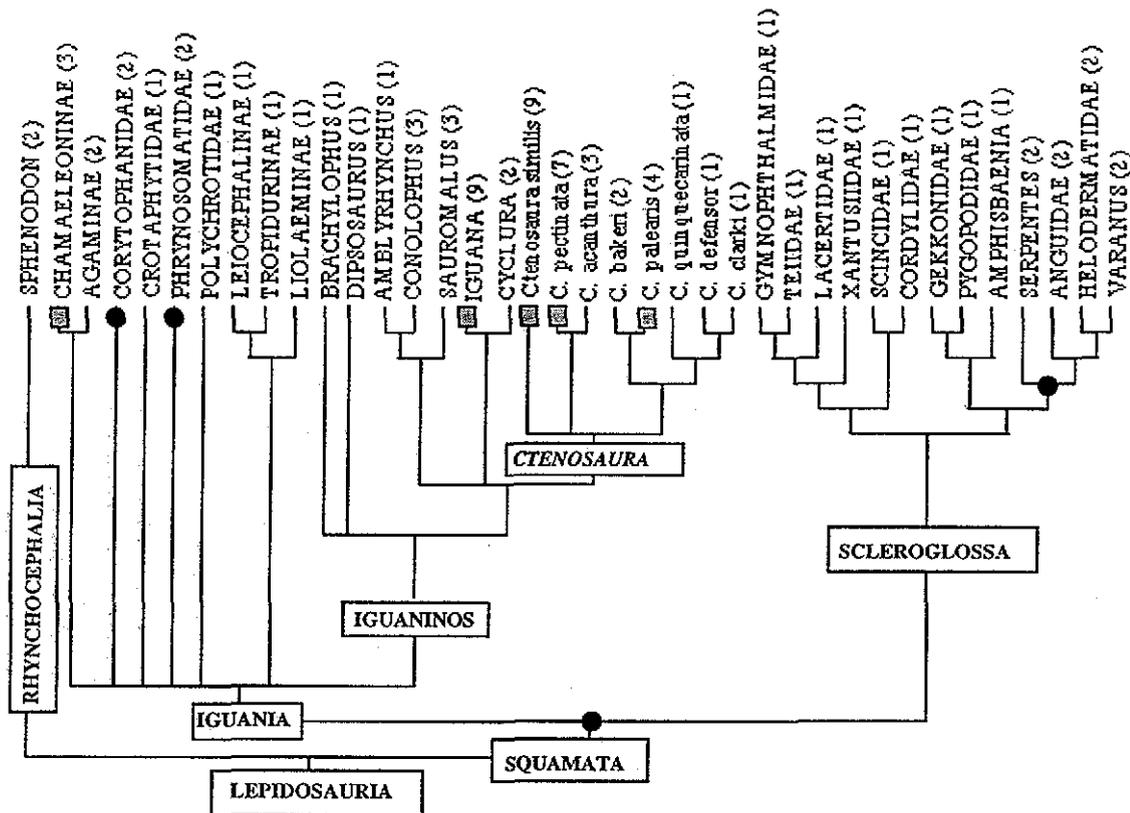


Figura 3.5.- Mapeo de coincidencias en ACCTRAN y DELTRAN. Los caracteres no ambiguos (en donde ACCTRAN y DELTRAN coinciden en el estado ancestral y estado derivado) se señalan en círculos oscuros. Los caracteres ambiguos (en donde ACCTRAN y DELTRAN sólo coinciden en el estado derivado) se señalan en cuadros claros.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Método comparativo.- Utilizando el método de reconstrucción del estado ancestral, se determinó que el cambio en el carácter tamaño de la nidada se presentó de manera clara dentro del grupo iguaninos (Fig. 3.7). A pesar de no utilizar pruebas estadísticas, en el cuadro 3.3 se muestra que las ramas más variables en el número de cambios fueron, de nuevo, las del grupo iguanino, como lo señala la suma de los estados ancestrales estandarizada por la longitud de las ramas del árbol dentro de cada grupo.

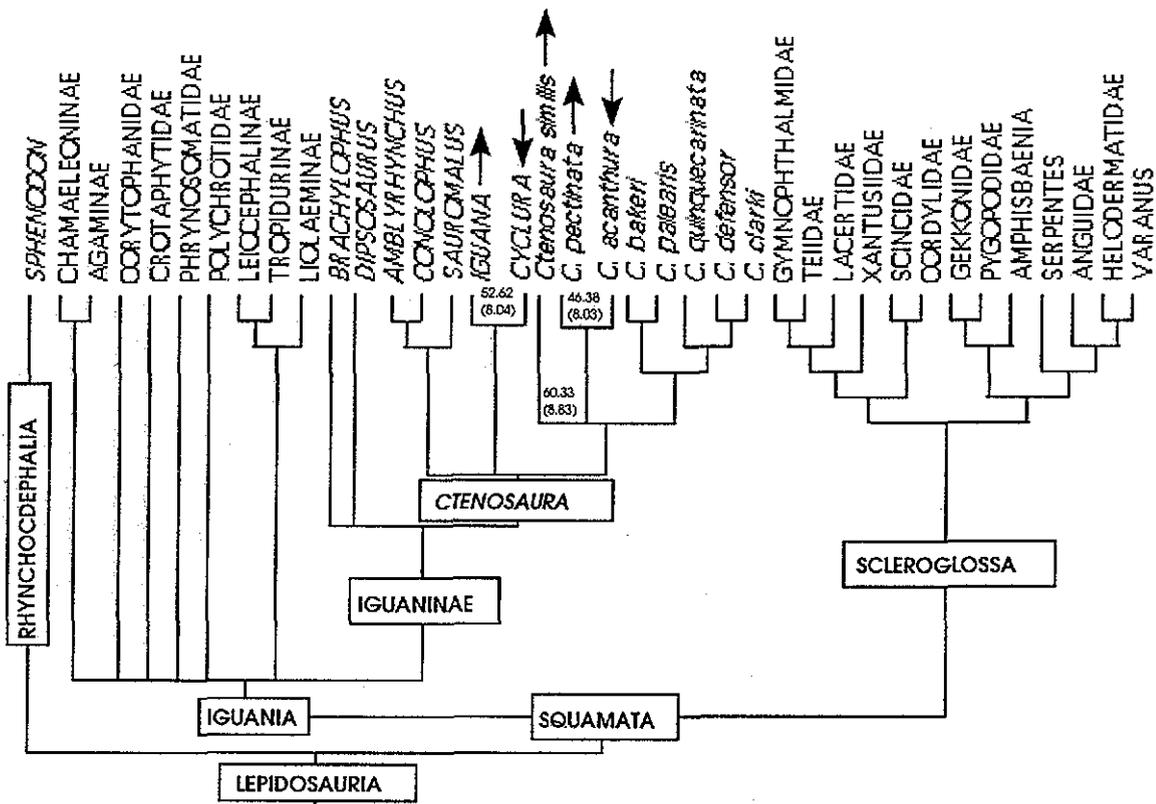


Figura 3.6.- Reconstrucción del estado ancestral utilizando el carácter tamaño de la nidada. Las flechas hacia arriba y hacia abajo señalan las diferencias superior o inferior en dos errores estándar del estado ancestral estimado por el modelo propuesto por Schluter *et al.* (1997). Sólo se señalan con las flechas los taxones que difieren del estado ancestral hipotético.

Cuadro 3.3.- Suma de diferencias al cuadrado de los estados ancestrales estandarizados por la longitud de las ramas del árbol dentro de cada grupo.

Grupo	Suma de diferencias al cuadrado	Longitud de la rama	Diferencias/longitud del árbol
Rhynchocephalia	6.3001	1	6.3001
Scleroglossa	84.742	25	3.389
Iguania*	217.781	13	16.752
Iguaninae	5514.126	26	212.081

*Iguaninae se maneja separado de Iguania para determinar los patrones de cambios.

DISCUSIÓN

Tamaño de la nidada en los escamados

Un aspecto que puede estar inmerso en las historias de vida de los seres vivos es la influencia de su historia evolutiva. Este estudio mostró que la relación del componente filogenético en el tamaño de la nidada en escamados está presente en el grupo Scleroglossa, no así en la rama del grupo Iguania (Figs 3.3 y 3.4). Por otro lado, el modelo de Schluter et al. (1997) mostró que *Iguana*, *Ctenosaura similis* y *C. pectinata* difieren en este carácter de su estado ancestral hipotético (Fig. 3.6).

A diferencia de Scleroglossa, en Iguania existen dos posibles historias evolutivas. Si el tener entre 11 y 20 descendientes por evento reproductor es el estado ancestral, como se presentó también en el grupo externo, *Sphenodon*, entonces este carácter ha tendido a conservarse en Anguimorpha (Anguinae,

Helodermatidae y *Varanus*) y Serpentes, y el carácter derivado (tener entre uno y diez descendientes por evento reproductor) lo presentarían los grupos Scincomorpha (Gymnophthalmidae, Teiidae, Lacertidae, Xantusiidae, Scincidae y Cordylidae), Gekkota (Gekkonidae y Pygopodidae) y Amphisbaenia. Sin embargo, si se considera como estado ancestral tener entre uno y diez crías por evento reproductor, entonces hace suponer que este carácter fue conservado en Scincomorpha, Gekkota y Amphisbaenia, mientras que en Anguimorpha y Serpentes el tener entre uno y diez crías por evento reproductor sería el estado ancestral, siendo el carácter derivado un tamaño de nidada de entre 11 y 20 crías por evento reproductor.

Lo anterior no excluye la influencia de la historia filogenética que parece actuar en Scincomorpha (Gymnophthalmidae, Teiidae, Lacertidae, Xantusiidae, Scincidae y Cordylidae), Gekkota (Gekkonidae y Pygopodidae) y Amphisbaenia. Scincomorpha, Gekkota y Amphisbaenia tienen en común el pertenecer a la categoría uno de este trabajo, mientras que Anguimorpha y Serpentes quedan incluidos en la categoría dos.

Cabe especificar que en Anguimorpha (Anguidae, Helodermatidae y *Varanus*) y Serpentes se encuentran las especies más grandes y las que tienen la mayor cantidad de descendientes entre los Scleroglossa. En Iguania no es claro cuál es el estado ancestral en la mayoría de los grupos. Sólo en Corytophanidae y Phrynosomatidea ACCTRAN y DELTRAN coinciden en señalar que el estado ancestral es tener entre uno y diez descendientes por evento reproductor.

En Iguania no es claro el patrón de cambios que se ha seguido. Dentro de este grupo se encuentran taxones que tienen entre uno y diez crías por evento

reproductor, como Crotaphytidae, Polychrotidae, Leiocephalinae, Tropidurinae, Liolaeminae, así como los que tienen entre 11 y 20 y entre 21 y 30 descendientes, como *Sphenodon*, Agaminae y Chamaeleoninae. En Iguaninae ocurre lo mismo, ya que hay especies que tienen entre uno y diez descendientes, como *Brachylophus*, *Dipsosaurus*, *Amblyrhynchus*, *Ctenosaura quinquecarinata*, *C. defensor* y *C. clarki*, así como las que pueden dejar entre 81 y 90 crías por evento reproductor, como son *Iguana* y *Ctenosaura similis*.

Es probable que la imposibilidad para saber cuál es el patrón de cambios en Iguania sea una consecuencia de que no existe una adecuada resolución de su historia evolutiva, por lo que resulta difícil estimar el carácter primitivo o ancestral del número de descendientes en los Squamata. Con los datos de fertilidad obtenidos es posible ver que menos del 30% de los escamados tienen la capacidad de tener por arriba de once descendientes por evento reproductor. La recopilación de fertilidad obtenida en 22 grupos de escamados mostró que no es común dejar tamaños de nidada como los que tienen *Ctenosaura pectinata*, *C. similis* e *Iguana iguana* (Figs. 3.1 y 3.2). Aún menos comunes son las especies que tienen más de 20 nuevos individuos en promedio. Los resultados de este trabajo muestran que la historia evolutiva que ha seguido el grupo Scleroglossa sí puede tener influencia en el tamaño de la nidada dentro de este grupo, pero es poco probable que influya en el grupo Iguania, lo que coincide con Miles y Dunham (1992), quienes mencionan que la variabilidad en el número de descendientes sí tiene una influencia ancestral en algunos grupos de escamados. En las especies del grupo Iguania es probable que las fuerzas evolutivas actuales

sean las que han modificado la cantidad de descendientes que pueden dejar por evento reproductor.

Análisis filogenético y método comparativo

A partir de los resultados de ACCTTRAN y DELTRAN y del método de reconstrucción del estado ancestral de Schluter et al. (1997), se sugiere que es poco probable que la historia evolutiva esté reflejada en un carácter de historia de vida como es el número de descendientes por evento reproductor, al menos en *Iguana*, *Ctenosaura similis* y *Ctenosaura pectinata*. Miles y Dunham (1992) propusieron que el tamaño de la nidada puede estar limitado por una serie de fuerzas externas como son la especificidad del hábitat, restricciones biomecánicas relacionadas con la locomoción, la dieta o la forma de forrajeo.

En particular, *Iguana iguana*, *Ctenosaura similis*, y *C. pectinata*, tienen en común ser especies de tamaño grande, consumir material vegetal en estado adulto y sufrir eventos de cacería sin control por parte del hombre justo en el momento previo a la oviposición. Anteriormente Wiewandt (1982) propuso que la cacería que sufren las especies *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis*, es la fuerza selectiva que influye para que estas especies tengan la mayor tasa de crecimiento en comparación con otras cinco especies de iguanas. Una hembra con mayor tasa de crecimiento puede tener más huevos. Al igual que *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis*, la iguana negra *C. pectinata* también está sujeta a una presión de cacería intensa en una fase clave de su reproducción, el período de oviposición de los huevos. Por lo que, la cacería puede estar actuando de manera

indirecta en *C. pectinata* para tener nidadas numerosas, sin excluir la posible acción de factores morfológicos, ecológicos y/o fisiológicos.

El hecho de que *Cyclura* y *Ctenosaura acanthura* no sufran tasas de cacería similares a los de sus grupos hermanos *Iguana iguana* y *Ctenosaura pectinata* respectivamente, puede ser lo que esté influyendo en encontrar la gran diferencia en el tamaño de nidada entre ellos. Por otra lado, es posible que el patrón de cambios que se presenta en el árbol filogenético, sea una consecuencia de la categorización del tamaño de la nidada y la posible falta de resolución del árbol filogenético empleado. Es probable que los patrones observados no se mantengan si se añaden las relaciones filogenéticas de cada una de las ramas terminales. El aumentar la resolución filogenética puede ayudar a determinar si existe alguna fuerza evolutiva que actúe en la misma dirección y sentido en el grupo Squamata.

LITERATURA CITADA

- Arnold, E. N. y J. A. Burton. 1978. Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y Europa. Omega. Barcelona.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan and Belize. University of Oklahoma press. USA.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Estes, R., de Queiroz K. y J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119-281. En Estes, R. y G. Pregill. (Eds.) Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford University Press, California.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. Univ. Kans. Sci. Bull. 51: 441-461.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Occ. Pap. 96: 1-53.
- Frost, D. R. y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 81: 1-65.
- Goin, C. J., Goin O. B. y G. R. Zug. 1978. Introduction to herpetology. W. H. Freeman and company. USA.
- Harvey, P. H. y T. H. Clutton-Brock, 1985. Life history variation in primates. Evolution 39: 559-581.
- Köhler, G. 1997. Inkubation von reptilieneiern. Herpeton, verlag Elke Köhler. Germany.

- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan peninsula. Cornell University Press, USA.
- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1354.
- Loveridge, A. 1953. Zoological results of a fifth expedition to East Africa III: Reptiles from Nyasaland and Tete. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 110: 143-322.
- MacDonal, O. 1990. The MacDonal encyclopedia of Amphibians and reptiles. MacDonal y Co. (publishers) ltd. London.
- Martins, E. P. 2000. Compare, versión 4.3. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distribuido por la autora vía red en <http://darkwing.uoregon.edu/~compare4/>. Department of Biology, University of Oregon, Eugene Oregon.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *Am. Nat.* 139: 848-869.
- Morales, E. 2000. Estimating Phylogenetic inertia in *Tithonia* (asteraceae): a comparative approach. *Evolution* 54: 475-484.
- Norell, M. A. y K. de Queiroz. 1991. The earliest iguanine lizard (Reptilia: Squamata) and its bearing on iguanine phylogeny. *Am. Mus. Nov.* 2997: 1-16.
- Pianka, E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- Porter, K. 1972. Herpetology. W. B. Saunders Company. Philadelphia, USA.
- Schluter, D. T. Price, A. Ø. Mooers y D. Ludwing. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptative radiation. *Evolution* 51: 1699-1711.

- Schwartz, A. y R. W. Henderson. 1991. Amphibians and reptiles of the West Indies: Description, distribution and Natural History. University of Florida Press. Gainesville USA.
- Stafford, P. J. y J. R. Meyer. 2000. A guide to the reptiles of Belize. Academic Press, London.
- Swofford, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.1.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Vitt, L. J. 1992. Diversity of reproductive strategies among brazilian lizards and snakes: The significance of lineage and adaptation. Pp. 135-149. En Hamlett, W. C. (Eds.) Reproductive biology of south american vertebrates. Springer-Verlag, New York. USA.
- Vitt, L. J. y G. L. Breitenbach, 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). Pp. 211-243. En Wright J. W. y L. J. Vitt. (Eds.) Biology of Whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Museum of Natural History. Oklahoma. USA.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas Mus. Nat. Hist. Special publications. 19: 1-158.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. pp. 119-141 En G. M. Burghardt, y A. S. Rand. (Eds.) Iguanas of the World: their behaviour, ecology and conservation. Noyes Publ, Park Ridge New Jersey.
- Zug, G. R. 1991. The lizard of Fiji: Natural history and systematics. Bishop Mus. Bull. in Zoology 2, Bishop Museum Press, Honolulu.

CAPÍTULO 4

ESFUERZO REPRODUCTOR Y DISTRIBUCIÓN DE LA ENERGÍA HACIA CADA CRÍA COMO ASPECTOS FUNDAMENTALES DE LA HISTORIA DE VIDA DE *Ctenosaura pectinata*

INTRODUCCIÓN

Se ha recopilado una gran cantidad de Información sobre las características de historias de vida como el tamaño de la nidada, tamaño de las crías, tamaño y edad a la reproducción, esfuerzo reproductor y tácticas reproductoras preponderantemente en lagartijas de tamaño pequeño y de vida corta, como lo es *Sceloporus undulatus* (Tinkle y Ballinger, 1972; Tinkle y Dunham, 1986; Gillis y Ballinger, 1992). Es importante realizar este tipo de trabajo en lagartijas de tamaño grande y vida larga como son algunas especies de iguanas, con el fin de entender cómo se reparte la energía hacia la sobrevivencia, crecimiento y reproducción en estas especies.

Se ha obtenido Información sobre tamaño de la nidada, tamaño de las crías, tamaño a la reproducción, esfuerzo reproductor y tácticas reproductoras a partir de las iguanas *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis* (Fitch y Henderson 1977a, 1977b, 1978; Miller, 1987; Rarid, 1984). A diferencia de estas especies, en la iguana negra *Ctenosaura pectinata*, los trabajos publicados sobre aspectos reproductores son escasos (ver Cuadro 2.1 en capítulo 2), por lo que aún se desconocen detalles sobre su historia natural.

El presente trabajo pretende conjuntar información sobre la reproducción de la iguana negra *Ctenosaura pectinata* de tal forma que nos permita conocer caracteres de gran importancia en el estudio de su historia de vida, como son la talla mínima a la primera reproducción, esfuerzo reproductor y esfuerzo reproductor por cría.

ANTECEDENTES

Esfuerzo reproductor

La principal característica que unifica a todos los seres vivos es que a lo largo de su vida pasan por cuatro etapas: nacen, crecen, se reproducen y mueren (Bell, 1997). Durante cada una de ellas el individuo cuenta con una cantidad de energía finita que debe distribuir para crecer, mantenerse y reproducirse (Van Devender, 1978; Dunham, *et al.*, 1988). Cada una de estas etapas forman un componente integral dentro del ciclo de vida de los organismos (Congdon *et al.*, 1978), así como de sus historias de vida.

La forma en que el organismo distribuye su energía ha sido tema de investigación, desde que R. A. Fisher (1930) señaló que la selección natural incide en todos los componentes asociados con la adecuación, de tal manera que maximiza su valor (Williams, 1966). Todos los estudios dirigidos a cuantificar el presupuesto energético del individuo tienen como base la suposición de que cada ser vivo dirige una proporción constante de su energía hacia el mantenimiento, y que la energía restante es repartida entre la reproducción y el crecimiento (Williams, 1966; Van Devender, 1978; Charlesworth, 1980; Heino y Kaitala 1999)

La idea de que un organismo posee energía finita también ha servido como base para la formulación de las teorías de forrajeo óptimo, dieta óptima, conducta y esfuerzo reproductor (Congdon *et al.*, 1982). Todas estas teorías intentan balancear los costos y beneficios que tendrá el organismo al presentar un tipo de respuesta, de tal manera que el resultado sea el que dé la mayor ganancia, ya sea en alimento, obtención de recursos o en la reproducción (Reznick, 1985, 1992).

Además, el concepto de “energía limitante” se ha utilizado para explicar la amplia variedad de historias de vida presentes, y la acción de “trueques” (trade-offs) entre crecimiento, reproducción y sobrevivencia (Stearns, 1992). Dado que no es posible maximizar estos caracteres al mismo tiempo, la asignación hacia uno disminuye la contribución energética hacia otro u otros caracteres (Williams, 1966; Charlesworth, 1980; Stearns, 1992). Por otro lado, no sólo la acción de los trueques limita la capacidad reproductora de los individuos, sino que también interviene su historia evolutiva (Gould y Lewontin, 1979; Stearns, 1980), así como algunos factores próximos como el clima y la disponibilidad de alimentos (Vitt y Price, 1982; Ballinger, 1983).

La inversión de la energía hacia la reproducción en los seres vivos ha sido tema de una amplia gama de estudios tanto teóricos (e.g. Hirschfeld y Tinkle, 1975; Stearns, 1976; Shine y Schwarzkopf, 1992; Shine *et al.*, 1996; Niewiarowski y Dunham, 1994, 1998), como empíricos (e.g. Harper y Ogden, 1970; Andrews, 1979; Vitt y Price, 1982; Browne y Russell-Hunter, 1983; Shine, 1992; Lourenço, *et al.*, 1996). Estos trabajos intentan entender cómo se asigna la energía hacia la reproducción (Pough *et al.*, 1998), y cómo se logra hacer máximo el valor de adecuación, tomando en cuenta la relación entre el costo y beneficio que involucra el reproducirse (Stearns, 1992; Bell, 1997), conciliando con las limitantes fenotípicas y ambientales en que se desarrolla cada ser vivo (Gadgil y Solbrig, 1972; Ford y Seigel, 1989).

Formas de medir esfuerzo reproductor

A la proporción de la energía disponible que es dirigida hacia la reproducción se le denomina esfuerzo reproductor (Williams, 1966). A la fecha no se ha encontrado una manera directa de cuantificar el esfuerzo reproductor (Pianka y Parker, 1975), por lo que es frecuente el uso de índices, como por ejemplo, la proporción del peso entre gónadas y partes somáticas. Williams (1966) fue el primer investigador en proponer índices para estimar el esfuerzo reproductor. A la fecha diversos índices han sido ampliamente usados en una gran variedad de seres vivos (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Diferentes índices de Esfuerzo Reproductor aplicado a diferentes seres vivos.

ESFUERZO REPRODUCTOR	MODELO DE ESTUDIO	REFERENCIA
$\frac{\text{Peso total de propágulos}}{\text{Biomasa total}}$	Plantas	Harper y Ogden, 1970
$\frac{\text{Peso gonadal}}{\text{Peso somático}}$	Peces	Roff, 1992
$\frac{\text{Masa de crías}}{\text{Masa total de la madre}}$	Serpientes, Lagartijas partenogenéticas	Seigel y Fitch, 1984; Cuellar, 1984
$\frac{\text{Peso de camada}}{\text{Masa de la madre sin crías}}$	Escorpiones	Lourenço, et al., 1996
$\frac{\text{Valor calórico de la nidada}}{\text{Calorías de la madre}}$	Lagartijas	Tinkle y Hadley, 1975
$\frac{\text{Peso seco de los huevos}}{\text{Peso seco de la madre}}$	Lagartijas	Tinkle y Hadley, 1973
$\frac{\text{Contenido de carbón en huevos}}{\text{Contenido de carbón en madres}}$	Moluscos	Browne y Russell-Hunter, 1983

Todos estos índices tienen como base la suposición de que la energía dirigida a la reproducción es proporcional a la masa somática del individuo parental (Pough *et al.*, 1998). En lagartijas, un índice muy utilizado es la masa relativa de la nidada (MRN); este cociente representa la proporción del peso de las crías con respecto al peso de las madres. Este índice está limitado por un conjunto de presiones morfológicas, conductuales y ambientales, como son el tamaño de la madre, el tamaño de la nidada, el tamaño del huevo, las diferencias ambientales a lo largo del año, la forma de forrajeo (activo o pasivo) y la habilidad para evadir a los depredadores (Vitt y Cogdon, 1978; Shine, 1980; Vitt y Price, 1982; Cuellar, 1984). Ballinger (1977), argumenta que el cálculo de este índice sirve, además, para realizar comparaciones intraespecíficas, intrapoblacionales, geográficas y temporales, por lo que es frecuentemente utilizado (e.g. Madsen y Shine, 1993; Ramírez-Bautista *et al.*, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Rodríguez, 1999).

Realización de los cálculos.- En reptiles, se han propuesto tres unidades de medición de la masa relativa de la nidada: peso húmedo (Tinkle, 1969); calorías (Tinkle y Hadley, 1975) y peso seco (Tinkle y Hadley, 1973). Vitt y Price (1982) comentan que cualquiera de estas unidades presentan la misma variabilidad, por lo que no hay beneficio en usar alguna en específico. En la actualidad ya no se utilizan las medidas calóricas o de peso seco para cálculo de masa relativa de la nidada, pero todavía no se ha llegado a un consenso en la variable a utilizar como denominador (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Variaciones en los cálculos de la masa relativa de la nidada (MRN).

MASA RELATIVA DE LA NIDADA	CITA
$MRN_1 = \frac{\text{peso de las crías}}{\text{Peso de la madre pre oviposición}}$	Tinkle, 1969; Vitt y Price, 1982; Seigel y Fitch, 1984; Shine, 1992
$MRN_2 = \frac{\text{peso de las crías}}{\text{Peso total de la Hembra – peso crías}}$	Cuellar, 1984; Ramírez-Bautista y Vitt, 1998
$MRN_3 = \frac{\text{peso de las crías}}{\text{Peso de hembra post oviposición}}$	Madsen y Shine, 1993; Lourenço, <i>et al.</i> , 1996; Rodríguez, 1999

Aunque existen pequeñas diferencias entre los índices, no es posible comparar sus resultados. Shine (1992) intentó hacer equiparables mediante transformaciones matemáticas los resultados obtenidos en los índices MRN_1 y MRN_3 (Cuadro 4.2). La diferencia entre ambos índices es que el primero utiliza el peso total de la hembra, incluida su progenie; mientras que el segundo utiliza el peso de la hembra sin el peso de las crías o huevos. En otras palabras, Shine quitó el peso de las crías del denominador en el primer índice (MRN_1), de tal forma que sus resultados fueran iguales a los resultados del tercer índice (MRN_3) y por lo tanto equiparables. Además, quitando el peso de las crías se eliminan los problemas señalados por Shine (1980), es decir, el tener una proporción con una misma variable tanto en el numerador como en el denominador.

En lagartijas todavía se sigue utilizando el índice de Tinkle (1969), en el que utiliza la proporción de peso de la nidada entre la masa total de la hembra incluida la nidada (MRN_1), a pesar de los errores matemáticos que este índice presenta, (como lo comentan Shine, 1980 y Seigel y Fitch, 1984).

El contar con un índice que refleje de manera más precisa la asignación de la energía hacia la reproducción y que sea de uso generalizado ayudará a interpretar la táctica que presenta la hembra de determinada edad en el instante y ambiente que ocurre la reproducción (Pianka, 1986). Lo anterior resulta especialmente importante en el caso de especies de vida larga, en donde el individuo debe distribuir sus recursos energéticos entre el mantenimiento, crecimiento y reproducción a lo largo de toda su vida (Heino y Kaitala, 1999).

Calculo de esfuerzo reproductor en iguaninos

En los reptiles, el peso de la nidada, expresada como una fracción del peso de la hembra (MRN), varía de 4 a 5% para algunas especies, y llega a ser hasta del 20-30% en otras (Pianka, 1976). En los iguaninos el esfuerzo reproductor (MRN) se ha calculado utilizando el índice de Tinkle (1969), en el que se utiliza el peso de la hembra antes de la oviposición (MRN₁) en tres especies: *Iguana iguana*, MRN = 0.303; *Ctenosaura similis*, MRN = 0.216; y *Conoluphus subcristatus*, MRN = 0.199; (Rand, 1984; Fitch y Henderson, 1978; Werner, 1983). Siguiendo la clasificación de Vitt y Price (1982), estas tres especies asignan una alta proporción de masa (energía) a la nidada.

Este trabajo intenta determinar la proporción de energía (a partir del índice MRN₂ de Cuellar, 1984) que las hembras de iguana negra *Ctenosaura pectinata* invierten durante en un período reproductor. Además se busca establecer la relación existente entre el tamaño de la madre, tamaño de la nidada y peso de las crías con el carácter MRN.

Esfuerzo reproductor individual por cría (ERPC)

Un problema actual es la falta de trabajos dirigidos a entender cómo se distribuye la energía entre los descendientes. Esta área de trabajo ha sido desarrollada por investigadores como Trivers y Willard (1973), Smith y Fretwell (1974) y Brockelman (1975). Pero todavía sigue siendo un área poco desarrollada.

Smith y Fretwell, (1974) propusieron que la forma de distribuir la energía hacia cada hijo debe de ser de tal forma, que maximice la probabilidad de sobrevivencia durante sus primeros estadios de vida y lograr que pueda llegar a reproducirse. Esta distribución de la energía juega un papel importante, tanto en el componente de fertilidad de la madre, como en el componente de sobrevivencia de los hijos, ambos importantes en la adecuación parental (McGinley, 1989). El conocer este carácter de historia de vida y su variabilidad entre y dentro de las nidadas ayuda a determinar el efecto que puede tener sobre los patrones de mortalidad y crecimiento poblacional y estos, a la vez, sobre la evolución de las tácticas reproductoras y el esfuerzo reproductor (Winkler y Wallin, 1987; Shine y Schwarzkopf, 1992; Niewiarowski y Dunham, 1994, 1998; Shine *et al.*, 1996).

Distribución de la energía entre número y tamaño de las crías

Desde hace más de cuatro décadas se han realizado trabajos relacionando el número y el tamaño de huevos, utilizando como modelo a diferentes taxones, como: invertebrados marinos, arañas, copépodos, peces teleosteos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Salthe, 1969). De estos trabajos se plantearon cuatro generalizaciones:

- 1) El tamaño de la madre está relacionado con la capacidad reproductora.
- 2) El número de huevos está inversamente relacionado con su tamaño.
- 3) El tamaño del huevo está directamente relacionado con el tamaño de la cría al momento de nacer.
- 4) El número y tamaño de los huevos puede variar geográficamente.

Con estos trabajos se iniciaron los estudios sobre la inversión de la energía dirigida a cada individuo dentro de una progenie, con la finalidad de entender porqué hay especies que producen muchos huevos pequeños y porqué hay otras que producen pocos huevos grandes. Estos primeros estudios dieron las bases para lo que Smith y Fretwell (1974) llamó relaciones de energía entre padres e hijos, en la que plantea dos suposiciones:

- 1) Conforme el gasto de energía hacia cada cría se incrementa, su número decrece; y
- 2) La adecuación de cada cría aumenta al incrementar la inversión de energía en cada individuo.

En este mismo trabajo Smith y Fretwell señalaron que es necesario cierta cantidad de energía mínima para que la cría sea viable y que existe una cantidad de energía óptima por cría. Con base en la idea anterior es que se ha trabajado para responder a la pregunta de cómo se asigna la energía a cada uno de los individuos de una progenie. Cabe aclarar que el aumentar el número de crías que lleguen a la edad reproductora será lo que incida directamente sobre la adecuación parental (Smith y Fretwell, 1974).

En otras palabras, no sólo es importante la cantidad de energía asignada a la reproducción, sino también, la forma en que se asignan los recursos hacia cada

cría, ya que esto será crítico para la sobrevivencia y crecimiento de los juveniles (Smith y Fretwell, 1974). Esta idea no se podría responder si el estudio se abocara a conocer solamente el esfuerzo reproductor de la madre en cada puesta, ya que esto solamente refleja los factores ambientales que están operando en el adulto y que influyen sobre su táctica reproductora en un momento y tiempo determinado. Mientras que la asignación de la energía hacia las crías está estrechamente relacionado con el tipo de ambiente en el que se van a desarrollar estos nuevos individuos (Pianka, 1986).

Número vs. tamaño de las crías por evento reproductor

Smith y Fretwell (1974) y Brockelman (1975) llegaron a la conclusión de que la selección natural tendería a optimizar el tamaño de huevo o del neonato al punto en que un incremento en el tamaño del huevo sólo ocurriría si se iguala la reducción en adecuación al disminuir el número de crías. De esta conclusión estos autores propusieron que la inversión parental se maximizaría al invertir la misma energía en todas las crías, pero ignoran la manera en que el esfuerzo reproductor se divide entre la progenie, por lo que todavía es un área de las historias de vida de los organismos poco desarrollada. En un esfuerzo por conjuntar ambas teorías Winkler y Wallin (1987) propusieron un modelo que utiliza esfuerzo reproductor y esfuerzo reproductor por cría en un sólo análisis de tácticas reproductoras. Este modelo es aplicable en animales con crecimiento determinado y estructura de edades sencilla.

La mayoría de los trabajos están más enfocados a entender qué determina la distribución de la energía entre las crías. Esta pregunta la han abordado de

manera teórica Parker y Begon (1986), Lloyd (1987), Winkler y Wallin (1987), McGinley *et al.* (1987) y McGinley (1989), mientras que de forma empírica ha sido estudiada en mamíferos (Read y Harvey, 1989), aves (Rohwer, 1988; Styrsky *et al.*, 1999), lagartijas (Ferguson *et al.*, 1982; Rand, 1982), tortugas (Schall, 1978; Congdon *et al.*, 1983; Congdon y Gibbons, 1987; Iverson y Smith, 1993), serpientes marinas (Lemen y Voris, 1981) y peces teleosteos (Elgar, 1990). Estos trabajos han mostrado un tamaño de crías constante. La excepción son los trabajos realizados por Congdon *et al.* (1983) y Congdon y Gibbons (1987), en el que señalan que el tamaño de huevo de las tortugas *Deirochelis reticularia* y *Chrysemys picta* aumenta en relación directa con el tamaño de la madre. Congdon y Gibbons (1987) explican que el incremento de tamaño del huevo está relacionado con el incremento de la abertura de la cintura pélvica de la madre. Otras especies en donde se ha mostrado un incremento en el tamaño de las crías son *Sceloporus undulatus* y *Uta stansburiana* (Nussbaum, 1981; Ferguson *et al.*, 1982). Pero a diferencia de las tortugas, en estas lagartijas la variación en el tamaño de los huevos de un período a otro se plantea que es causada por competencia por alimento entre las crías y/o por diferencias de recursos alimentarios de la hembra entre uno y otro período.

Forma de evaluar esfuerzo reproductor por cría

El esfuerzo reproductor por progenie se define como la proporción de la energía total que la madre dirige hacia cada individuo dentro de una progenie (Esfuerzo Reproductor por cría o Masa Relativa por cría; Winkler y Wallin, 1987). La forma

de evaluarlo ha sido a través de índices. Hasta el momento existen tres índices diferentes para cuantificar el esfuerzo reproductor por cría (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Variaciones en los cálculos del esfuerzo reproductor por cría.

Esfuerzo reproductor por cría (ERPC)	Cita
$\frac{\text{MRN}}{\text{número de huevos}}$	Rand, 1984
$\frac{\text{Peso promedio del huevo}}{\text{peso de la hembra post parto}}$	Schall, 1978
$\frac{\text{Peso promedio del huevo}}{\text{peso de la hembra pre oviposición}}$	Lemen y Voris, 1981

En los reptiles el peso de la cría, expresada como una fracción de la energía total dirigida a la reproducción, varía de 1 al 2% en lagartijas como *Typhlosaurus garipeensis*, *Gehyra variegata* y *Ptenopus garrulus* y llega a ser hasta del 13% en otras como *Agama hispidus* (Pianka, 1976). En las serpientes marinas, el esfuerzo por cría varió de 2.1% en *Enhidrina schistosa*, hasta el 10.9% en *Hydrophis fasciatus* (Lemen y Voris, 1981). En *Iguana iguana* el esfuerzo reproductor por cría varia de 0.4% a 2.5%, siendo las hembras más pesadas las que tuvieron los huevos con mayor masa (Rand, 1984). En este mismo trabajo se comparó el peso de cada huevo en dos poblaciones sin encontrar diferencias significativas.

En la iguana negra *Ctenosaura pectinata* no hay trabajos que describan el esfuerzo reproductor por cría, ni la relación que tiene este esfuerzo reproductor por cría con el tamaño de la nidada, masa de la nidada y esfuerzo reproductor. El presente trabajo está dirigido a determinar la relación que tienen el tamaño de la

nidada y el esfuerzo reproductor por cría con aspectos morfológicos como tamaño y peso de la hembra.

OBJETIVOS

En este trabajo se pretende:

- 1) Evaluar el esfuerzo reproductor de *C. pectinata* mediante el índice de masa relativa de la nidada (MRN).
- 2) Determinar si existe influencia de caracteres de la hembra como, tamaño y peso, sobre la cantidad de energía destinada a la reproducción.
- 3) Determinar si la energía a la reproducción es utilizada para producir más crías o crías de mayor peso.
- 4) Evaluar el índice esfuerzo reproductor por cría.
- 5) Determinar si existe influencia de caracteres de la hembra, como tamaño y peso, en el esfuerzo de producir una cría.
- 6) Cuantificar la variación en tamaño y peso de las crías recién nacidas en cada nidada.

MÉTODO

Captura y manejo de hembras grávidas

La técnica de captura, manejo y obtención de datos tanto de hembras vivas como muertas se llevó a cabo en los mismos períodos y con la misma metodología que la descrita en el capítulo dos. Durante los períodos reproductores de 1998 y 1999

las hembras grávidas se mantuvieron en jaulas individuales hasta que desovaron. A cada hembra se le registraron datos de tamaño y peso pre y post-oviposición. Cuando fue posible se registraron los mismos datos a las iguanas atrapadas por los cazadores, registrándose el sitio de captura. Además, se obtuvieron datos de peso, tamaño y número de huevos en oviducto, peso de la nidada y peso de cada huevo de 14 hembras muertas en 1998 y de 15 hembras muertas en 1999.

Obtención de datos de huevos y crías

El registro de peso de huevos se realizó entre marzo y abril de 1998 y 1999. Mientras que el registro de tamaño y peso de las crías nacidas por nidada se realizó en los meses de junio y julio de 1998 y 1999; para el primer año se obtuvieron los datos antes señalados para 25 nidadas, mientras que para 1999 se registraron para 20 nidadas.

De cada cría nacida se procedió a registrar la fecha de nacimiento, el número de madre, el peso por cría y el peso total de la nidada, el tamaño total (LT) y tamaño hocico-cloaca (LHC). Se registró además la presencia de rasgos particulares de cada cría, como color de cuerpo o algún tipo de malformación física; estos datos se tomaron al momento de que la cría salió del nido o en los tres primeros días de vida.

Al igual que a la madre, las crías se marcaron de forma individual utilizando solamente cuentas de chaquiras de diferentes colores cocidas en el primer tercio de la cola (Fisher y Muth, 1989), las crías así marcadas fueron liberadas en los lugares donde se liberaron a sus madres.

Masa relativa de la nidada (MRN) como medida del esfuerzo reproductor

Se obtuvo la masa relativa de la nidada (MRN) a partir de tres índices diferentes.

Estos cálculos se realizaron separando los datos por período y además,

separando los datos de masa de la nidada obtenidos de huevos, de los obtenidos de crías recién nacidas. Para los posteriores análisis de regresión se ocupó el índice MRN propuesto por Cuellar (1984), el cual resta el peso de la nidada al peso total de la hembra.

Para saber si es posible hacer equiparables los resultados de los índices de Tinkle, MRN_1 y de Seigel, MRN_3 se empleó la fórmula que utilizó Shine (1992; $MRN_{post} = [(MRN_{pre})^{-1} - 1]^{-1}$). La finalidad es determinar si los datos de MRN en los que utilizan la masa de la hembra antes de ovipositar pueden ser equiparables con aquellos que utilizan la masa de la hembra después de ovipositar.

La MRN fue relacionada con las diferentes medidas morfológicas y reproductoras de la hembra (LHC materno, tamaño de la nidada y peso promedio de crías por nidada). Este análisis se realizó tres veces:

1. Calculando la MRN a partir de los datos de masa de la nidada a partir de huevos.
2. Calculando la MRN a partir de crías.
3. Calculando la MRN juntando los datos de huevos y crías.

Inversión reproductora

Siguiendo el procedimiento de Gregory y Larsen (1993) se determinó el índice de inversión reproductora, es decir, la relación entre masa de la nidada y el peso perdido de la hembra después de la oviposición (masa antes de la puesta-masa

después de la oviposición/masa después de la puesta). Este índice puede ayudar para examinar el gasto de energía a la reproducción y el costo energético que conlleva la reproducción.

Esfuerzo reproductor por cría (ERPC)

Dado a que se registró el peso de cada cría se prefirió usar el índice manejado por Schall (1978; ERPC= peso promedio de la cría por nidada/peso de la hembra post parto). Este índice no sobre-estima la cantidad de energía que la hembra dirigió hacia cada huevo.

Análisis de los datos

Se utilizaron pruebas de estadística descriptiva como son promedio, desviación estándar, error estándar y rango en cada uno de los caracteres reproductores medidos (LHC, peso post oviposición, peso de nidada, peso de crías, tamaño de crías, masa relativa de la nidada y esfuerzo reproductor por progenie). La prueba paramétrica *t* de *student* se aplicó para comparar los resultados de MRN₃ obtenidos de manera directa con los resultados obtenidos a partir de la transformación matemática propuesta por Shine (1992). Se realizaron correlaciones lineales para relacionar la variable masa de la nidada con las variables LHC, masa materna post-parto, tamaño de la nidada y masa promedio de crías por nidada. Se determinó la relación entre el logMRN y el logLHC materno, tamaño de la nidada y masa promedio de crías por nidada utilizando el modelo de regresión simple. Este mismo modelo se aplicó relacionando el logMRPC como variables dependientes contra el logLHC materno, tamaño de la

nidada masa promedio de crías por nidada y masa de la nidada. La transformación logarítmica se usó para generar normalidad en las distribuciones, para evitar los problemas estadísticos asociados con la comparación con proporciones como son datos de MRN y MRPP; además que ayuda en la interpretación biológica y facilita la comparación entre poblaciones y aún entre especies (Shine, 1992; King, 2000).

RESULTADOS

Relación entre peso de la nidada y caracteres morfológicos y reproductores en *Ctenosaura pectinata*.

La masa de la nidada estuvo relacionada de manera positiva con el tamaño de la madre, con la masa materna post-oviposición y con el número de huevos; no así con el peso promedio de las crías por nidada (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Valores de regresión entre caracteres reproductores de la madre y masa de la nidada.

CARACTERES MATERNOS	N	R	r²	P
LHC materno	72	0.61	0.38	<0.0001
Peso post-oviposición	43	0.56	0.32	0.000067
Tamaño de la nidada	72	0.85	0.73	<0.0001
Peso prom. de una cría por nidada	72	0.18	0.03	0.13

N= Tamaño de la muestra; R= coeficiente de correlación; r²=coeficiente de determinación; P= probabilidad

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cálculo de masa relativa de la nidada (MRN)

El cálculo de MRN realizado a partir de huevos no difirió del de MRN obtenido a partir de crías en ninguno de los dos índices (MRN₁: $t = -0.128$, $gl = 35$, $p = 0.89$ y MRN₂: $t = -0.238$, $gl = 35$, $p = 0.81$). Dado que es necesario el peso de la hembra post oviposición esta comparación no se pudo realizar en el índice MRN₃.

Al unir los valores de huevos y crías para el período reproductor de 1998 y compararlo con el valor de los índices del período de 1999 tampoco se registraron diferencias significativas en ninguno de los tres índices (MRN₁: $t = -0.251$, $gl = 70$, $p = 0.80$; MRN₂: $t = -0.232$, $gl = 70$, $p = 0.81$; MRN₃: $t = -1.315$, $gl = 41$, $p = 0.19$).

La falta de diferencia en MRN entre estos períodos y entre la MRN a partir de huevos o de crías fue el principal motivo para decidir juntar los datos y obtener un índice general de MRN aplicando tres distintas ecuaciones (Cuadro 4.5). En este mismo cuadro se muestra la estimación de masa relativa de la nidada (MRN₃ estimada) al aplicar la fórmula de Shine (1992). Este autor intentó hacer equiparables los índices de Tinkle (1969) y Seigel *et al.* (1986). Contrario a lo ocurrido en las serpientes, en las iguanas no resultaron equiparables estos índices, aunque sí es similar al índice que da Cuellar (1984).

Cuadro 4.5.- Estadística descriptiva de la MRN a partir de los períodos 1998-1999.

	N	PROMEDIO	DESV. EST.	ERR. EST.	INTERVALO
MRN ₁	72	0.252	0.0409	0.0048	0.1275-0.3493
MRN ₂	72	0.3408	0.0732	0.0086	0.1461-0.5369
MRN ₃	43	0.3916	0.0683	0.0104	0.2394-0.5692
MRN estimada	72	0.3408	0.073	0.0086	0.1461-0.5369

El análisis de correlación lineal mostró que no hubo relación entre el Log MRN y el Log LHC (Cuadro 4.6, Fig. 4.1A). Las correlaciones significativas fueron entre el Log MRN-Log tamaño de la nidada (Cuadro 4.6, Fig. 4.1B) y entre el Log MRN – Log masa promedio de los descendientes por nidada (Cuadro 4.6, Fig. 4.1C). En ambas relaciones el valor de la pendiente fue positivo, indicando que tanto el tamaño de la nidada como el peso promedio de la progenie por nidada tiende a aumentar conforme la MRN aumenta. Un problema con estas relaciones es que sólo explican entre el 9% y el 15% de la variación de los datos relacionados.

Cuadro 4.6. Resultado de las correlaciones entre aspectos reproductores y MRN₂ utilizando los datos de masa de la nidada de huevos y crías.

RELACIÓN DEL LOG MRN	N	R	r ²	P
Log LHC materno	72	0.14	0.01	0.23
Log tamaño de la nidada	72	0.30	0.09	0.009
Log peso promedio de crías por nidada	72	0.39	0.15	0.0006

N= Tamaño de la muestra; R= coeficiente de correlación; r²=coeficiente de determinación; P= probabilidad

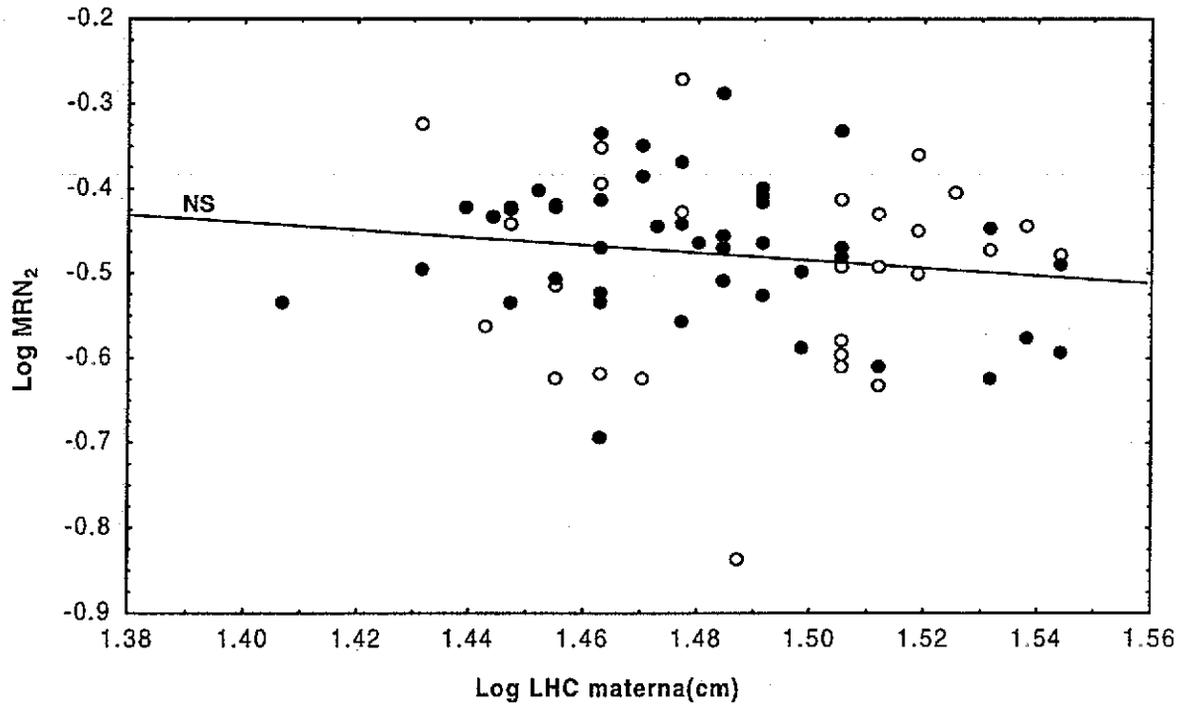


Figura 4.1A. Relación entre tamaño materno y esfuerzo reproductor. Los círculos claros representan datos de huevos, los círculos oscuros representan datos de crías. NS = no significativo.

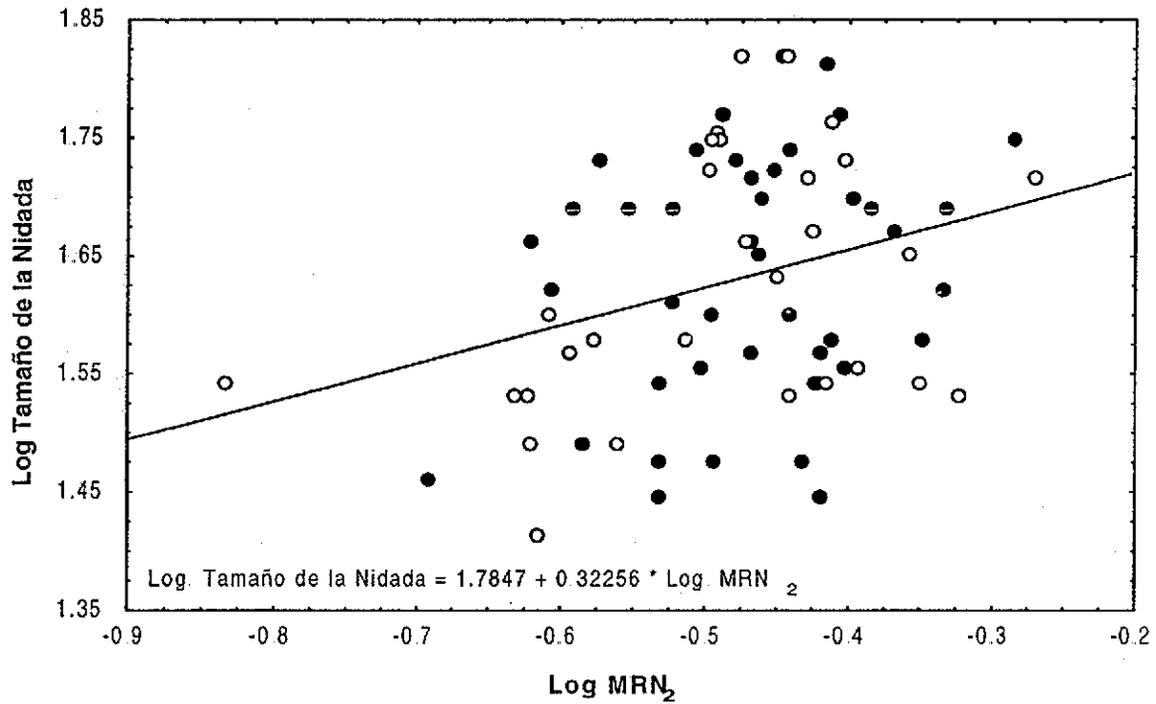


Figura 4.1B. Relaciones entre esfuerzo reproductor y tamaño de la nidada.

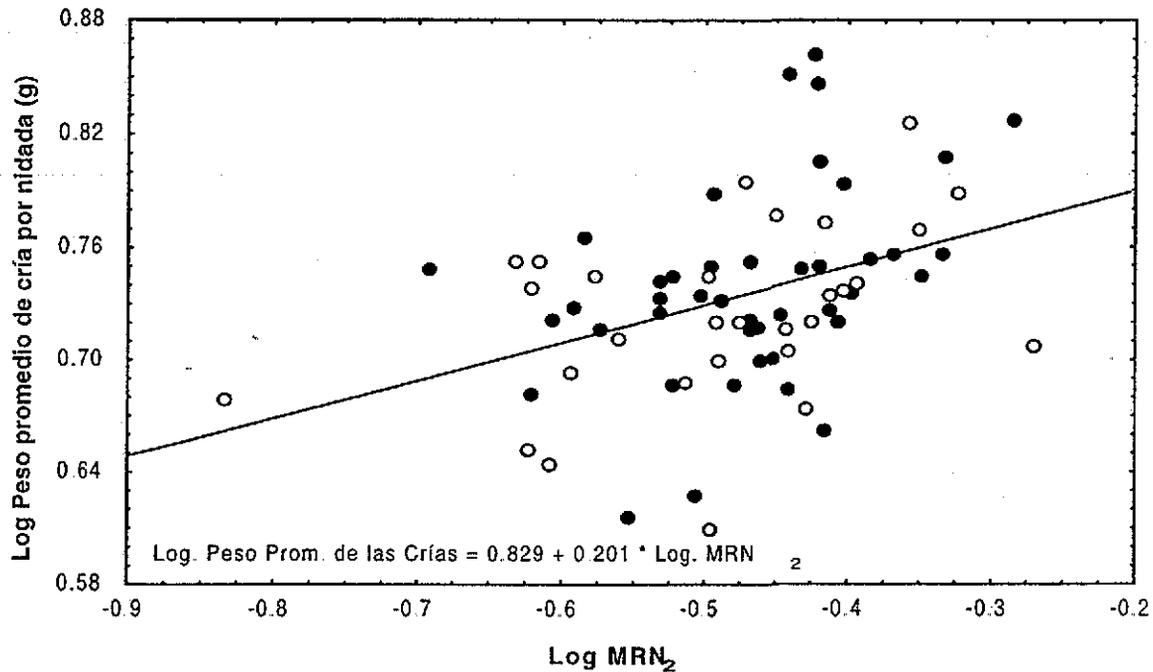


Figura 4.1C. Relación entre el esfuerzo reproductor y el peso promedio de la cría por nidada. Los círculos claros representan datos obtenidos de huevos, los círculos oscuros representan datos de crías.

Peso perdido por las hembras después del parto

A partir de 45 datos registrados en los períodos reproductores de 1998 y 1999, se determinó que el peso que en promedio pierde una hembra después de ovipositar (calculado a través de índice de masa relativa propuesto por Gregory y Larsen (1993) fue del 52% (Prom. =0.528, Desv. Est. = 0.090, Err. Est. = 0.013, Intervalo = 0.326- 0.811). Esta pérdida de peso, es consecuencia de dos factores: 1) la masa de la nidada y 2) una pérdida de material extraembrionario, producto de la inversión reproductora que la hembra hace durante este período.

Variación en el peso y tamaño de las crías

Peso de las crías. El peso promedio de 1594 crías fue de 5.573 ± 0.758 g. El 79.4% de las crías tuvieron un peso que se encontró dentro de una desviación estándar (lo que corresponde a 1293 registros). La diferencia entre el peso de las crías más ligeras y las más pesadas al momento de nacer fue de 4.6 g (Cuadro 4.7).

Tamaño de las crías. La LHC promedio de 1597 crías recién nacidas fue de 5.95 cm. El 80% de los datos obtenidos quedaron dentro de una desviación estándar, La longitud hocico-cloaca de las crías estuvo entre 4.80 y 6.80 cm. (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.7. Estadística descriptiva de peso y tamaño de crías recién nacidas a partir de los períodos 1998-1999

	N	PROM.	DESV. EST.	ERR. EST.	INTERVALO
Peso de crías (g)	1594	5.537	0.758	0.019	3.20-7.80
Tamaño de crías (cm)	1597	5.959	0.251	0.006	4.80-6.80

Variación en el peso y el tamaño de crías recién nacidas por nidada

Al medir el peso y tamaño de todas las crías provenientes de 45 nidadas se determinó que el 43% tuvieron crías con un tamaño promedio por nidada menor o igual al tamaño promedio de todas las crías (Fig. 4.2A). mientras que 54.5% tuvieron crías con un peso promedio menor o igual al peso promedio (Fig. 4.2B). La diferencia que existe entre el peso de la cría más ligera y la más pesada es 4.6 g lo que representa una diferencia porcentual del 57.7%. La diferencia entre la cría más chica y la más grande fue de 2 cm, representando una diferencia porcentual del 29.42%. Estos resultados indican que el peso es más variable que el tamaño en las crías al momento de nacer.

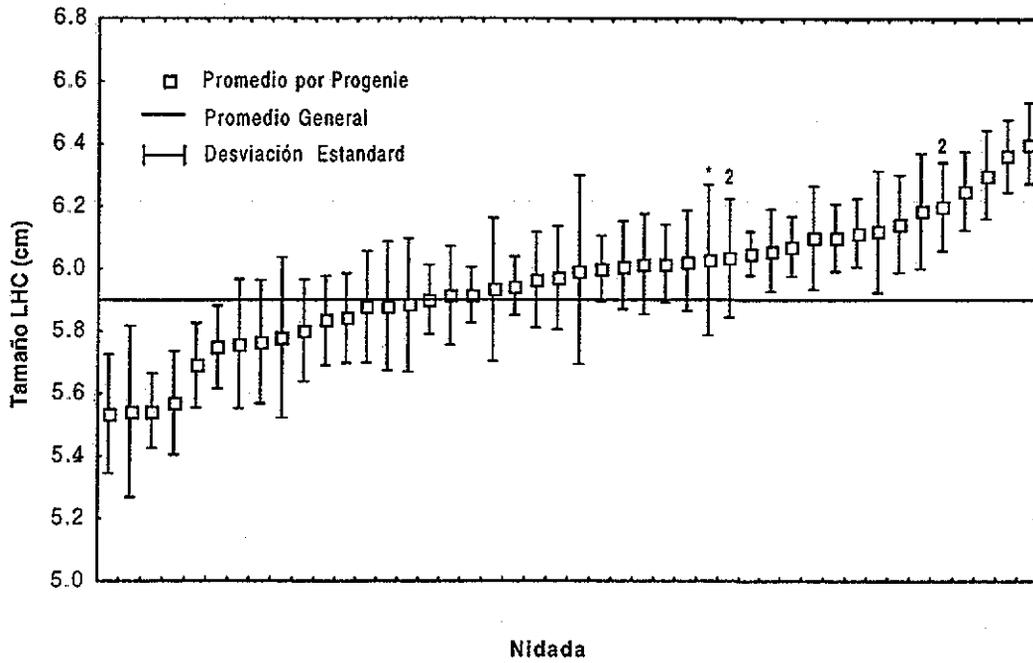


Figura 4.2A. Variación del tamaño de las crías de *Ctenosaura pectinata*. Los números 2 sobre la línea de desviación estándar señalan la cantidad de crías medidas. El asterisco muestra el resultado de dos nidadas mezcladas.

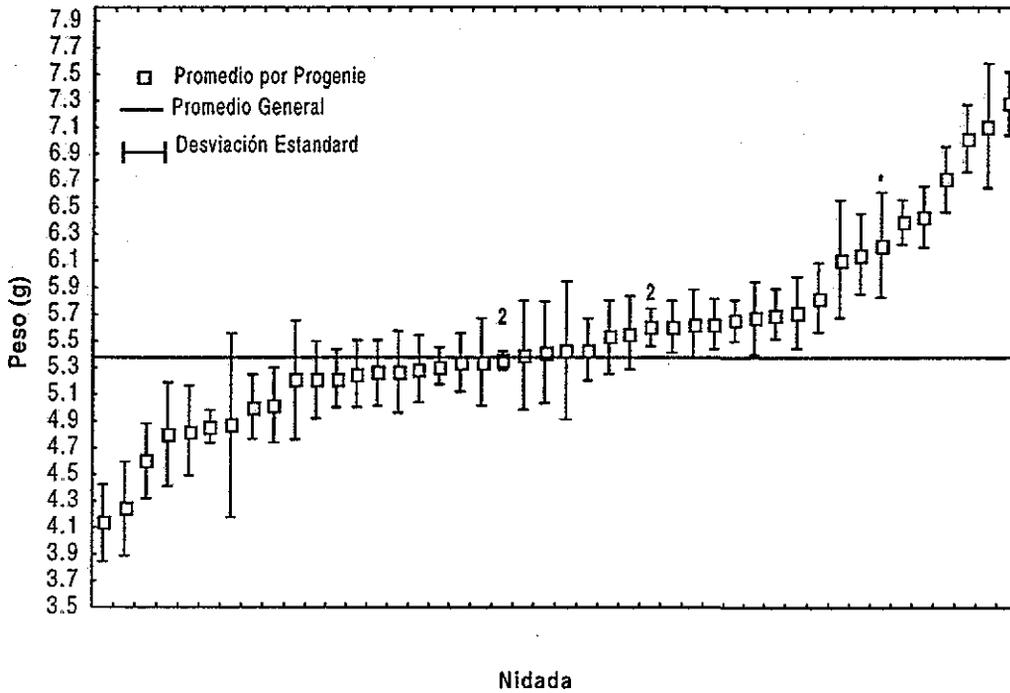


Figura 4.2B. Variación de peso por nidada en crías de *Ctenosaura pectinata*. Los números 2 sobre la línea de desviación estándar señalan el número de crías medidas. El asterisco muestra el resultado de dos nidadas mezcladas.

Por otro lado, aunque sí hubo correlación negativa entre el tamaño de la madre y el peso promedio por cría ($r = -0.308$), existió una gran varianza no explicada por el modelo de regresión lineal ($r^2 = 0.09$, $F_{(1-41)} = 4.3118$, $p = 0.04$ Fig. 4.3). Esto mismo se observó entre el peso promedio de la cría por nidada y el número de huevos por nidada ($r = -0.43$, $r^2 = 0.18$, $F_{(1-41)} = 9.61$, $p = 0.003$; Fig. 4.4).

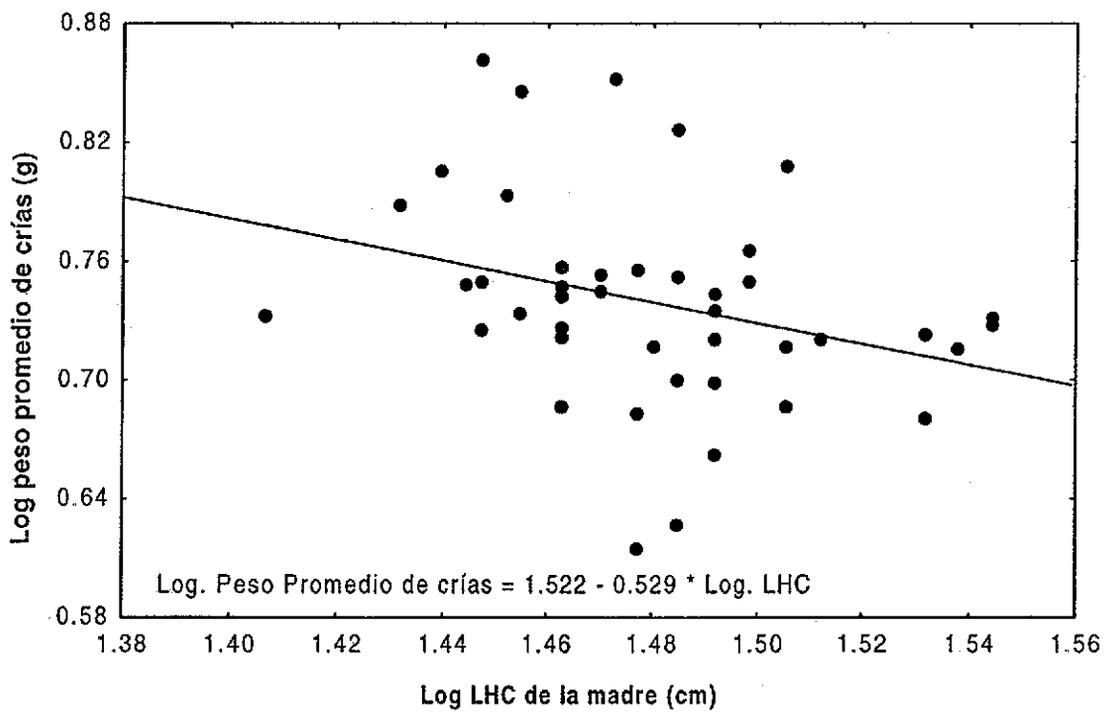


Figura 4.3. Relación entre tamaño de la madre y peso promedio de la cría por nidada.

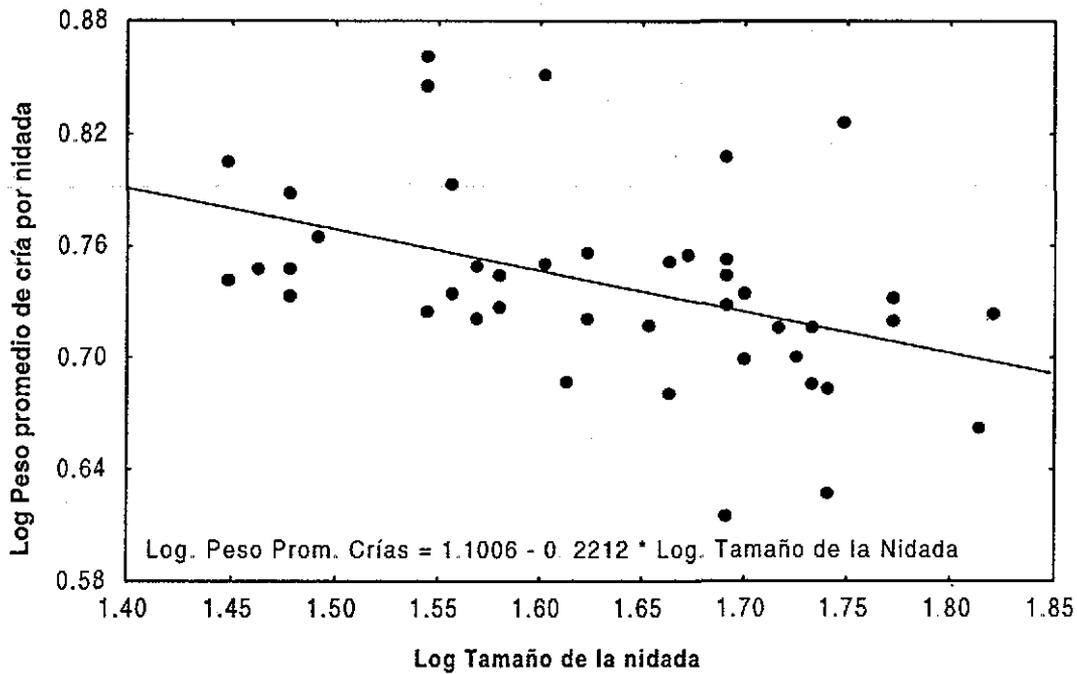


Figura 4.4. Relación entre tamaño de la nidada y el peso promedio de crías por nidada.

Calculo de esfuerzo reproductor por cría por nidada (ERPC)

El índice de Schall mostró que la cría representa el $0.80\% \pm 0.222$ en promedio del peso de la madre. El peso máximo y mínimo que una cría representa en el peso de la hembra es de 1.46% y 0.57% respectivamente.

Relación entre caracteres reproductores con la masa relativa de la cría por nidada (MRPC) calculada por el método de Schall

Utilizando el modelo de regresión lineal se determinó que el logMRPC estuvo inversamente relacionado con los Log de el tamaño (LHC) de la madre, el tamaño de la nidada, el peso post parto, y con el peso de la nidada. Estos resultados indican que conforme el tamaño de la hembra, tamaño de la nidada, peso post

parto y el peso de la nidada aumentan, la energía dirigida a cada cría tiende a ser menor. En cada una de estas relaciones el modelo lineal explica el 61, 55, 75 y 19 % de la variabilidad existente entre cada una de las relaciones respectivamente (Cuadro 4.8 Figs 4.5A, 4.5B, 4.5C y 4.5D).

Cuadro 4.8. Resultado de las correlaciones entre el log de caracteres maternos y el índice propuesto por Schall (1978) para calcular MRPC.

RELACIÓN DEL LOG MRCN	N	R	r²	P
Log LHC materno	43	0.78	0.61	<< 0.001
Log masa matema post parto	43	0.87	0.75	<< 0.001
Log tamaño de la nidada	43	0.74	0.55	<< 0.001
Log masa de la nidada	43	0.43	0.19	0.0031

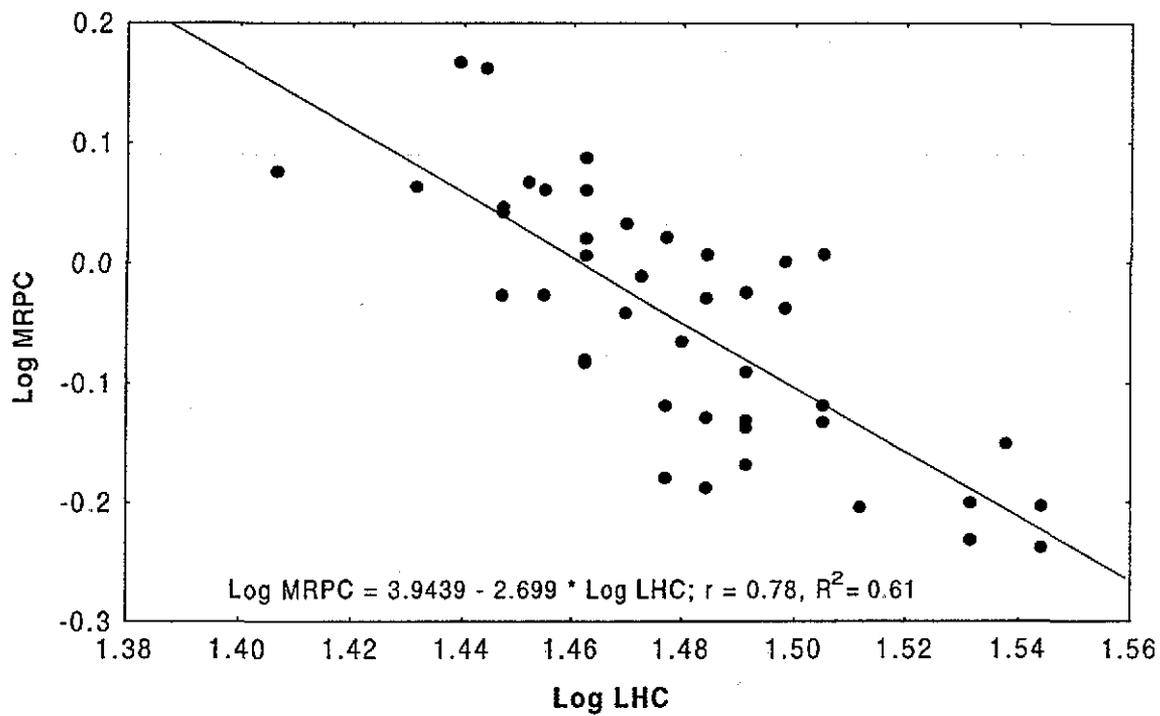


Figura 4.5 A. Relación de masa relativa por cría (MRPC) con LHC en hembras adultas de *Ctenosaura pectinata*.

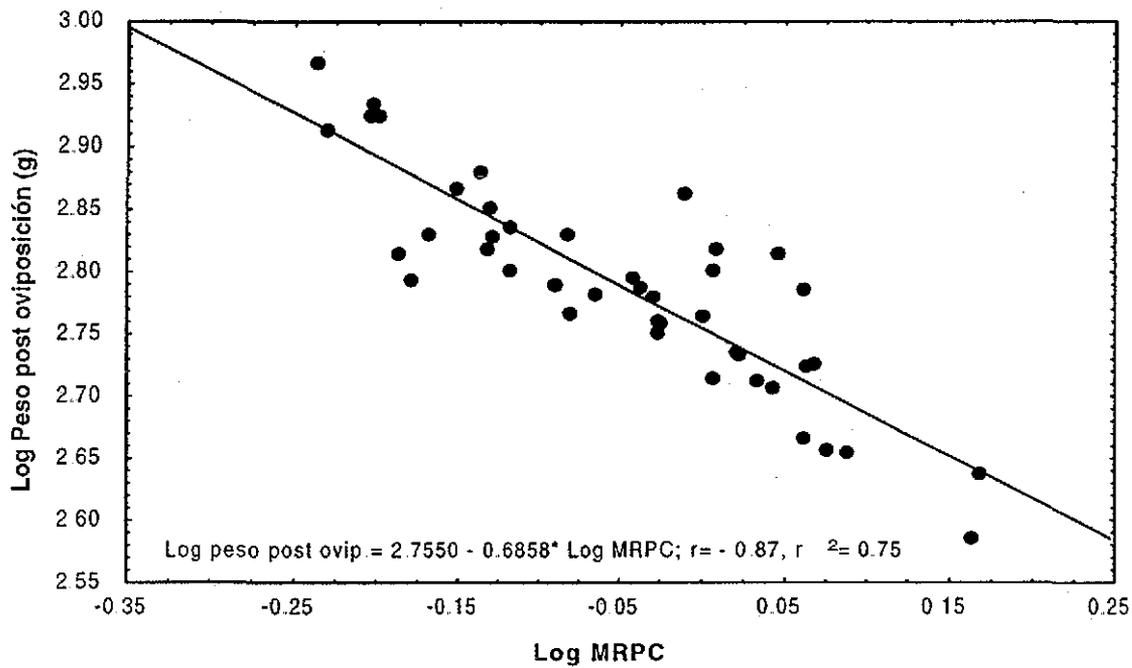


Figura 4.5B. Relación lineal entre masa relativa por cría (MRPC) y el peso post oviposición.

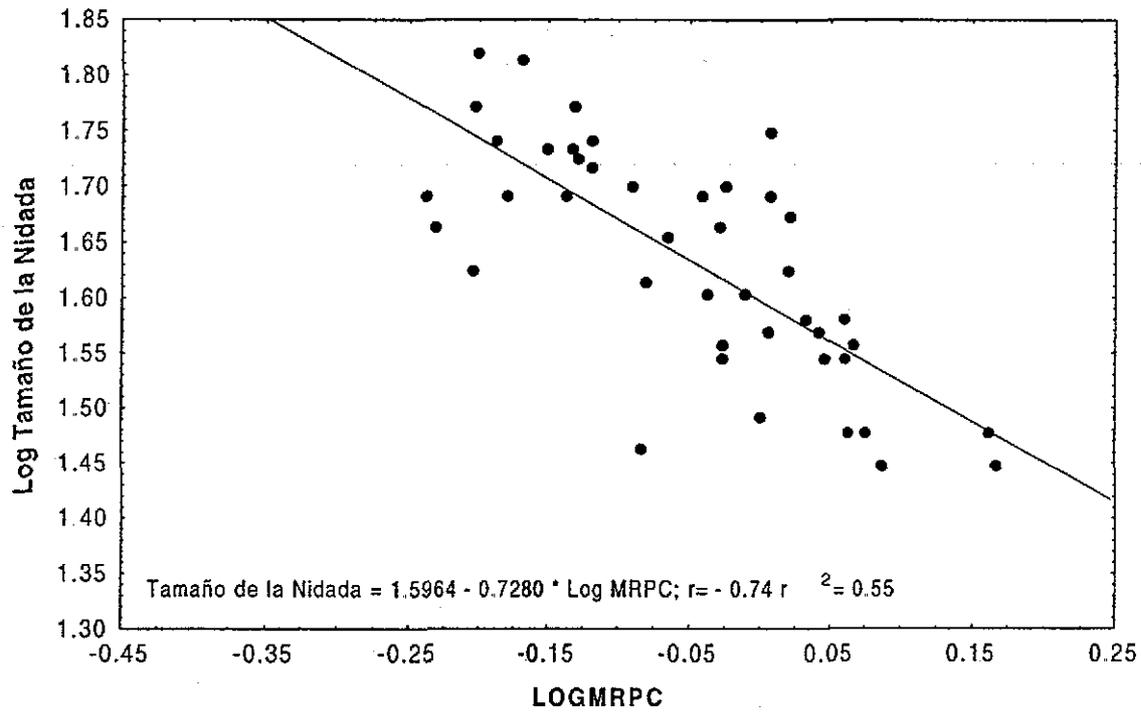


Figura 4.5C. Relaciones entre masa relativa por cría MRPC y el tamaño de la nidada.

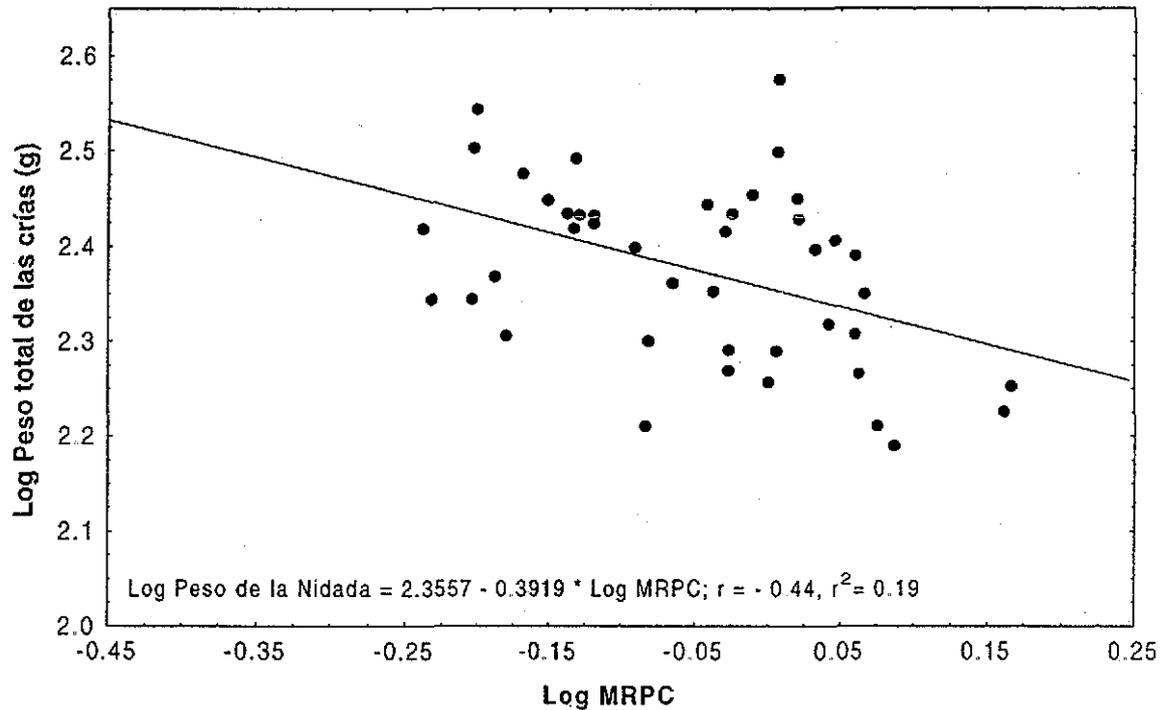


Figura 4.5D. Relación lineal entre masa relativa por cría (MRPC) y peso total de las crías de *Ctenosaura pectinata*.

DISCUSIÓN

Esfuerzo reproductor

En este trabajo el esfuerzo reproductor expresado como la proporción del peso de las hembras dirigida hacia las crías (MRN) fue de 0.34. El valor de este índice indica que la proporción de la masa de la nidada es muy similar al dado por Rand (1984) para la iguana verde *Iguana iguana* (0.30). Vitt y Congdon (1978) explican que el alto valor de la MRN es una consecuencia de la conducta de alimentación herbívora y de evasión a la depredación (críptosis). Las conductas de alimentación y de evasión a los depredadores de la iguana negra *Ctenosara pectinata* son muy similares a las de *I. iguana*, por lo que no es extraño que también tenga una MRN similar al de este iguanino (0.30 en *I. iguana* y 0.34 en *C. pectinata*). El tipo de conducta ante depredadores y hábitos alimentarios de esta especie pueden favorecer que se mantenga constante esta proporción de energía asignada a la reproducción.

En *Ctenosaura pectinata* otro aspecto que favorece esta alta asignación de energía a la reproducción es el reproducirse una vez al año. De esta forma hay un período del año en que la energía es dirigida primordialmente al crecimiento y otro período en que es asignada a la reproducción (Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 2000). Heino y Kaitala (1999) mencionan que esta puede ser la forma de distribución de energía que se da en organismos de vida larga.

Por otro lado, la MRN de *Ctenosaura pectinata* se mantiene más o menos constante en diferentes hembras (como sugiere la relación tamaño de la hembra-MRN de este trabajo, Fig. 4.1A). Al parecer, en las hembras de esta especie la

energía destinada a la reproducción no aumenta en relación a su tamaño, es decir, una hembra pequeña tendrá un esfuerzo reproductor similar a una hembra de mayor tamaño (Cuadro 4.6, Fig. 4.1A). Una posible consecuencia de esta manera de asignar la energía, es la probabilidad de que haya mayor mortalidad en hembras chicas que en hembras grandes.

En las iguanas es evidente la influencia negativa que tiene la reproducción sobre su condición física. Una hembra que acaba de ovipositar tiene la piel pegada a las costillas y carece de reservas alimenticias. Registros en campo hechos por Madsen y Shine (1993) con *Vipera berus*, demostraron una mortalidad directamente relacionado con una baja reserva energética en las hembras después del parto.

Este tipo de condición las hace también más susceptibles de ser más propensas a morir a consecuencia de los parásitos (Schall, 1983). Veiga *et al.* (1998) demostraron que la lagartija *Psamodromus algirus* tuvo un descenso de las defensas inmunes durante la reproducción, lo que ocasionó que fuera más susceptible a algunos hemoparásitos.

El que se requiera llegar a un tamaño determinado para reproducirse podría ser una forma de disminuir estos costos reproductores y por lo tanto, también podría explicar el que las hembras tarden en llegar a la madurez sexual al menos tres años posteriores al nacimiento. (Salas Tapia *et al.*, 1999 ; Salas-Tapia y Reynoso-Rosales, 2000).

VARIACIÓN EN PESO Y TAMAÑO Y ESFUERZO REPRODUCTOR POR CRÍA

Una de las suposiciones en el trabajo teórico sobre evolución del esfuerzo reproductor en lagartijas y serpientes que realizaron Shine y Schwarzkopf (1992) fue que el tamaño de las crías al nacer no variaba. Esta suposición fue constantemente cuestionada en los trabajos de Niewiarowski y Dunham (1994, 1998), primero porque ya se había demostrado que sí existe variación en el tamaño de las crías en diferentes grupos de reptiles (e.g. Ballinger, 1977; Nussbaum, 1981; Ferguson y Snell, 1986; Selcer, 1990) y segundo, porque esta suposición (que no es una generalidad) sí tiene influencia sobre el modelo que propusieron Shine y Schwarzkopf (1992).

La información que se tiene sobre crías en las iguanas señala que sí hay variación en el peso y tamaño en las crías al nacer (ver cuadro 7.2 en Wiewandt, 1982; en este cuadro, de las 11 especies, sólo siete presentan el intervalo de peso registrado y ocho el de tamaño). En un trabajo posterior al de Wiewandt, Rand (1984) muestra valores de peso promedio de huevos en 30 hembras de *Iguana iguana*. Con este trabajo se demuestra que existe variación al menos en peso en las crías. En este estudio, la variación registrada en las crías de iguana negra de Nizanda fue mayor en peso que en tamaño (Cuadro 4.7 Figs. 4.2A y 4.2B). Es probable que esto se deba a que no están operando las mismas restricciones sobre el tamaño y peso en las crías antes de salir del huevo, o al menos no con la misma magnitud. Una restricción que opera sobre el tamaño de las crías, es el espacio disponible dentro del huevo, mientras que el peso de las crías está relacionado con la cantidad de vitelo disponible (Sinervo y Licht, 1991)

Por otro lado, se ha propuesto teóricamente que el aporte energético a la reproducción sólo puede emplearse ya sea en producir una mayor cantidad de descendientes o en aumentar el aporte energético hacia cada cría y que se debería de asignar la misma cantidad de energía a cada cría (Smith y Fretwell, 1974). Esto no ocurre en las hembras de iguana negra, ya que a mayores MRN se observó un aumento en el número de crías, y también un aumento en el peso de las crías (Fig.4.1B y 4.1C). Además, de que se observa variabilidad en peso y tamaño tanto entre como dentro de cada nidada (Figs. 4.2A y 4.2B)

Distribución de la energía reproductora hacia las crías

En comparación con la amplia variedad de estudios hechos para determinar esfuerzo reproductor, pocas veces se ha cuantificado el esfuerzo reproductor por cría. Dado que en *C. pectinata* existe variabilidad en el peso y tamaño en las crías tanto inter- como intra-nidadas, la inversión por cría tiende a ser una mejor representación de la cantidad de material o energía destinada hacia cada uno de estos nuevos individuos, como también Congdon y Gibbons (1987) lo afirman.

El esfuerzo reproductor por cría (ERPC) para *C. pectinata* utilizando el índice de Schall fue en promedio de 0.8%, es decir, menos del 1% del peso corporal de la madre es destinado a la producción de una cría. Este resultado es muy similar al reportado por Rand (1984) con *Iguana iguana*, aunque cabe señalar que el índice utilizado por Rand es diferente al ocupado en este trabajo. En las lagartijas, la distribución de energía a cada cría se encuentra entre 1 y 2%, aunque en *Typhlosaurus gariepensis* llegó a ser hasta del 17% (Pianka 1986). Estos datos muestran que aunque *Ctenosaura pectinata* se encuentra dentro de las especies

de reptiles que dirigen una gran cantidad de energía hacia la reproducción, no es de las especies que asignan mucha energía hacia cada cría.

En esta especie, la manera que tiene la hembra en influir sobre sus descendientes es dirigiendo el esfuerzo reproductor hacia tener crías más pesadas y en mayor cantidad. Para lograr que se incremente el peso y el número de las crías por evento reproductor, es necesario que haya una menor asignación proporcional de energía hacia cada cría con respecto a la energía disponible por cada madre. La relación inversa entre la cantidad de energía asignada a cada cría y el tamaño de la hembra confirma que esto es lo que ocurre en esta especie (Fig. 4.5A). Es decir, conforme la hembra es más grande la cantidad de energía (en relación a su propio peso) destinada hacia cada cría es menor, lo cual implica tener crías de menor peso.

La figura 4.5A puede interpretarse como una relación de costo de producción de un nuevo descendiente. En este caso el costo de tener un huevo es mayor para una hembra chica, ya que requerirá invertir más energía que lo que necesita invertir una hembra de mayor tamaño. El que exista una diferencia en costo de producir una cría para una hembra chica que para una grande puede ser un evento que influya sobre la fertilidad de la hembra conforme va creciendo.

Otros reptiles en donde existe evidencia de efecto materno sobre el tamaño del huevo es la tortuga *Deirochelys reticularia*. En esta especie el tamaño del huevo está directamente relacionado con el tamaño de la madre (Congdon *et al.*, 1983). También existen evidencias de que el ambiente de incubación puede determinar la cantidad de energía que la hembra dirige hacia cada descendiente (Crump y Kaplan, 1979). Es probable que este costo por huevo entre las hembras

de diferente tamaño también tenga una influencia sobre la variabilidad internada en la cantidad de material (peso de los huevos) en esta población de iguana negra. Esta variabilidad registrada no se ajusta al modelo de Smith y Fretwell (1974) sobre una asignación de energía equitativa hacia cada cría.

La variabilidad intranidada en el peso de las crías puede no únicamente ser consecuencia del efecto materno, sino de una conjunción de factores entre los que pueden encontrarse el materno y el ambiente de incubación. Cada uno de estos factores puede influir en el desarrollo de las crías. Aunque esta variabilidad tiene que ocurrir dentro de un límite mínimo que genere una cría viable y la energía necesaria para generar el mayor número de crías que lleguen a reproducirse (Pianka, 1976).

La importancia que tiene conocer el peso de las crías al nacimiento podrá a ayudar en las suposiciones que han tenido que hacer los estudios teóricos sobre evolución de las historias de vida (Shine y Schwarzkopf, 1992; Shine *et al.*, 1996; Niewiarowski y Dunham 1994, 1998). Si en un futuro se quiere comprobar empíricamente la factibilidad de los modelos teóricos sobre el esfuerzo reproductor y distribución de la energía en la progenie en los reptiles, es importante contar con toda la información reproductora (incluyendo peso y tamaño de las crías) en la mayor cantidad de especies.

COSTOS REPRODUCTORES

En los reptiles Shine (1980) y Madsen y Shine (1993) señalan a dos costos de la reproducción como principales en los reptiles: costos de sobrevivencia y costos en la fecundidad potencial, ya que cualquiera de ellos limita la producción de nuevos descendientes.

En las iguanas los dos costos reproductores parecen estar operando durante el período reproductor de la misma forma en que ocurren en otras especies de lagartijas, ya que es en este momento cuando son más susceptibles de sufrir depredación a causa de los cambios conductuales, morfológicos y energéticos que presentan (Shine, 1980; Madsen y Shine, 1993).

Costo de sobrevivencia

La iguana negra de Nizanda al igual que los demás reptiles sufren una serie de cambios tanto morfológicos como conductuales durante su reproducción. Estos cambios hacen que sean atrapadas más fácilmente por cazadores, perros domésticos o potencialmente por animales silvestres como coyotes (*Canis latrans*), tejones (*Nasua sp.*) y leoncillos (*Felis yagouaroundi*).

Depredación.- Aunque no se observaron muertes de hembras adultas a causa de animales silvestres, si hubieron huellas y excretas de ellos en las zonas de oviposición y hubo una gran pérdida de hembras grávidas (465) a causa de la cacería (Reynoso-Rosales, 2000). Estos datos señalan a la cacería como la presión más fuerte que sufren las hembras grávidas en Nizanda. Esta pérdida de individuos reproductores no es un evento reciente, sino que se da desde la época

precolombina (Soustelle, 1994). Ya desde esos tiempos la cultura gastronómica de la gente incluye a la iguana dentro de los alimentos consumidos.

Dada la presión a la que han sido sometidos estos animales, es muy probable la pérdida de hembras por acción del hombre sea el costo de sobrevivencia que haga que este reptil presente estrategias reproductoras similares a las registradas para *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis* Wiewandt (1982). Es decir alta tasa de crecimiento, una madurez temprana y menor tiempo para alcanzar su primera reproducción, en comparación a iguaninos *Dipsosaurus dorsalis*, *Sauromalus obesus*, *S. hispidus* y *S. varius*.

Costos potenciales de fecundidad futura

Como señala Shine (1980) el evento reproductor puede influir en la distribución de la energía de dos formas, disminuyendo la tasa de alimentación o canalizando la energía hacia la reproducción en lugar de crecer.

Pérdida de peso de las hembras.- Un factor que puede influir para que la hembra no se reproduzca hasta cumplir tres años de nacida, es la pérdida de peso que sufren al final de período de oviposición. Seigel y Ford (1987) explican que una estrategia presente en los reptiles es posponer la reproducción hasta tener las reservas energéticas suficientes para realizar las funciones metabólicas necesarias para sobrevivir.

En el caso de las iguanas, es probable que esta pérdida de peso sea consecuencia de las actividades que tiene que realizar la hembra para tener éxito en la oviposición (desplazamiento a los sitios de anidación, disminución de sus

tasas de alimentación y pérdida de fluidos relacionados con la oviposición). Tener la primera reproducción hasta el tercer año de vida, posiblemente ayude a las hembras adultas de *C. pectinata* a evitar o disminuir la probabilidad de muerte por inanición y así aumentar las probabilidades de tener una siguiente reproducción.

Hasta el momento no hay la suficiente información para determinar si una vez iniciada la reproducción, la pérdida de peso ejerce una influencia sobre la probabilidad de morir por inanición. Aunque posiblemente este costo indirecto sí influya en la tasa de crecimiento de la hembra y por ende en su fecundidad futura.

Disminución en la tasa de crecimiento. - En el caso de la iguana negra, el producir una sola nidada y tener un ciclo reproductor anual puede ayudar a que la disminución en la tasa de crecimiento no represente un costo alto para la reproducción futura, ya que la energía se puede dirigir o al crecimiento o a la reproducción en determinado momento, como postula Heino y Kaitala (1999) que ocurre en especies longevas con crecimiento indeterminado. En este estudio no se obtuvieron datos que permitan inferir si existe disminución en la tasa de crecimiento a consecuencia de la reproducción, aunque sí se sabe, por la presencia de anillos de crecimiento en huesos, que la tasa de crecimiento de esta iguana no es el mismo durante todo el año (Salas-Tapia *et al.*, 1999; Salas-Tapia y Reynoso-Rosales, 2000). Es probable que en esta especie el costo reproductor puede estar actuando de manera más evidente sobre la sobrevivencia a la primera reproducción.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Hidalgo, V. y Reynoso-Rosales, V. H. 2000. In the black iguana *Ctenosaura pectinata* the reproductive effort is assigned to increase both the clutch size and the egg mass of its progeny. P. 68. En 80 th Annual meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologist.
- Andrews, R. M. 1979. Reproductive effort of female *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 4: 620-626.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R. E. 1983. Life history variation. Pp. 241-260. En R. B. Huey, E.R. Pianka, y T.W. Schoener (Eds.) *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. USA.
- Bell, G. 1997. Selection, the mechanism of evolution. Chapman y Hall USA.
- Brockelman, W. Y. 1975. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *Am. Nat.* 109: 677-699.
- Browne, R. A. y W. D. Russell-Hunter. 1983. Reproductive effort in molluscs. *Oecologia (Berl.)* 37: 23-27.
- Charlesworth, B. 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge. USA.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley. 1978. Parental investment: Comparative reproductive energetics in bisexual and unisexual lizards, genus *Cnemidophorus*. *Am. Nat.* 112: 509-521.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- , A. E. Dunham y D. W. Tinkle. 1982. Energy budgets and life histories of reptiles
Vol. 13. Pp. 233-272. En C. Gans (Ed.) *Biology of the reptilia*. Academic
Press, London and New York.
- , J. W. Gibbons y J. L. Greene. 1983. Parental investment in the chicken turtle
(*Deirochelys reticularia*). *Ecology* 64: 419-425.
- y J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to
optimal egg size theory?. *Proceeding of the Natural Academy of Sciences*
USA 84: 4145-4147.
- Crump, M. L. y R. H. Kaplan. 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs
(Hylidae). *Copeia* 4: 626-635.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of
optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body ratio. *Am. Midl.*
Nat. 111:242-258.
- , D. B. Miles y D. N. Reznik. 1988. Life-history patterns in squamate reptiles. Vol.
16. Pp. 441-522. En C. Gans y R. B. Huey (Eds.) *Biology of the reptilia*.
Branta Books. New York. USA
- Elgar, M. A. 1990. Evolutinary compromise between a few large and many small
eggs: Comparative evidence in teleost fish. *Oikos* 59: 283-287.
- Ferguson, G. W., K. L. Brown y V. G. DeMarco. 1982. Selective basis for the
evolution of variable egg and hatchling size in some iguanid lizards.
Herpetologica 38: 178-188.

- y H. L. Snell. 1986. Endogenous control of seasonal change of egg, hatchling, and clutch size of the lizard *Sceloporus undulatus garmani*. *Herpetologica* 42:185-191
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. 2d revised ed Dover, New York USA.
- Fisher, M. y A. Muth. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herp. Rev.* 20: 45-46.
- Fitch, H. y R. W. Henderson 1977a. Age and sex differences in the ctenosaur (*Ctenosaura similis*). Milwaukee Public Museum. *Contr. Biol. Geol.* 11: 1-11.
- Fitch, H. y R. W. Henderson 1977b. Age and sex differences, reproduction and conservation of *Iguana iguana*. Milwaukee Public Museum. *Contr. Biol. Geol.* 13: 1-21.
- Fitch, H. y R. W. Henderson. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *Univ. Kan. Sci. Bull.* 51: 483-500.
- Ford, N. B. y R. A. Seigel. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: Evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70: 1768-1774.
- Gadgil, M. y Solbrig, O.T. 1972. The concept of r and K selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.* 96: 361-373.
- Gillis, R. y R. E. Ballinger, 1992. Reproductive ecology of red-chinned lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) in southcentral Colorado: Comparisons with other populations of a wide-ranging species. *Oecologia (Berl.)* 89: 236-243.

- Gould, S. J. y R. C. Lewontin, 1979. The spandrels of San Marcos and the Panglossian paradigm: A critique of adaptacionist program. Proc. Roy. Soc. Lon. B. 205:581-598.
- Gregory, P. T. y K. W. Larsen, 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian population of the common garter snake *Thamnophis sirtalis*. Copeia 4: 946-958.
- Harper, J. L. y J. Ogden. 1970. The reproductive strategies of higher plants I. The concept of strategie with special reference to *Senecio vulgaris*. Jour. Ecol. 8: 681-698.
- Heino, M. y V. Kaitala, 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. Jour. Evol. Biol. 12: 423-429.
- Hirshfield, M. F. y D. W. Tinkle. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 72: 2227-2231.
- Iverson, J.B. 1979. Behavior and ecology of the rock iguana, *Cyclura carinata*. Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 24: 175-358.
- y G. R. Smith, 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. Copeia 1-21.
- King, R. B. 2000. Analyzing the relationship between clutch size and female body size in reptiles. Jour. Herp. 27: 148-150.
- Lemen, C. A. y H. K. Voris. 1981. A comparison of reproductive strategies among marine snakes. Jour. Anim. Ecol. 50: 89-101.

- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1354.
- Lourenço, W. R., O. Cuellar y F. R. Mendez de la Cruz. 1996. Variation on reproductive effort of the scorpion *Tityus columbianus*. *Jour. Biogeog.* 23: 681-686.
- Lloyd, D. G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *Am. Nat.* 129: 800-817.
- Madsen, T. y R. Shine. 1993. Cost of reproduction in a population of European adders. *Oecologia (Berl.)* 94: 488-495.
- McGinley, M. A. 1989. The influence of a positive correlation between clutch size and offspring fitness on the optimal offspring size. *Evol. Ecol.* 3: 150-156.
- McGinley, M. A., Temme, D. H. y M. A. Geber. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: Theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130: 370-398.
- Miller, T. J. 1987. Artificial incubation of eggs of the green iguana (*Iguana iguana*) *Zoo Biology* 6: 225-2326.
- Niewiarowski, P. H. y A. Dunham. 1994. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: Costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution* 48: 137-145.
- Niewiarowski, P. H. y A. Dunham. 1998. Effects of mortality risk and growth on a model of reproductive effort: Why the Shine and Scharzkopf model is not general. *Evolution* 52: 1236-1241.
- Norris, K. S. 1953. The Ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology* 34: 265-287.

- Nussbaum, R. A. 1981. Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side-blotched lizard *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia (Berl.)* 49: 8-13.
- Parker, G. A. y M. Begon. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Am. Nat.* 128: 573-592.
- Pianka, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.* 16: 775-784.
- 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- y W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice-Hall, New Jersey, USA.
- Ramírez-Bautista, A., G. Gutiérrez-Mayén y A. Gonzalez-Romero. 1995. Clutch size in a community of snakes from the mountain of the valley of Mexico. *Herp. Rev.* 26: 12-13.
- y L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423-431.
- Rand, A. S. 1982. Clutch and egg size in brazilian iguanid lizards. *Herpetologica* 38: 171-178.
- 1984. Clutch size in *Iguana iguana* in Central Panama. Pp. 115-122. En R. A. Siegel, L. E. Hunt, J. L. Knight, L. Malaret y N. L. Zuschlag. (Eds.) *Vetrebrata ecology and systematics: a tribute to Henry S. Fitch*. Lawrence, Kansas (University of Kansas Museum of Natural History).

- Read, A. F. y P. H. Harvey. 1989. Life history differences among the eutherian radiation. *Jour. Zool.* 219.
- Reynoso-Rosales, V. H. 2000. Cazando iguana negra: un problema mayor del que parece. P. 1. En *Memorias de la 6ª Reunión Nacional de Herpetología*, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.
- Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- 1992. Measuring the cost of reproduction. *TREE*. 7: 42-45.
- Rodríguez, R. F. J. 1999. Estudio comparativo de algunos aspectos de la inversión parental en lacertidos de ambiente tropical templado. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Roff, A. D. 1992. *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman y Hall USA.
- Rohwer, F. C. 1988. Inter and intraspecific relationship between egg size and clutch size in waterfowl. *Auk* 105: 161-176.
- Salas-Tapia, H., Reynoso-Rosales, V. H. y Aguirre-Hidalgo, V. 1999. Estudio preliminar sobre la determinación de edad en una población de iguana negra *Ctenosaura pectinata*. P. 147. En *Libro de resúmenes del XV Congreso Nacional de Zoología*. Sociedad Mexicana de Zoología, A. C.
- y Reynoso-Rosales, V. H. 2000. Estructura de edad de una población de iguana negra *Ctenosaura pectinata*. P. 51. En *Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología*. Sociedad Herpetológica Mexicana. A. C.

- Salthe, S. N. 1969. Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles. *Am. Midl. Nat.* 81: 467-490.
- Schall, J. J. 1978. Reproductive strategies in sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus*): Two parthenogenetic and three bisexual species. *Copeia* 1:108-117.
- Schall, J. J. 1983. Lizard Malaria: Parasite-host ecology. Pp. 84-100. En Huey R. B.; E. R. Pianka y T. W. Schoener (Eds.) *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachuset, USA.
- Seigel, R. A. y H.S. Fitch. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia (Berl.)* 61: 293-301.
- Seigel, R. A., H. S. Fitch y N. B. Ford. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica* 42: 179-185.
- y N. B. Ford. 1987. Reproductive ecology. Pp. 210-252. En R. A. Reigel, J. T. Collins y S. S. Novak (Eds.) *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Macmillan Pub. Co. New York, USA.
- Selcer, K. W. 1990. Egg-size relationships in a lizard with a fixed clutch size: variation in a population of the mediterranean gecko. *Herpetologica* 46: 15-21.
- Shine, R. 1980. "Cost" of reproduction in reptiles. *Oecologia (Berl.)*. 73: 481-485.
- 1992. Relative Clutch mass and the body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46: 828-833.
- y L. Schwarzkopf. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46: 62-75.

- , L. Schwarzkopf y M. J. Caley. 1996. Energy, risk, and reptilian reproductive effort: A reply to Niewiarowski and Dunham. *Evolution* 50: 2111-2114.
- Sinervo, B. y P. Licht. 1991. Hormonal and physiological control of clutch size, egg size, and egg shape in side blotched lizards (*Uta stansburiana*): constraints on the evolution of life history. *Jour. Exp. Zool.* 257: 252-264.
- Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- Soustelle, J. 1994. La vida cotidiana de los aztecas en vísperas de la conquista. FCE. México.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35:266-281.
- 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, USA.
- Styrsky, J. D., K. P. Eckerle y C. F. Thompson. 1999. Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* 266: 1253-1258.
- 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* 103: 501-516.
- y R. E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: A study of the intraespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- y A. E. Dunham. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia* 1-18.

- y N. F. Hadley 1973. Reproductive effort and winter activity in the viviparous montane lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 272-276.
- y N. F. Hadley. 1975. Lizard reproductive effort: caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427-434.
- Trivers, R. L. y D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Van Devender, R. W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology*. 59: 1031-1038.
- 1982. Growth and ecology of spiny-tailed and green iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. Pp. 162-183. En G. M. Burghardt y A. S. Rand. (Eds.) *Iguanas of the World: their behaviour, ecology and conservation*, Noyes publs, Park Ridge New Jersey.
- Veiga, J. P., A. Salvador, S. Merino y M. Puerta. 1998. Reproductive effort affects response and parasite infection in a lizard: a phenotypic manipulation using testosterone. *Oikos* 82: 313-318.
- Vitt, L. J. y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112: 595-608.
- y H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Werner, D. I. 1983. Reproduction in the iguana *Conolophus subcristatus* in the fernandina island, galapagos: clutch size and migration cost. *Am. Nat.* 121: 757-775.

- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pp. 119-141. En G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.) Iguanas of the World: their behaviour, ecology and conservation. Noyes publs, Park Ridge New Jersey.
- Williams, G. C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- Winkler, D. y K. Wallin. 1987. Offspring size and number: A life history model linking effort per offspring and total effort. Am. Nat. 129: 708-720.

CAPÍTULO 5

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que el tamaño de la nidada está directamente relacionado con el tamaño de la madre.

El peso total de la nidada está directamente influenciado por el peso y tamaño de las madres. Es evidente que el aumento en masa de la nidada es consecuencia del incremento en la progenie.

En esta especie pocos huevos son infértiles.

El análisis exploratorio de la influencia que tiene la historia evolutiva en la cantidad de crías determinó que en *Scleroglossa* sí existe este tipo de influencia, En *Iguana* no hubo influencia de la historia evolutiva en este carácter de historia de vida.

Los resultados de la prueba para determinar el estado ancestral y la magnitud de cambios demostró que esta especie, junto con *Ctenosaura similis* e *Iguana iguana*, son las que tienen la mayor cantidad de cambios en el tamaño de la nidada.

Aunque la hembra invierte la energía tanto en aumentar el peso como el número de progenie por evento reproductor, es muy probable que la selección esté operando a favor de aumentar el tamaño de la nidada en esta especie.

En esta especie un incremento en la energía asignada a la reproducción se traduce en un aumento en el peso de las crías como en una mayor producción de crías.

En las crías recién nacidas existe variación en peso y tamaño tanto a nivel internidada como intranidada. De los dos, el que tiene mayor variación es el peso de las crías, como consecuencia de la cantidad de vitelo que tiene el huevo, mientras que el tamaño está controlado por la disponibilidad de espacio dentro del huevo.

La variación en el peso promedio de las crías por nidada está inversamente relacionada con el tamaño de la nidada; este resultado demuestra que en este reptil también se presenta el trueque entre producir muchas crías de bajo peso o pocas crías pesadas.

La asignación de la energía hacia cada cría disminuye conforme aumenta el tamaño de la madre, sin que esto ocasione que se disminuya el peso de cada cría.

La energía que necesita una hembra grande para generar una nueva cría es menor a la que requiere una hembra de menor tamaño, esto ayuda a entender el porque esta especie tiende a incrementar la cantidad de progenie conforme es más grande.

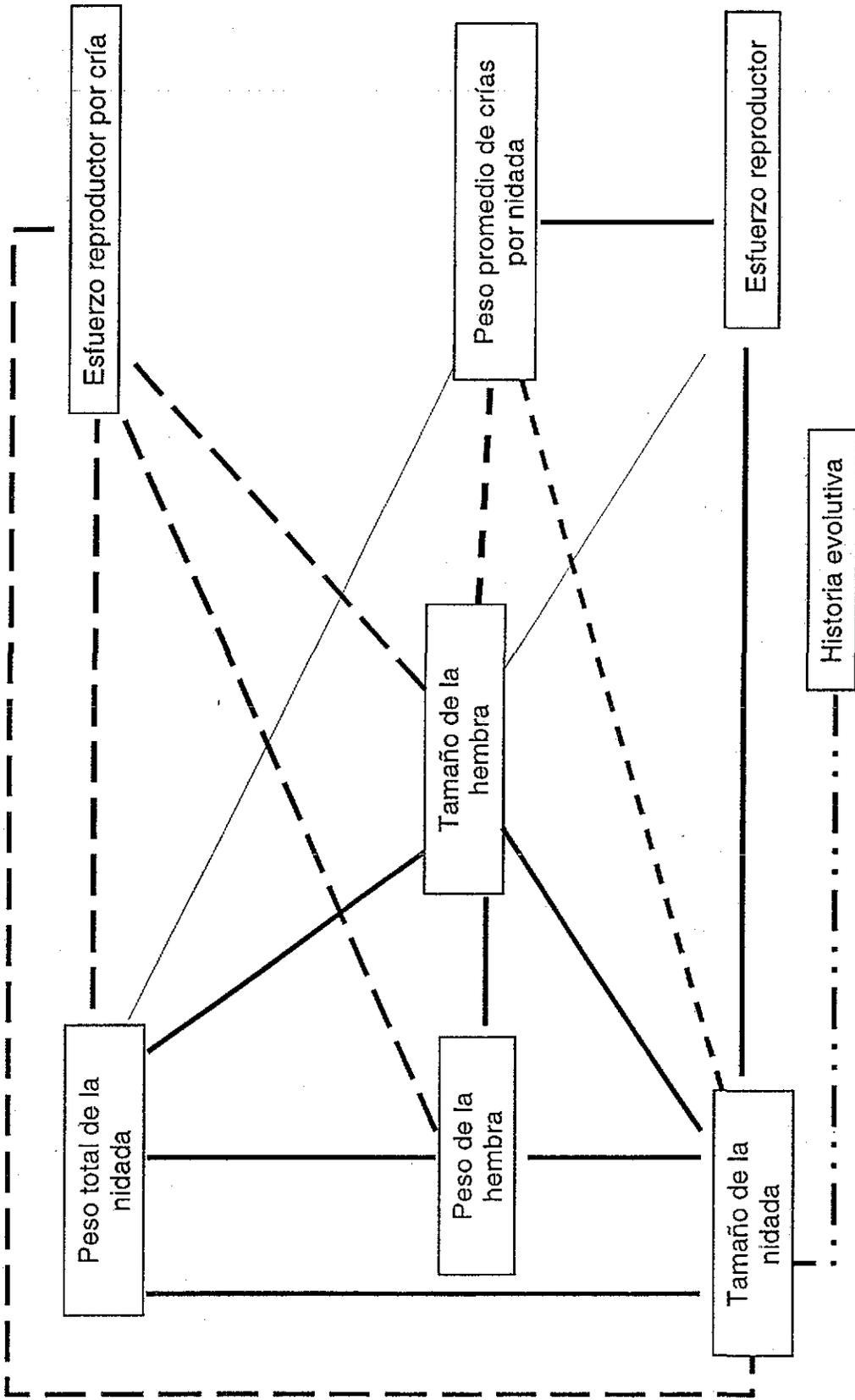


Diagrama 5.1. Relaciones entre caracteres morfológicos y reproductores en la iguana negra *Ctenosaura pectinata* de Nizanda. Las líneas continuas indican relaciones positivas, Las líneas gruesas punteadas indican relaciones negativas, las líneas delgadas indican relaciones desconocidas y la combinación de puntos y rayas indican la ausencia de relación.

En el diagrama se muestra el tipo de relación que tienen entre sí cada uno de los caracteres evaluados en este trabajo.

Se observó que los caracteres positivamente relacionados fueron el tamaño de la hembra, que estuvo relacionado con el peso total de la nidada, con el peso de la hembra y con el tamaño de nidada. El peso de la hembra también tuvo relación positiva con el tamaño de la nidada y con el peso total de la nidada. A la vez el tamaño de la nidada y peso total de la nidada estuvieron relacionadas entre si.

Con respecto al esfuerzo reproductor este estuvo positivamente relacionado con el peso promedio de una cría por nidada y con el tamaño de la nidada. De igual forma, el peso promedio de una cría por nidada tuvo relación positiva con el esfuerzo reproductor por cría.

El esfuerzo reproductor por cría estuvo negativamente relacionado con el peso total de la nidada, con el peso de la hembra, con el tamaño de la hembra y con el tamaño de la nidada. Por otro lado la historia evolutiva no influyo en el tamaño de la nidada que presenta *Ctenosaura pectinata*.

El tamaño de la hembra no tuvo relación con el esfuerzo reproductor. Tampoco hubo relación entre el peso total de la nidada y el peso promedio de una cría por nidada.

El peso promedio de una cría por nidada estuvo negativamente relacionado con el tamaño de la madre y con el tamaño de la nidada, pero no tuvo relación con el peso total de la nidada.