

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN PREDICTIVA DE LA IGUANA  
NEGRA (*Ctenosaura pectinata*) Y ANÁLISIS DE LA  
INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA COMO FACTOR  
LIMITANTE DE SU DISTRIBUCIÓN

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

GEORGINA GONZÁLEZ MONFIL

DIRECTOR DE TESIS: DE CIENCIAS DE VIDA HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D.F.



COORDINACIÓN

SEPTIEMBRE, 2005

m. 349162



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.



Permito a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.  
NOMBRE: Georgina González Montil  
FECHA: 26/Septiembre/05  
FIRMA:

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de abril del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **González Monfil Georgina** con número de cuenta **503006941** con la tesis titulada: "Áreas de distribución predictiva de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) y análisis de la influencia de la temperatura como factor limitante de su distribución", bajo la dirección del(a) Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales.

Presidente:	Dr. Enrique Martínez Meyer
Vocal:	Dr. Germán David Mendoza Martínez
Secretario:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Suplente:	Dr. Luis Zambrano González
Suplente:	Dr. Alfredo D. Cuarón Orozco

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 12 de agosto del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## RECONOCIMIENTOS

A los miembros del Comité Tutorial que siguieron muy de cerca la realización de este trabajo, por su apoyo, correcciones y por todo el tiempo que a el dedicaron:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Dr. Alfredo Cuarón Orozco

Dr. Enrique Martínez Meyer

La realización de este trabajo pudo ser posible en gran medida gracias a la beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con número 172846 y la beca de la Dirección General de Estudios de Posgrados (DGEP) a través de sus programas de becas para estudios de Maestría, que recibí del 2002 al 2004.

Este proyecto fue financiado por el Instituto de Biología, UNAM.

## DEDICATORIA

A mi mami Cira por todo su apoyo, comprensión y todo lo que le debo.

A mis hermanos Ade, Fide y Mary por ser lo más importante en mi vida.

A mis queridas amigas Carolina, Verónica, Elvira, Pilar y Elisa por regalarme parte de su tiempo, por su ayuda en los tiempos difíciles, por compartir su alegría, por hacer feliz mi existencia y por todos y cada uno de los momentos vividos.

A los que considero mis amigos y me consideran su amiga, pero sobretodo por aguantar el ritmo despiadado de mi compañía.

A esa persona especial que me topé por casualidad en el camino y me ha enseñado tantas cosas...

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a Víctor Hugo Reynoso por aceptarme como su estudiante, por las ideas para concretar este trabajo que surgió de todas las dudas y preguntas de un experimento anterior, por todo su apoyo y paciencia.

A los miembros del comité de sinodales, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Alfredo Cuarón Orozco, que me guiaron en la realización de este trabajo, así como al Dr. Luis Zambrano González y al Dr. Germán David Mendoza que leyeron el escrito y corrigieron mis errores.

A los curadores y técnicos de las colecciones herpetológicas y museos que me facilitaron la información acerca de las especies del Género *Ctenosaura* para realizar la parte de distribución potencial, en especial al Sr. Armando Borgonio de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles.

Agradezco a todas las personas que participaron en este duro pero divertido trabajo de campo: Roberto García, Pilar Rueda Zozaya, Omar Hernández y Nicolás Urbina, sobre todo a Víctor Hugo Reynoso, Jorge Cime (El chino), Arturo Romo, Juan Carlos Chacón, Carlos Iván Arce, no sé que habría hecho sin todo su apoyo, ahora todo queda en un bonito recuerdo y los datos de manera muy sintetizada en este escrito.

A Víctor Hugo Reynoso y al biólogo Rafael Aguilar por su valiosa ayuda para la obtención de las hembras grávidas.

A las personas que nos recibieron y permitieron obtener datos dentro de sus propiedades a lo largo del transecto Yautepec-Santo Domingo Ocotitlán, especialmente al Sr. Ortiz por hacer más amena la estancia en Yautepec.

Agradezco muy sinceramente a las personas que me apoyaron en alguna de las etapas del experimento con las iguanitas, como el acondicionamiento del bioterio, elaboración de jaulas y equipo necesario para que las iguanitas pudieran vivir cómodamente, en primer lugar y muy especialmente a Rodrigo Rojas y a Víctor Hugo Reynoso por todas esas horas invertidas en las jaulitas, por el cansancio, por esas ampollas y heridas; a Alejandro Hunab Molina, Ubaldo Guzmán, Pilar Rueda Zozaya, Raúl Soto y a Rocío Ponce. Así como para la obtención de datos de crecimiento a Pilar Rueda Zozaya, por todo ese tiempo que trabajamos juntas en el bioterio cada día.

En los análisis de las pruebas estadísticas quiero agradecerle al Dr. Víctor Hugo Reynoso por su gran apoyo en el diseño experimental y esclarecer tantas veces mis dudas con respecto a las pruebas. Al M. en C. Rafael Madrid por ayudarme a entender como funcionan los Análisis de Varianza, que sin duda le costó muchas horas de su tiempo, al Dr. Luis Zambrano González por su ayuda en los análisis de las tasas de crecimiento de las crías y, especialmente al casi doctor Juan Rivera Cazares que muy paciente y amablemente compartió mucho de su conocimiento.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer por todas las explicaciones y ayuda en la elaboración de los mapas de distribución potencial, así como a las personas que me ayudaron a resolver algunas dudas, Constantino, Claudia y Daniel, especialmente a Rocío Ponce.

A mis compañeros de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Adriana, Ana, Arturo, Henry, Hunab, Marcela, Nicolás, Omar, Oscar, Paco, Roberto, Rocío, Wendoli, Wendy, especialmente a Pilar, Elisa e Iván por enseñarme a valorar los buenos momentos y a sobreponerme de los malos, por ser mi compañía durante ya más de dos años, por las risas, la ayuda, la amistad y la alegría que me dio compartir todo ese tiempo.

Las hembras grávidas fueron colectadas con permiso especial Oficio Núm/SGPA/DGVS/01126 de SEMARNAT, otorgado al Dr. Víctor Hugo Reynoso.

## RESUMEN

La temperatura es muy importante para los reptiles tanto en aspectos fisiológicos, reproductivos, de crecimiento, etc. La temperatura de incubación al afectar la tasa de eclosión y el desarrollo embrionario se ha propuesto como un factor que puede estar limitando la distribución de distintas especies de lagartijas. La temperatura ambiental también puede influir para que una población pueda ocupar hábitats diferentes. El objetivo de este trabajo fue explorar la importancia que tiene la temperatura de incubación y de crecimiento para la iguana negra y sus implicaciones para su distribución.

Para determinar el efecto de la temperatura de incubación y de crecimiento se colectaron 12 hembras grávidas entre marzo y abril del 2003 en el valle de Morelos. El total de huevos de cada madre se dividió para incubarse en tres temperaturas 26, 29 y 32 °C. Para evaluar los efectos de la temperatura en el crecimiento, se colocaron 20 iguanas (10 hembras y 10 machos) incubadas a 29 °C y 20 a 32 °C en jaulas individuales en temperatura cálida controlada de 28 a 32 °C en un bioterio. Los mismos tratamientos de incubación se colocaron a temperatura ambiente (clima templado) de Ciudad Universitaria (C.U.), UNAM. El crecimiento se cuantificó a través de las medidas de la longitud hocico-cloaca, longitud de la cola y peso, al nacimiento y cada 15 días durante cinco meses. Todas las iguanas fueron alimentadas *ad libitum* con el mismo tipo de alimento. Al mismo tiempo, se registró la temperatura ambiental y de nidos simulados en un gradiente altitudinal cada 200 metros de 1200 a 2000 msnm, de Santo Domingo, Ocotitlán a Yautepec, Morelos durante los meses de incubación, marzo a julio. Adicionalmente, se registró la temperatura de crecimiento en el Bioterio, temperatura ambiente en C.U. y la de 1200 y 2000 msnm en Santo Domingo y Yautepec en Morelos para los meses críticos para la supervivencia y crecimiento, octubre a diciembre.

La exposición de los huevos de la iguana negra a temperatura constante de 26 °C presentó un éxito de eclosión muy bajo de 4.83 %, seguido de 29 °C con 81.69 % y el mayor se obtuvo a 32 °C con 90.85 %. El periodo de incubación promedio en 26 °C se extendió a 129 días, en 29 °C fue de 94 días y en 32 °C de 69 días, coincidiendo en la últimas temperaturas con el inicio de la temporada de lluvias en Morelos. Las bajas temperaturas en los nidos naturales no permitirían la eclosión de las crías y el alargamiento del periodo de incubación también reduciría sus probabilidades al iniciar la temporada de lluvias. Las crías son considerablemente más grandes cuando crecen en temperatura cálida y su crecimiento es muy lento en clima templado. La temperatura de incubación tiene una influencia secundaria que prevalece a lo largo del crecimiento, porque en ambas temperaturas de crecimiento las crías incubadas a 29 °C, son más grandes.



# ÍNDICE

RESUMEN .....	i
INTRODUCCIÓN .....	1
ANTECEDENTES .....	4
Efecto de la temperatura de incubación .....	4
Efecto de la temperatura en el crecimiento .....	8
Distribución potencial modelada con GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction) ...	10
OBJETIVO GENERAL .....	15
OBJETIVOS PARTICULARES .....	15
HIPÓTESIS .....	15
MATERIAL Y MÉTODO .....	17
Evaluación del efecto de la temperatura en incubación y crecimiento .....	17
Registro de temperatura ambiental y de nidos simulados.....	19
Análisis de datos .....	22
Distribución potencial modelada con GARP .....	26
RESULTADOS .....	29
Efecto de la temperatura de incubación .....	29
Éxito de eclosión y tiempo de desarrollo .....	29
Malformaciones.....	33
Efecto de la temperatura óptima y extrema en el crecimiento .....	34
Tasa de crecimiento de crías.....	41
Mortalidad de crías.....	43
Registro de temperatura ambiental y de nidos simulados .....	45
Comparación de las temperaturas de los sitios de crecimiento experimental y los extremos del gradiente altitudinal .....	53
Modelo de distribución potencial .....	57

DISCUSIÓN .....	63
Efecto de la temperatura de incubación en el éxito de eclosión y tiempo de desarrollo del embrión .....	63
Temperatura de incubación, malformaciones y sobrevivencia de crías .....	68
Gradiente altitudinal, temperatura de incubación y distribución de las iguanas .....	70
Efecto de la temperatura de incubación en el tamaño y éxito de las crías al nacer .....	72
Efecto de la temperatura en el crecimiento y su implicación en la distribución .....	74
Distribución potencial modelada con GARP .....	79
CONCLUSIONES .....	83
LITERATURA CITADA .....	86
APÉNDICE I .....	93

La temperatura dentro de los nidos estuvo correlacionada con la temperatura ambiental en el gradiente altitudinal; estas temperaturas disminuyeron conforme aumentaba la altitud además de presentarse un descenso pronunciado con el inicio de la temporada de lluvias en junio. La incubación óptima en los nidos simulados se presentó hasta 1600 msnm porque de 1800 a 2000 msnm la temperatura fue menor o igual a 26 °C. La altitud de 2000 msnm presentó una fluctuación en la temperatura que no difiere de la temperatura de crecimiento en el sitio de clima templado en C.U. durante octubre a diciembre. Éstas iguanas presentaron un crecimiento muy lento y la muerte de 13 iguanas que representó el 17.5 % durante sus primeros cinco meses de vida. Esta mortalidad aumentaría significativamente de continuarse el experimento.

El modelado con GARP predijo que la iguana negra puede distribuirse potencialmente desde nivel del mar hasta los 3500 msnm. El área en que potencialmente podrían incubarse los huevos de la iguana coincidió en un 91% con el área predicha de la distribución potencial de los adultos. En el 9% del área restante no podrían nacer iguanas. El 3.1% correspondería al área donde los adultos podrían vivir según indican los datos de distribución geográfica de la especie, y el 5.9 % restante sería la sobrepredicción del modelo GARP. La mayor parte de la distribución se encontró entre los 27 y 30 °C, que representaron el 82.8% del área potencial de incubación total, indicando que a estas temperaturas las iguanas se están reproduciendo exitosamente. El área en la que la temperatura dentro del nido puede alcanzar los 32 °C, (temperatura con mayor éxito de eclosión) quedaría restringida a unos cuantos kilómetros cuadrados. Se concluye que la temperatura tanto de incubación como de crecimiento son muy importantes en la distribución de la iguana negra y que podrían estar limitando su distribución. GARP predice eficazmente la distribución de los adultos y las áreas de incubación de las crías, habiendo solo un error de 5.9% de sobrepredicción.

## INTRODUCCIÓN

La distribución de los organismos en la tierra no es azarosa. Cada especie tiene sus propios requerimientos y niveles óptimos bajo los cuales sus poblaciones se desarrollan adecuadamente. Conociendo sus adaptaciones e interacciones ecológicas con el ambiente, el clima y la historia geológica del área, se puede inferir porqué las especies se encuentran en un lugar particular (Myers y Giller, 1988). Los factores históricos así como los ecológicos son importantes en la distribución de las especies. Los factores históricos generalmente se basan en procesos que tratan de explicar la distribución de las especies como son la dispersión, centros de origen y vicarianza. Los ecológicos, están relacionados con parámetros físicos del entorno como la temperatura, precipitación, nutrimentos, salinidad e indirectamente con la latitud y altitud, y por otro lado con las interacciones bióticas como competencia, depredación, parasitismo, entre otras (Rosen, 1988).

Recientemente se ha explicado la distribución de los organismos dando una mayor importancia a los factores históricos, dejando a un lado a los ecológicos (Rosen, 1988; Brown *et al.*, 1996). El origen de los límites que restringen a las especies a un área determinada puede deberse a eventos históricos. Sin embargo, el mantenimiento de dichos límites también puede estar influenciado por factores ecológicos, ya que las especies están estrechamente relacionadas con las condiciones ambientales donde se originaron y han vivido (Brown *et al.*, 1996).

Dentro de los diferentes factores abióticos, la temperatura ha tomado una gran importancia para explicar la distribución y ecología de diversos grupos taxonómicos de estudio (Porter *et al.*, 2002; Sartorius *et al.*, 2002). Dentro de los casos estudiados de ectotermos se pueden mencionar distintas especies de iguanas como *Iguana iguana*, *Dipsosaurus dorsalis* y

*Sauromalus obesus*, en los que se ha sugerido que la temperatura es importante en la delimitación de la distribución parcial o total (Licht y Moberly, 1965; Muth, 1980; Porter *et al.*, 2002).

La iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) es una especie endémica de México que está asociada a bosques tropicales subcaducifolios, bosques espinosos y vegetación secundaria que poseen factores climáticos y bióticos característicos (Flores-Villela, 1998). Entre los factores climáticos, la temperatura también podría ser primordial en la delimitación de su distribución, ya que por ser un organismo de clima cálido, el rango de temperatura en el cual puede vivir es estrecho y asociado a zonas costeras. Las bajas temperaturas en zonas templadas podrían funcionar como una barrera limitando su distribución.

En distintas especies de reptiles se ha reconocido a la temperatura de incubación como un elemento de gran importancia porque está relacionado con el tiempo de incubación, con las características fenotípicas de los neonatos y su desempeño (Andrews *et al.*, 2000). Experimentos previos de incubación en nuestro laboratorio (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles) con temperaturas bajas (26 °C) y altas (32 °C) cercanas a las temperaturas críticas, afectan el desarrollo del embrión de la iguana negra; mientras que se ha logrado un crecimiento adecuado de crías en condiciones de clima templado con variaciones de 5 a 42 °C (Arcos *et al.*, 2001). Esto podría indicar que aunque los adultos puedan distribuirse en diferentes gradientes térmicos fuera de los límites distributivos de la especie, los huevos depositados no eclosionarían ó las crías nacerían con problemas de desempeño, limitando el establecimiento de la especie en zonas con características ambientales diferentes. Propuestas similares se han hecho para otras especies de iguánidos y para serpientes (Licht y Moberly, 1965; Muth, 1980; Burger, 1991).

Los parámetros fisiológicos de los reptiles obtenidos en estudios de laboratorio pueden ser entendidos en términos distribucionales utilizando sistemas de información geográfica (SIG). Así, es factible modelar en los mapas el efecto de la temperatura de incubación y crecimiento en la distribución de las especies. Los sistemas de información geográfica y sistemas expertos, como el Algoritmo Genético para la Predicción de Conjuntos de Reglas, GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) pueden generar modelos que resumen las características ecológicas de las especies, como la elevación, pendiente, precipitación, temperatura (Brown *et al.*, 1996; Sánchez-Cordero *et al.*, 2001). Permiten conocer si alguna de las variables utilizadas funciona como condicionante en su distribución. La aplicación de GARP para modelar la distribución de los adultos de iguana negra, podría generar resultados más completos, ya que son los adultos los que escogen los sitios de reproducción y anidamiento, e indirectamente las características en las cuales se desarrollarán sus crías (Burger, 1991).

## ANTECEDENTES

### Efecto de la temperatura en la incubación

Los organismos generalmente están asociados a ciertas características del ambiente (vegetación, agua, temperatura, entre otros), algunas de las cuales pueden ser más importantes que otras, promoviendo que las especies se presenten con diferentes abundancias de forma heterogénea (Cooper, 2002). La temperatura es un factor importante para los reptiles en distintos aspectos como la incubación, determinación sexual, crecimiento, variación fenotípica, desempeño y sobrevivencia (Licht y Moberly, 1965; Shine, 1983, 1999; Andrews *et al.*, 1997). Ha sido considerada uno de los factores más importantes en la evolución de la viviparidad donde en climas más fríos las hembras tienden a retener los huevos dentro de sus cuerpos, asegurando la incubación de sus crías (Shine, 1983, 1999). Diversos trabajos para la iguana negra y la iguana verde (*Iguana iguana*) han sido dirigidos al éxito de eclosión utilizando diferentes contenedores de incubación, sustrato y humedad, reportando sólo el porcentaje de eclosión con énfasis sobre todo en la efectividad del sustrato (e.g. Casiano, 2001; Villegas, 2001). Sin embargo, se le ha puesto poca atención a los límites de la temperatura en la incubación así como a sus efectos. Entre los reptiles, el rango de temperatura de incubación exitoso es generalmente reducido (Alberts *et al.*, 1997; Andrews *et al.*, 2000; Qualls y Shine, 2000). La iguana verde, mucho más estudiada que la iguana negra, presenta un rango óptimo entre los 28 y 30 °C (Licht y Moberly, 1965; Köhler, 1999). Los embriones al ser incubados a 36 °C mueren en el transcurso de las primeras 48 horas y a 20 °C mueren dentro de la primera semana de incubación indicando que éstas ya son temperaturas letales (Licht y Moberly, 1965). Esto contrasta con otras especies como los geckos, que pueden soportar variaciones térmicas de hasta 10 °C (Bustard, 1969). Las altas temperaturas aceleran el tiempo de

desarrollo y las bajas temperaturas lo alargan. En serpientes como *Pituophis melanoleucus* incubadas a bajas temperaturas, las crías se desarrollan completamente pero no eclosionan, aún cuando alcanzan el peso y tamaño promedio de los neonatos incubados en temperaturas óptimas (Burger y Zappalorti, 1988).

En el caso de la iguana verde, las temperaturas extremas pueden afectar el desarrollo del embrión dentro del huevo, provocando deformaciones morfológicas o fisiológicas. Las crías al nacer presentan daños en los ojos, en la columna vertebral, en la cola ó extremidades incompletas (Köhler, 1999). En otras lagartijas, se ha observado que las temperaturas extremas de incubación afectan además el comportamiento y desempeño, frecuentemente estudiados a través de la relación entre la morfología del organismo y la velocidad a la que se desplazan (Shine *et al.*, 1997; Elphick y Shine, 1999; Braña y Ji, 2000).

Porter *et al.* (2002) al tratar de explicar la distribución de la iguana *Sauromalus obesus*, proponen que el límite hacia el norte de su distribución geográfica está restringida por el efecto del clima local y regional en las temperaturas del suelo, que afectan la temperatura de incubación de sus huevos. Indican que una incubación exitosa requiere de una profundidad del nido de 10 cm y una temperatura de alrededor de 32 °C. La temperatura de incubación explica sólo parcialmente su distribución, porque no puede explicar los límites hacia el sur, este y oeste. Hacia el sur tratan de explicarlo con relación a la vegetación, y hacia el este y oeste con la disponibilidad de refugios en las rocas. Finalmente concluyen que la temperatura de incubación a pesar de ser muy importante para explicar los límites de distribución de éstas iguanas, también pueden estar restringidos por otros factores (Porter *et al.*, 2002).

La evaluación del efecto de la temperatura de incubación en otras especies como *Iguana iguana*, *Dipsosaurus dorsalis* y *Pituophis melanoleucus* ha sugerido que la temperatura es un



factor que podría estar limitando su distribución geográfica (Licht y Moberly, 1965; Muth, 1980; Burger, 1991). Los efectos de la temperatura pueden ser menos intensos en los organismos adultos debido a que tienen la capacidad de cambiarse de lugar para asolearse, resguardarse o tomar diferentes posturas para termoregular. Pero los huevos en los nidos, no pueden recurrir a estas estrategias y se encuentran a disposición de los cambios que puedan ocurrir en el ambiente (Ji *et al.*, 2002).

El desarrollo dentro del huevo es una de las etapas en donde los individuos son más vulnerables. Esto pone de manifiesto que el microambiente del nido es importante para el éxito de eclosión. Dentro de los factores relacionados con el microambiente del nido se han reconocido principalmente la humedad y temperatura del suelo, y con menor frecuencia otras medidas como concentración de oxígeno y bióxido de carbono (Rand, 1972; Muth, 1980; Christian y Lawrence, 1991).

Una alternativa a los posibles efectos de las temperaturas de incubación extremas es la selección por las madres de lugares de anidamiento y el tipo de sustrato, las fechas en que ovipositan (ciclo reproductor) y los mecanismos evolutivos de retención de huevos como la viviparidad (Muth, 1980; Burger, 1991). La selección de un buen sitio de anidamiento implica un gasto de energía para la madre, pero si no escoge un lugar apropiado para que nazcan las crías su adecuación será reducida. Si el lugar es muy frío aun dentro del nido, las posibilidades de que las crías nazcan son menores. Las crías que logran salir de los huevos habrán tardado más tiempo que aquellas en buenas condiciones y tendrán menos tiempo para alimentarse y crecer con la vegetación propia de la época de lluvias, pero si se acelera su desarrollo por altas temperaturas pueden nacer antes de que comiencen las lluvias y no encontrar alimento (Burger, 1991).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Rand y Greene (1982) observaron que en *Iguana iguana* existe cierta sincronía entre la estación seca y la de lluvias con su ciclo reproductor, los huevos son puestos en la temporada de secas y las crías eclosionan cuando comienzan las lluvias. Esto está muy relacionado con la temperatura de incubación, ya que en esta especie la temperatura óptima (30 °C según Licht y Moberly, 1965, y 29 °C según Phillips *et al.*, 1990) coincide con las temperaturas registradas en sitios de anidamiento en la estación seca y con poca vegetación. Rand (1972) evidenció la posible existencia de una relación entre la selección del sitio de anidamiento por las iguanas verdes y la temperatura prevaleciente en el lugar, manifestando que estas iguanas raramente viven en bosques densos y menos aún ponen sus huevos ahí. Comparaciones entre zonas descubiertas de vegetación y las que tienen vegetación cerrada exhiben ligeras variaciones de temperatura en el suelo, siendo menor la temperatura en las áreas con vegetación. Así, *Iguana iguana* y *Dipsosaurus dorsalis* ponen sus huevos en áreas descubiertas de vegetación (Rand, 1968, 1972; Muth, 1980).

Registros de la profundidad de los nidos de *Iguana iguana*, indican que los huevos son puestos alrededor de 25 a 30 cm bajo tierra y mantienen una temperatura de 30 a 32 °C, o a 18 cm con temperatura entre 31 y 32 °C (Rand, 1972). Nidos naturales de *Pituophis melanoleucus* presentan temperaturas promedios entre 21 y 35 °C, y registros de la temperatura diaria de cinco nidos mostró que las condiciones dentro de ellos varían de 2 a 10 °C. Los nidos poco profundos son más susceptibles a cambios del ambiente, como el sol o a la lluvia y a las variaciones de temperatura. Si el nido es más profundo, es menos probable que sea afectado por esos factores, pero incrementa el esfuerzo de las crías para salir del nido. Los registros de la profundidad del nido en *Pituophis* son tan superficiales como 15.2 cm y tan profundos como 100 cm (Burger, 1991). Los nidos naturales de la iguana cubana, *Cyclura nubila* mostraron

también una gran variación en la profundidad de entre 26 y 70 cm, pero la temperatura presentó un rango más estrecho con un promedio entre 31 °C y 32 °C, más parecido al de *Iguana iguana* (Christian y Lawrence, 1991) (Cuadro 1).

**Cuadro 1. Temperaturas promedio dentro de nidos de diferentes especies de iguanas.**

Especie	T°C mínima dentro del nido	T°C máxima dentro del nido	T°C promedio dentro del nido	Profundidad promedio del nido (cm)	Referencia
<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	27.7 y 29.4	29.8 y 30.0	28-30	38 cm	Bartholomew, 1966
<i>Cyclura nubila</i>	29.5	34.2	32.2	42.11 cm (26-70 cm)	Christian y Lawrence, 1991
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>				22 cm	Muth, 1980
<i>Iguana iguana</i>	31	32	31.5	25-30 cm	Rand, 1972
<i>Sauromalus obesus</i>			32	10 cm	Porter <i>et al.</i> , 2002

### Efecto de la temperatura en el crecimiento

El crecimiento puede medirse como un cambio en alguna dimensión lineal o en masa, expresado por unidad de tiempo. Sin embargo, es más adecuado estimar el crecimiento de forma lineal como la longitud del cuerpo, ya que el potencial de crecimiento para el peso no tiene una relación simple; mientras que con la longitud el potencial de crecimiento disminuye en un porcentaje constante por unidad de tiempo y con el peso no necesariamente ocurre (Gutiérrez-Sánchez y Sánchez-Garduño, 1998). Una característica importante del crecimiento en los reptiles es que es discontinuo. Estas discontinuidades se pueden observar en el momento del nacimiento y en la madurez sexual o por la influencia de factores ambientales (Andrews, 1982). El crecimiento refleja las interacciones de los organismos con el medio ambiente y el

resultado de los procesos fisiológicos de degradación y asimilación del alimento (Gutiérrez-Sánchez y Sánchez-Garduño, 1998).

Dentro de los diferentes factores que afectan la tasa de crecimiento se reconocen dos tipos, los extrínsecos y los intrínsecos. Los extrínsecos se refieren a las variaciones que existen en los recursos o en el ambiente: por ejemplo, la relación directa entre la estacionalidad y la abundancia de alimento y agua, variaciones de temperatura, ambiente social y espacio. Como factores intrínsecos se reconocen el sexo, ya que muchos reptiles presentan dimorfismo sexual en la tasa de crecimiento, y la adaptación a un estilo particular de vida dado por la genética o el comportamiento de la especie (Andrews, 1982).

Para los reptiles las bajas temperaturas pueden ser un factor que minimice su periodo de actividad y por consiguiente su crecimiento de diferentes maneras. Por ejemplo, sus movimientos se hacen más lentos impidiendo que atrape a sus presas, que la tasa de digestión sea inhibida por el frío o que sean más vulnerables a la depredación (Gregory, 1982; Bishop y Echternacht, 2003). Los reptiles pequeños presentan una superficie más grande por unidad de peso y una tasa metabólica más alta que los reptiles grandes. Como consecuencia, las lagartijas más pequeñas requieren de alimento en periodos mucho más cortos que animales como los cocodrilos. En lagartijas terrestres, la masa crítica de sobrevivencia se encuentra entre 20-25 g, lo que puede representar un problema para las especies pequeñas y para los neonatos (Coulson, 1984; Zug *et al.*, 2001).

El tiempo disponible para la alimentación y la digestión es determinado en gran medida por las preferencias térmicas de la especie. Más de la mitad de las especies de la familia Iguanidae mantienen sus actividades dentro de un rango de temperatura entre 30 y 35 °C y pocas especies lo hacen por arriba de 38 °C (Avery, 1982). *Dipsosaurus dorsalis* tiene un

rango térmico de actividad muy estrecho que va de 35 a 45 °C, en cambio, el de *Sauromalus obesus* va de 28 a 42 °C (Tracy, 2004).

### **Distribución potencial modelada con GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction)**

Los límites de las distribuciones geográficas son determinados principalmente por factores ecológicos y bióticos que restringen la distribución local y la abundancia. Dentro de los distintos parámetros bióticos y abióticos, el límite local en la distribución de una especie parece ser establecida por una sola variable ambiental; sin embargo, esta aseveración proviene de algunos trabajos que están basados únicamente en el manejo experimental de los organismos (e.g., Lich y Moberly, 1965; Alberts *et al.*, 1997; Andrews *et al.*, 1997, 2000). En general, el límite local en la distribución puede deberse a la interacción de diversas variables y factores. También se ha visto que la variación espacial en la abundancia tiende a ser más grande cerca del centro de la distribución y a ser uniformemente baja en las orillas o bordes (Brown *et al.*, 1996).

Cada especie ocupa un nicho ecológico único: una serie de variables ambientales (físicas, químicas y bióticas) que limitan su abundancia y distribución. La sobrevivencia y reproducción de las especies pueden ocurrir sólo dentro de ciertos valores de esas variables, manteniendo las poblaciones sin emigración (Giller, 1984; Brown *et al.*, 1996). Se reconocen dos estados de nicho; el nicho fundamental, que describe las condiciones en las que las especies pueden desarrollarse sin la presencia de enemigos, y el nicho realizado, que se refiere a las condiciones en que las especies normalmente habitan. Este último es menor o igual que el nicho fundamental (Hutchinson, 1957; Giller, 1984).

Una sola variable del nicho, independiente o relacionada con otras variables, puede determinar el límite de la distribución cuando se sobrepasa el rango de tolerancia de la especie. Los factores abióticos repercuten directamente en la amplitud del área de distribución ya que están relacionados con la exposición a un estrés físico en los límites superiores dentro de un gradiente ecológico (e.g. grado de aridez o altitud). La competencia interespecífica y la depredación son reconocidos como limitantes en la parte inferior del gradiente (Brown *et al.*, 1996).

Existe una amplia variedad de métodos de modelaje que buscan establecer una relación entre variables de respuesta y de predicción. Algunos de estos son los Modelos de similitud de Gower, Análisis de Factor de Nicho Ecológico (ENFA), Árboles de Clasificación, Redes Neuronales, Modelos Generales Lineales y Técnicas de Interpolación Espacial (Segurado y Araújo, 2004).

Los mapas de distribución más simples y menos informativos son aquellos que marcan los límites de distribución, tomando como base los puntos de colecta de los organismos. Otros métodos toman en cuenta muchas más características y factores relacionados con la distribución, como los modelos que dependen de factores climáticos, los basados en estadísticos, índices de correspondencia, entre otros, pero cada uno tiene sus respectivas ventajas y desventajas (Lenton *et al.*, 2000; Sánchez-Cordero *et al.*, 2001).

Segurado y Araújo (2004) hicieron una comparación entre diversos métodos de predicción para 44 especies de anfibios y reptiles de Portugal. Al comparar sus resultados usando el índice Kappa, las redes neuronales presentaron el mejor desempeño junto con los modelos aditivos generalizados con una covariable, le siguieron los modelos generales lineales y análisis con árboles de clasificación. Los que presentaron un desempeño más pobre fueron

BIOMAP y DOMAIN que es un algoritmo que se utiliza en los Modelos de similitud de Gower. La eficacia de los distintos métodos puede ser relativa en cuanto a su funcionamiento dependiendo del problema que se trate en particular. DOMAIN, que en la revisión de Segurado y Araújo (2004) resultó tener un pobre desempeño, ha mostrado ser muy conveniente en los casos en que los registros son limitados (Guisan y Zimmermann, 2000).

Los Sistemas de Información Geográfica (SIG), así como distintos métodos de predicción con algoritmos se han empleado para predecir eficientemente la distribución de distintas especies. GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction) es un sistema que contiene algoritmos genéticos que son útiles para la caracterización de la distribución de las especies. Este modelo parece ser muy eficaz debido a que también contiene otros métodos de uso común como BIOCLIM y regresión logística (Peterson, 2001; Anderson *et al.*, 2002). En primer lugar, se identifican los nichos ecológicos, extrapolarlo puntos de colecta de localidades conocidas a áreas que presentan las mismas condiciones ambientales, entonces el modelo formado por GARP indica las áreas potencialmente habitables por la especie (Sánchez-Cordero *et al.*, 2001). En especies de distribución generalizada es mucho más difícil la caracterización del nicho porque las variables específicas son más escasas, y algunas de las áreas supuestamente ocupadas por cierta especie en realidad están siendo ocupadas por otras especies con requerimientos estrechamente relacionados (Anderson *et al.*, 2002).

Las distribuciones potenciales se han aplicado en la identificación de áreas prioritarias para la conservación (Peterson *et al.*, 2000), sitios donde no existen registros ó la información es incompleta o muy limitada (Peterson *et al.*, 2002), fragmentación de hábitat, en patrones de biodiversidad y especies endémicas (Lenton *et al.*, 2000; Sánchez-Cordero *et al.*, 2001), y en casos de control de especies plaga e invasoras (Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000).

Para estos estudios se pueden hacer muestreos del área y utilizar datos disponibles de colecciones y museos (Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000; Peterson, 2001).

Un ejemplo del uso de GARP incluye el estudio de aves y mamíferos endémicos de Veracruz, donde se predijo la presencia de especies que estaban restringidas como microendémicas y aquellas con distribuciones más amplias, analizando cuáles de ellas se encontraban protegidas dentro de reservas y en cuales sería necesario proteger (Peterson *et al.*, 2000). Otro tipo de estudios de aplicación de la distribución potencial, es el modelaje de especies dañinas en diferentes aspectos como la salud, economía ó ecología (Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000). Para poner a prueba la eficacia de la predicción de GARP, Peterson (2001), utilizó datos de distribución de cuatro géneros de aves paserinas con una gran diversidad de especies, encontradas principalmente en Norte América. Usó registros de las aves en 30 estados de Norte América tomados al azar para predecir la distribución de los 20 restantes. Los 20 estados sirvieron como comprobación pues también tenían la información de las aves en esas áreas. La confiabilidad altamente significativa mostrada por los modelos obtenidos en este trabajo, sugiere que podría ser ampliamente utilizado para especies en las cuales existe información muy limitada.

En el caso de los vertebrados, GARP ha sido utilizado sobretodo en especies de aves y mamíferos (e.g. Peterson *et al.*, 1999; Anderson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2004) pero es muy poco lo que se ha hecho para reptiles en general y menos aún para lagartijas. Entre estos puede citarse el trabajo de Ponce-Reyes (2004), en el que se predice la distribución de 17 especies del Género *Abronia*. Estas lagartijas son poco conocidas y el modelado con GARP permitió conocer si estas especies se encuentran dentro de Áreas Naturales Protegidas o de las Regiones Terrestres Prioritarias para la conservación de la



biodiversidad, dando un panorama amplio de su situación en México y del estado de colecta en los museos y colecciones. Otro trabajo es el Ballesteros *et al.* (2004), que utilizó el algoritmo para generar mapas de distribución potencial de tres especies endémicas de México, *Uma exsul*, *U. paraphygas* y *Aspidocelis rodecki* y los problemas que presentan los lugares donde habitan para su conservación.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la importancia de la temperatura en la distribución y sobrevivencia de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), analizando su desempeño en temperaturas óptimas y extremas.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- a) Determinar el éxito de eclosión de huevos de iguana negra incubados en temperatura óptima y extrema en condiciones de laboratorio (26, 29 y 32°C).
- b) Determinar los efectos de la temperatura de incubación óptima y extrema en la morfología y supervivencia de las crías.
- c) Comparar el crecimiento de crías en condiciones de temperatura de clima templado con el crecimiento en temperatura cálida controlada.
- d) Determinar la fluctuación de la temperatura ambiental y de nidos simulados en un gradiente altitudinal de 1200 a 2000 msnm.
- e) Modelar con GARP la distribución potencial de la iguana negra usando distintas variables bioclimáticas y analizar el efecto de la temperatura máxima en la tasa de eclosión de las crías y su relación con la distribución obtenida para los adultos.

## **HIPÓTESIS**

La temperatura de los climas fríos y templados es uno de los principales factores que limitan la distribución de la iguana negra. Aún cuando los adultos podrían desplazarse a esos lugares y sobrevivir debido a mecanismos fisiológicos y/o de comportamiento (reducción de las horas de actividad, asoleo, etc.), sus poblaciones no podrían establecerse debido a un bajo

## MATERIAL Y MÉTODO

### Evaluación del efecto de la temperatura en incubación y crecimiento

Para determinar el éxito de eclosión, el efecto de la temperatura en la incubación y en el crecimiento de crías, se recolectaron 12 hembras grávidas en el periodo de oviposición marzo-abril del 2003 en los alrededores de Yautepec, Morelos. Las hembras se mantuvieron en contenedores de plástico con vermiculita que sirvieran como ponederos hasta la puesta de huevos y posteriormente se regresaron a los sitios en donde fueron capturadas.

Los huevos de las iguanas se incubaron a tres temperaturas constantes dos grados arriba y abajo del rango óptimo de incubación (tomado de la iguana verde) y una intermedia entre el óptimo. Así, dos incubadoras tuvieron 26 °C, dos 29 °C y dos 32 °C. Para eliminar efectos maternos como son las diferencias en la fecha de oviposición, recursos asignados o genética, el total de huevos de cada madre fue dividido entre las tres temperaturas en partes iguales, marcados y colocados en seis incubadoras de unicel (HOVA-BATOR INCUBATOR<sup>MR</sup> modelo 1602N). Los huevos de cada madre se separaron con pequeñas jaulas de malla dentro de las incubadoras para conocer la procedencia materna de cada iguana nacida. Las incubadoras fueron previamente acondicionadas con vermiculita estéril y húmeda como sustrato. Se agregó agua continuamente para mantener la vermiculita húmeda de cada contenedor.

Una vez que las iguanas nacieron, se midieron, pesaron e identificó el sexo de cada una, asignándoles un número para su identificación y marcándolas con plumón indeleble en el dorso. El éxito de eclosión por temperatura de incubación se obtuvo como un porcentaje de acuerdo a:

$$\text{Éxito de eclosión} = [100 (\text{iguanas nacidas} / \text{número inicial de huevos})]$$

Para el periodo de eclosión que abarca de las primeras iguanas a las últimas en nacer, se contó el número de crías nacidas por día, por temperatura y por madre. Para contabilizar su nacimiento, la iguana debía salir completamente del cascarón y no sólo haberlo roto o sacado la cabeza, ya que hubo algunos casos de huevos incubados a 26 °C en que las iguanas rompieron el cascarón pero no lograron salir y murieron. No se registró el tiempo de emergencia del cascarón, ya que las crías podían tardar de unas cuantas horas a varios días.

El periodo de incubación se registró desde que la madre oviposita hasta que las crías nacen. Los datos se recabaron por madre y por temperatura. También se registraron deformaciones morfológicas en las crías por tratamiento de incubación, anotando cualquier tipo de deformación como colas torcidas, extremidades mal orientadas, columna vertebral abultada, entre otros.

Para evaluar los efectos de la temperatura en el crecimiento, se colocaron 20 de las iguanas incubadas a 29 °C y 20 de las de 32 °C, en jaulas individuales de madera y tela de alambre de 20 cm x 30 cm x 20 cm. Las iguanas se mantuvieron en un bioterio del Instituto de Biología, UNAM, a temperatura cálida controlada de 28 a 32 °C que se ubica en el rango de temperatura óptima (30-35 °C) para que los iguánidos realicen sus actividades adecuadamente (Avery, 1982). Otras 20 iguanas de cada tratamiento de incubación se colocaron en jaulas similares a temperatura ambiente de clima templado en Ciudad Universitaria (C.U.), registrándose una variación de la temperatura de -0.16 a 33 °C con un data logger (HOBO modelo H08-004-02<sup>MR</sup>). La temperatura de incubación a 26 °C fue excluida por su bajo número de nacimientos (Cuadro 2).

**Cuadro 2. Diseño del experimento de crecimiento. Distribución de las iguanas en los dos sitios de crecimiento considerando el sexo de las crías y la temperatura en la cual fueron incubadas.**

Número de iguanas	Número de iguanas por sexo	Temperatura de incubación	Temperatura de crecimiento	Sitio experimental de crecimiento
20	10 hembras 10 machos	29 °C	28-32 °C	Clima cálido con temperatura controlada en Bioterio
20	10 hembras 10 machos	32 °C	28-32 °C	Clima cálido con temperatura controlada en Bioterio
20	10 hembras 10 machos	29 °C	-0.16-33 °C	Clima templado con fluctuación de temperatura ambiente en C.U.
20	10 hembras 10 machos	32 °C	-0.16-33 °C	Clima templado con fluctuación de temperatura ambiente en C.U.

Todas las iguanas fueron alimentadas en condiciones iguales y con el mismo tipo de alimento y agua proporcionados *ad libitum*. Adicionalmente a los bebederos, les fue aspersada agua diariamente con atomizadores de plástico. El efecto de la temperatura ambiente en C.U. y de bioterio en el crecimiento se cuantificó a través de las medidas de longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola y (LC) y peso, midiéndose al nacimiento y posteriormente cada 15 días durante cinco meses.

Se registró el crecimiento y la mortalidad por tratamiento y por sexo para determinar si las diferencias en ambos parámetros se presentan debido a la influencia de la temperatura de incubación más que por la temperatura de crecimiento como se ha observado en otros reptiles.

### **Registro de temperatura ambiental y de nidos simulados**

Las mediciones de temperatura en nidos simulados se realizaron en un gradiente altitudinal que presenta cambios de elevación que van desde 1200 msnm en la colonia El Zarco, Yautepec (18° 53' N y 99° 04' W), hasta los 2000 msnm en las cercanías del poblado

Santo Domingo Ocotitlán, Tepoztlán (18° 59' N y 99° 06' W), en Morelos (Figura 1). Yauatepec se caracteriza por tener selva baja caducifolia y un clima cálido con temperatura promedio anual de 22 °C, y Santo Domingo posee bosque de pino-encino y se ubica por arriba de la transición entre los climas cálido y templado-frío semihúmedo, con una temperatura promedio anual de 18 °C (INEGI, 2001). El sitio seleccionado cumple con dos características importantes para entender el efecto del cambio de la temperatura relacionada a la altitud en la distribución de la especie: a) se encuentra en una zona intermedia en la distribución total de la iguana negra en una orientación norte a sur, para evitar sesgos por cambios latitudinales; y, b) se encuentra en el borde de su distribución con orientación este a oeste, en el límite más alto de la especie conocido en el país.

Para tomar registros de la variación de la temperatura en el suelo y relacionarla con los límites de la temperatura de incubación, se hicieron nidos artificiales en áreas descubiertas de vegetación. En el trayecto se ubicaron cinco sitios a cada 200 m de elevación desde los 1200 a los 2000 msnm (Figura 1, Cuadro 3). En cada sitio se colocaron cinco nidos artificiales a una profundidad de 30 cm. Para facilitar las lecturas de temperatura se colocó dentro de cada nido un tubo de PVC con un ángulo de 45° cubierto con un tapón de tela para mantener el microambiente. La temperatura dentro del nido se registró con termohigrómetros digitales Radioshack con sensor externo, y la temperatura ambiental a la sombra se midió con un termómetro de varilla. Los datos de temperaturas se tomaron cada cuatro horas, comprendiendo las horas más calientes y las más frías en los horarios de 6 a 7 a.m., 10 a 11 a.m., 2 a 3 p.m. y 6 a 7 p.m., cada fin de semana. Los datos se tomaron a partir del 15 de marzo hasta el 27 de julio de 2003, meses que comprenden el periodo de la puesta al nacimiento de la especie.

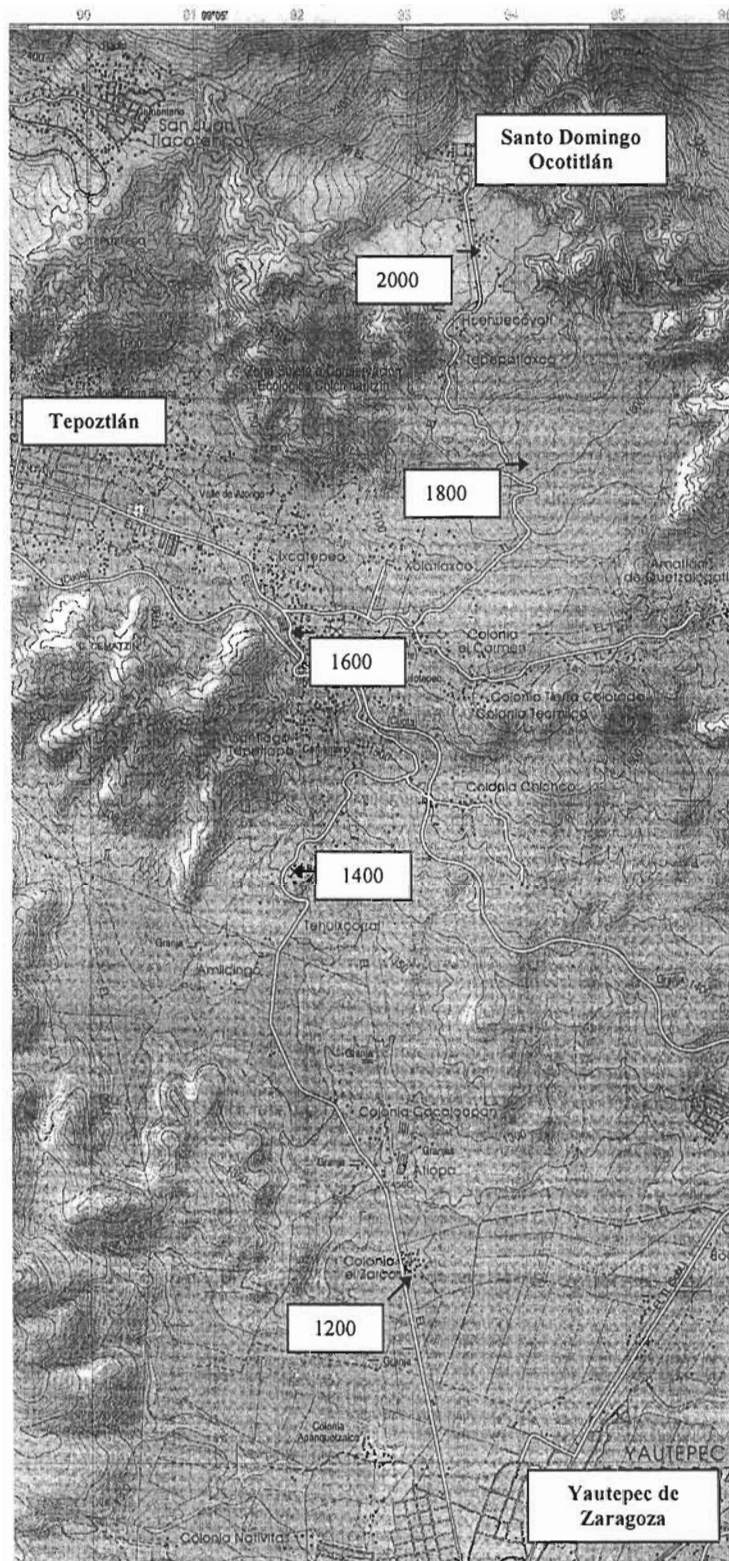


Figura 1. Ubicación del trayecto en el Estado de Morelos. Las flechas indican los sitios y la altitud (msnm) en donde se registró la temperatura ambiental y de nidos simulados.

**Cuadro 3. Ubicación de los nidos artificiales en el gradiente altitudinal.**

<b>Altitud real (msnm)</b>	<b>Distancia real al piso anterior (km)</b>	<b>Longitud W</b>	<b>Latitud N</b>
2010	0	- 99° 03' 40.9"	19° 00'02.0"
1828	4.8	- 99° 03' 28.9"	18° 59'09.5"
1616	3.3	- 99° 04' 24.8"	19° 58'10.1"
1434	5.8	- 99° 04' 35.9"	19° 57'13.9"
1238	2.2	- 99° 04' 02.8"	19° 55'06.9"

Para evaluar la diferencia entre la temperatura de los sitios de crecimiento experimental en el bioterio y a temperatura ambiente en C.U., con respecto a la temperatura de los extremos del gradiente altitudinal en Morelos (1200 y 2000 msnm), se colocó un data logger en cada sitio. La temperatura se registró cada hora durante los meses de octubre a diciembre por considerarse los meses más críticos para el crecimiento y supervivencia de las crías. Esta comparación sirvió para saber si las condiciones de temperatura en el gradiente permiten la sobrevivencia de las crías.

### **Análisis de datos**

En los distintos análisis empleados se revisó la normalidad de los datos con la Prueba de Kolmogorov-Smirnov y Lilliefors; y la homoscedasticidad con la prueba de Levene o con la de Bartlett. En caso de no cumplir con los supuestos, se buscó la transformación más adecuada para los datos. Cuando la transformación no fue suficiente para cumplir con los supuestos se optó por pruebas no paramétricas (Zar, 1996).

Para determinar si hubo diferencias significativas en el número de crías nacidas de los diferentes tratamientos de temperatura se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Posteriormente se hizo una prueba de comparaciones múltiples de Dunn para saber cuál de los tratamientos era estadísticamente diferente de los demás (Zar, 1996).



Se hizo una prueba de Kruskal Wallis para ver si las madres tenían alguna influencia en el número de crías nacidas en las tres temperaturas. Esto debido a que de existir un mayor número de crías muertas en las tres temperaturas, disminuiría los verdaderos valores del éxito de eclosión (efecto materno).

El periodo de incubación (tiempo de incubación en días) se transformó con logaritmo natural. Se aplicó un Análisis de Varianza de dos vías a la variable periodo de incubación transformada, con la madre y temperatura como factores.

Para probar si la temperatura tiene un efecto en el tamaño al nacimiento en la iguana negra, se realizó un Análisis de Varianza de dos vías para las medidas tomadas al nacimiento (peso, LHC y LC) con la temperatura de incubación y sexo como factores.

Para evaluar el crecimiento considerando la influencia que podría tener la temperatura de incubación en los meses posteriores a su nacimiento, la temperatura del lugar de crecimiento (ambiente C.U. y bioterio), así como las posibles diferencias debido al sexo, se hizo un Análisis de Varianza con medidas repetidas. Las medidas peso, LHC y LC tomadas fueron transformadas con logaritmo natural y se utilizó la temperatura de incubación, sitio de crecimiento y sexo como factores. Se hicieron comparaciones pareadas de las dos temperaturas de incubación para las tres variables morfométricas, con los niveles críticos y los niveles de confianza ajustados mediante la corrección de Bonferroni. Se hicieron comparaciones pareadas entre los dos sitios de crecimiento, y también se hicieron comparaciones pareadas con corrección de Bonferroni para saber si se presentan diferencias significativas a través del tiempo.

Como el Análisis de Varianza de medidas repetidas para la temperatura de incubación y la temperatura de crecimiento presentaban sólo dos niveles, no se pudo hacer una prueba de

comparaciones múltiples *a posteriori*. Se decidió combinar estos factores formando cuatro tratamientos y aplicar un Análisis de Varianza multivariado. Posteriormente se realizó una prueba de Tukey para comparar las medias (Daniel, 2001).

Los patrones de crecimiento de organismos de vida larga parecen estar mejor analizados por el modelo de Von Bertalanffy (Andrews, 1982). Sin embargo, en este trabajo para obtener la tasa de crecimiento de las iguanas durante el experimento, se optó por un Análisis de Regresión Lineal que representa mejor el crecimiento en reptiles en etapa de cría (Andrews, 1982). Con este análisis se puede medir la relación en línea recta entre la variable dependiente y la independiente que en este caso son el tiempo y la LHC (Daniel, 2001). La LHC de cada iguana registrada cada quincena fue transformada con logaritmo natural para poder utilizar la prueba de regresión (Dawson y Trapp, 2002). Se hizo este análisis debido a que la tasa de crecimiento es sólo para los primeros cinco meses de vida, lo que representaría un crecimiento muy rápido y a que el tiempo fue muy corto.

Para comparar las tasas de crecimiento de las 80 iguanas, se separaron los datos en cuatro tratamientos de acuerdo a la temperatura de incubación y temperatura de crecimiento (Cuadro 2). Se hizo un Análisis de Varianza para comparar las pendientes de las 80 iguanas considerando la temperatura de incubación, los sitios de crecimiento (tratamientos) y el sexo como factores.

La mortalidad durante el crecimiento se comparó con el método de Kaplan-Meier (Dawson y Trapp, 2002) para cuatro curvas de sobrevivencia en donde se tomó en cuenta la temperatura en la que fueron incubadas las crías y las condiciones del sitio de crecimiento (Cuadro 2).

La temperatura máxima, mínima y promedio de los nidos simulados colocados en cinco puntos a lo largo del gradiente altitudinal durante el periodo de reproducción, se compararon con un Análisis de Varianza para los cinco nidos colocados por punto del gradiente. Se hizo una prueba de Tukey para ver qué temperaturas en los nidos de todos los pisos altitudinales eran diferentes y en qué meses del periodo había diferencias.

La temperatura ambiental a la sombra se comparó con un Análisis de Varianza para el gradiente altitudinal y para el periodo de reproducción. Se hizo una prueba de Tukey para saber en qué piso del gradiente y en qué meses se presentaron diferencias.

Se aplicó un Análisis de Correlación entre la temperatura ambiental y humedad relativa del gradiente altitudinal para explicar la relación entre estas variables y su influencia en los nidos.

Con el propósito de saber que tanto de la variación del nido puede explicar la variación ambiental, se hizo un Análisis de Regresión Lineal Simple usando la temperatura promedio del nido como variable dependiente y la temperatura promedio ambiental como variable independiente. Del mismo modo se hizo para la temperatura máxima del nido con la temperatura máxima ambiental, y la temperatura mínima del nido con la temperatura mínima ambiental. Para saber el rango en que debería fluctuar la temperatura ambiental para que la temperatura dentro del nido no sobrepasara los límites letales, se sustituyeron los valores de la temperatura de incubación en que podrían nacer las crías (26 a 32 °C) en la ecuación de la regresión obtenida que representara mejor la varianza de los datos.

Para comparar la temperatura de crecimiento en los meses más críticos de los lugares acondicionados para el crecimiento experimental de las crías en el bioterio y la temperatura

ambiente en C.U., y de los extremos del gradiente altitudinal de Morelos (1200 y 2000 msnm), se hizo una prueba no paramétrica de Friedman.

Para el análisis de los datos se usó el programa “STATISTICA para Windows”, versión 6.0 y “SPSS 10.0 para Windows”. Los resultados se consideraron estadísticamente significativos a un  $\alpha = 0.05$ .

### **Distribución potencial modelada con GARP**

Para la predicción de la distribución geográfica de los adultos de *Ctenosaura pectinata* se utilizaron datos de algunos registros de literatura y de distintas colecciones herpetológicas (cuatro de México y 16 de E.U.A.) en donde se encontraron registros de ejemplares recolectados de iguana negra (Apéndice I). Se creó una base de datos con el nombre del museo o colección en donde se encuentran depositados los organismos, el número de catálogo, especie, estado, municipio, localidad de recolecta y fuente de donde se obtuvieron las coordenadas. Las coordenadas geográficas latitud y longitud se obtuvieron usando páginas de internet para georeferenciar (georef: <http://georef.nhm.ku.edu> y el gacetero Calle: [www.calle.com](http://www.calle.com)) y el mapa de Límite Nacional obtenido de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, <http://www.conabio.gob.mx>), convirtiéndose a grados decimales. Se utilizaron sólo registros de localidades únicas, eliminándose aquellos registros que tuvieran el mismo nombre y Municipio. Además, se eliminaron las localidades que se detectaron como -fuera de la distribución conocida- de la especie debido a errores en la determinación, o que hayan sido transportados por el hombre; por ejemplo, que una *C. pectinata* esté reportada en Veracruz, cuando la especie es propia de la

costa del Pacífico. Para convertir las georeferencias a mapas de formato digital se utilizó ARC/View (versión 3.2).

Para obtener los modelos de la distribución potencial de la especie, se utilizaron los datos obtenidos de los registros o localidades únicas en Desktop GARP. El Desktop GARP realizó 100 modelos para la especie con un límite de convergencia de 0.01 y 1000 iteraciones como máximo. Los datos se separaron en dos y una parte fue para hacer los modelos y la otra para validarlos. Se usaron 23 capas de variables bioclimáticas: temperatura media anual, rango diurno medio (media mensual), isótermas, temperatura estacional (desviación estándar \* 100), temperatura máxima del mes más caluroso, temperatura mínima del mes más frío, intervalo de temperatura anual, temperatura media del cuarto anual más lluvioso, temperatura media del cuarto anual más seco, temperatura media del cuarto anual más caluroso, temperatura media del cuarto anual más frío, precipitación anual, precipitación del mes más lluvioso, precipitación del mes más seco, precipitación estacional (coeficiente de variación), precipitación del cuarto anual más lluvioso, precipitación del cuarto anual más seco, precipitación del cuarto anual más caluroso, precipitación del cuarto anual más frío (Hijmans *et al.*, 2004), elevación, pendientes, orientación de las pendientes, índice topográfico (capacidad de encharcamiento del terreno por efecto de la morfología) (Hydro1k, 2003).

De los 100 modelos generados, se seleccionaron los 20 mejores que presentaran un error de omisión máximo del 20%. De los 20 modelos se escogió la mitad que estuviera más cerca de la mediana del área predicha (Anderson *et al.*, 2003). Los 10 modelos resultantes se combinaron en ARC/View para obtener un mapa final de consenso estricto para la especie. Para disminuir el error de comisión de la distribución potencial obtenida en el mapa de consenso estricto, se utilizó el mapa de ecoregiones limitando el área a aquellas regiones en

donde se encontraron puntos de colecta (Martínez-Meyer com. pers.). De la distribución potencial obtenida se delimitó la temperatura máxima del mes más caliente con la temperatura de incubación en que podrían nacer crías (26 a 32 °C, con los valores resultantes de regresión de la temperatura máxima ambiental vs. la temperatura máxima del nido), para ver si existían diferencias entre el área ocupada por los adultos y el área potencial de incubación. Para saber en que área la iguana negra tendría mayor o menor éxito de eclosión, en el mapa se delimitaron las áreas potenciales de incubación para cada una de las temperaturas empleadas en los experimentos (26, 29 y 32 °C) y las temperaturas intermedias (27, 28, 30 y 31 °C). Por otro lado, se delimitó la altitud para saber cuánta del área predicha por los 10 modelos GARP para la distribución de la especie sobrepasa los 2000 msnm, obteniéndose como un porcentaje a cada 100 metros hasta llegar a los 3500 msnm. La cobertura de un pixel en los mapas fue equivalente a un km<sup>2</sup>.

## RESULTADOS

### Efecto de la temperatura de incubación

**Éxito de eclosión y tiempo de desarrollo.** La temperatura de incubación a 26 °C fue la que registró mayor mortalidad, mostrando el éxito de eclosión más bajo con 4.8%, seguida de la de 29 °C con 81.7%, y la más alta sobrevivencia se obtuvo en 32 °C con 90.8% (Cuadro 4 y 5).

Cuadro 4. Éxito de eclosión de huevos por temperatura de incubación de *Ctenosaura pectinata*.

Temperatura	26 °C	29 °C	32 °C
Total de huevos incubados	145	142	142
Huevos muertos	138	26	13
Crías nacidas	7	116	129
Éxito de eclosión (%)	4.8	81.7	90.8

Cuadro 5. Número de crías nacidas de *C. pectinata* por temperatura y por madre (M).

Temperatura	Iguanas nacidas por madre												Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	
26 °C	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	1	7
29 °C	14	11	13	7	13	11	4	11	6	11	11	4	116
32 °C	15	12	11	14	11	11	4	11	6	10	12	12	129
Total	29	23	29	22	24	22	8	22	12	21	23	17	252
Éxito de eclosión	65.9	47.7	72.5	51.2	66.7	59.5	44.4	66.7	44.4	63.6	58.9	48.6	

La prueba de Kruskal Wallis mostró diferencias altamente significativas en el número de crías nacidas en los diferentes tratamientos de temperatura ( $H_{(2, 36)} = 23.381$ ;  $p < 0.001$ ). La temperatura de incubación afectó el número de crías nacidas, siendo la de 26 °C la peor temperatura en la que nacieron muy pocas crías, conforme aumentó la temperatura aumentó el número de crías. La prueba de comparaciones múltiples de Dunn mostró que el número de

crías nacidas de la incubación a 26 °C difiere significativamente de las otras dos temperaturas ( $p < 0.001$ ).

La prueba Kruskal Wallis mostró que no existen diferencias significativas en el éxito de eclosión de los nidos de las distintas hembras ( $H_{11,36} = 5.437$ ;  $p = 0.908$ ), lo quiere decir que el que nazcan pocas o muchas iguanas se debe sólo a la temperatura de incubación y no a una influencia materna.

La temperatura de incubación afectó el tiempo de desarrollo de los embriones, acelerando el desarrollo en 32 °C y retardándolo en 26 °C. Las iguanas incubadas a 32 °C presentaron un periodo de incubación promedio de 69 días, en las incubadas a 29 °C fue de 94 días y a 26 °C se extendió hasta 129 días. Por lo tanto, las iguanas de 29 °C tardaron 25 días más en comenzar a nacer que las de 32 °C, y las iguanas de 26 °C tardaron 36 días más que las de 29 °C. Esto implica que bajar tres grados a la temperatura de incubación equivale a aumentar el tiempo de incubación a aproximadamente  $30 \pm 6$  días. Al comparar el periodo de incubación de las iguanas de 26 °C, que fueron las últimas en nacer, con las primeras de 32 °C, hay 61 días de diferencia, siendo el último mes crítico en el nacimiento, ya que el porcentaje de eclosión disminuye drásticamente, y esto no sucede con las iguanas de 29 °C (Cuadro 6 y 7).



Cuadro 6. Tiempo de incubación por temperatura y por madre, desde la puesta de huevos hasta la primera eclosión (el asterisco significa que no hubo nacimientos).

No. madre	día de puesta	Temperatura de Incubación					
		26 °C		29 °C		32 °C	
		1er nacimiento	Tiempo (días)	1er nacimiento	Tiempo (días)	1er nacimiento	Tiempo (días)
1	30/03	*	-	10/07	102	09/06	71
2	21/04	25/08	126	02/08	103	30/06	70
3	11/04	*	-	10/07	90	16/06	66
4	10/04	*	-	10/07	91	18/06	69
5	01/04	*	-	01/07	91	05/06	65
6	09/04	*	-	11/07	93	19/06	71
7	04/04	*	-	05/07	92	14/06	71
8	02/04	14/08	134	09/07	98	07/06	66
9	07/04	*	-	05/07	89	14/06	68
10	05/04	*	-	04/07	90	12/06	68
11	01/04	07/08	128	07/07	97	09/06	69
12	08/04	*	-	05/07	88	15/06	68
Promedio			129		94		69

Cuadro 7. Valores estadísticos del tiempo de incubación.

Temperatura	Tiempo mínimo (días)	Tiempo máximo (días)	Media	Varianza	Desv. estándar
26 °C	126	134	131.0	10.3	3.2
29 °C	88	109	96.5	29.5	5.4
32 °C	65	82	70.7	7.2	2.7

El Análisis de Varianza de dos vías mostró que no existe influencia materna en el periodo de incubación ( $F_{11,13} = 1.088$ ;  $p = 0.437$ ). Esto es que para cada temperatura de incubación, las madres presentan un promedio más o menos constante de tiempo aunque la puesta de sus huevos haya ocurrido en fechas diferentes. En cambio, la prueba mostró que existen diferencias significativas debido a la temperatura de incubación ( $F_{2,13} = 157.35$ ;  $p < 0.001$ ), por lo que el periodo de incubación se alarga o se acorta debido únicamente a este factor.

El periodo de eclosión, esto es, de las primeras iguanas a las últimas en nacer, fue de 28 días para 32 °C, para las iguanas de 29 °C fue de 33 días, mientras que para las de 26 °C fue de 18 días (Cuadro 8, Figura 5).

**Cuadro 8. Periodo de eclosión (días) por temperatura y por madre, del primer nacimiento al último. El asterisco significa que no hubo nacimientos.**

No. madre	26 °C	29 °C	32 °C
	Tiempo (días)	Tiempo (días)	Tiempo (días)
1	*	7	6
2	1	4	3
3	*	8	5
4	*	14	4
5	*	6	4
6	*	4	4
7	*	8	11
8	1	11	9
9	*	5	4
10	*	9	6
11	6	7	5
12	*	6	5
Promedio	3	7	6
Tiempo total por temperatura (días)	18	33	28

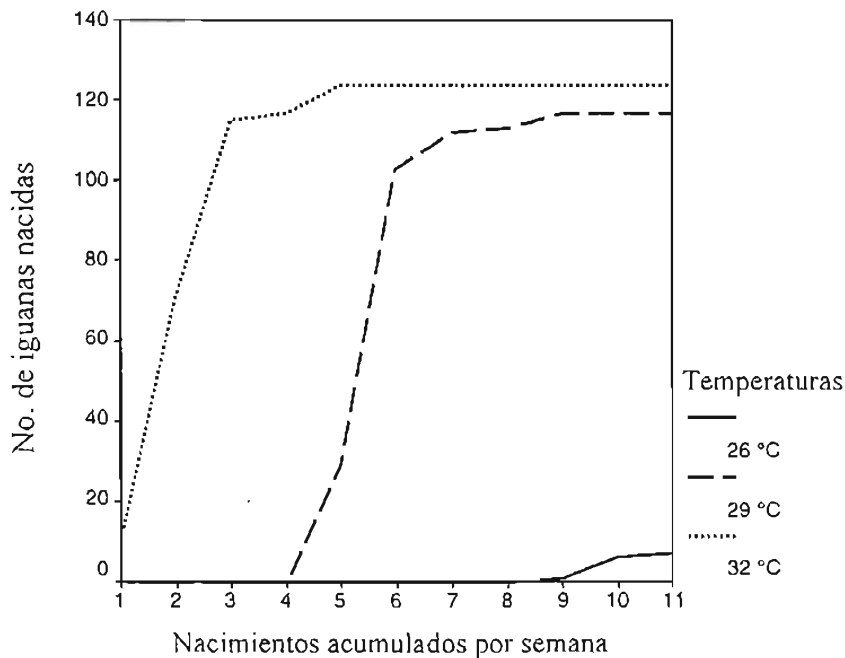


Figura 5. Nacimientos acumulados por semana para los tres tratamientos de incubación (26, 29 y 32 °C).

**Malformaciones.** Se registraron en total 17 malformaciones, 15 relacionadas con algún tipo de ondulamiento de la cola, una en una extremidad anterior debido a que el vitelo estaba pegado, y una donde la iguana fue constreñida en la cintura por el vitelo. La temperatura de 29 °C presentó el mayor número de malformaciones, todas relacionadas con ondulamiento de la cola. Le siguió la temperatura de 32 °C con 5 malformaciones, pero en esta temperatura fue en la que se presentaron los dos casos más graves, que fueron causados porque el vitelo se pegó a las iguanas, y dos más presentaron ondulamiento de la cola. La temperatura de 26 °C presentó dos iguanas con ondulamiento de la cola. Aunque en 26 °C sólo se presentaron dos malformaciones, es importante notar que la proporción es alta ya que nacieron únicamente siete iguanas (Cuadro 9, Figura 6).

Cuadro 9. Número de malformaciones en crías de *C. pectinata* incubadas a distintas temperaturas.

Malformaciones	Temperatura de incubación		
	26 °C	29 °C	32 °C
En cola	2	10	3
En extremidades	0	0	1
En tronco	0	0	1
Total malformaciones	2	10	5
% que representa del total de iguanas nacidas	28.6	8.6	3.9
No. de iguanas con malformaciones	2	10	5

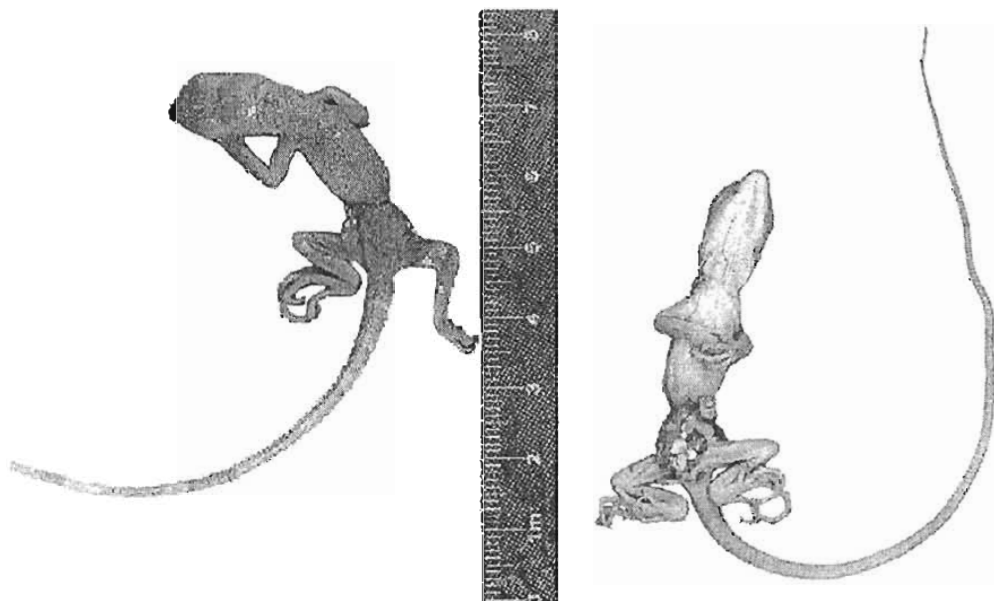


Figura 6. Iguana de 32 °C con malformación al nacimiento: cintura constreñida por el vitelo.

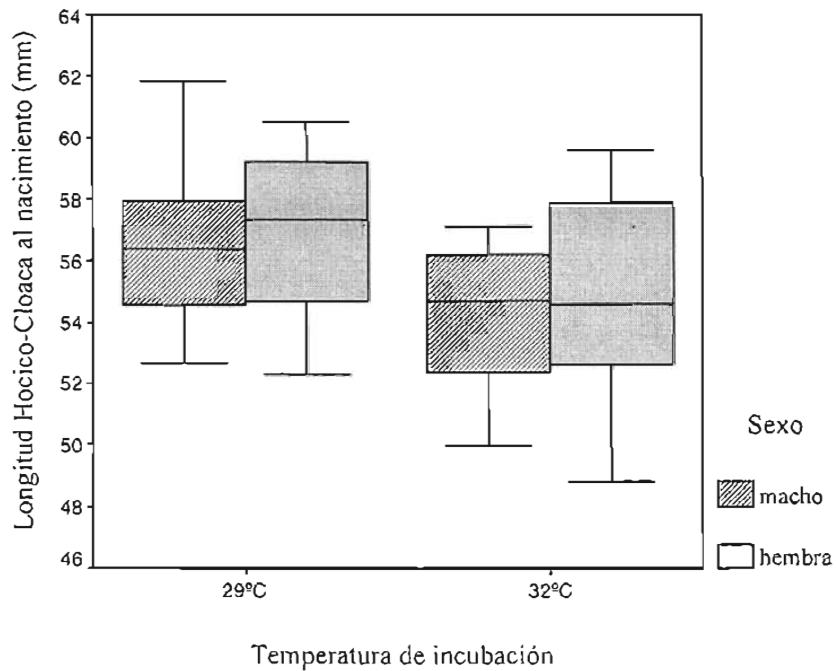
### Efecto de la temperatura óptima y extrema en el crecimiento

El Análisis de Varianza para las medidas tomadas al nacimiento (peso, LHC y LC) mostró que existen diferencias significativas debido a la temperatura de incubación pero no debido al sexo. De las tres variables morfométricas, existieron diferencias significativas sólo

para la LHC ( $F_{3,76} = 16.580$ ;  $p < 0.001$ ). Las iguanas incubadas a 29 °C fueron más grandes al nacer que las incubadas a 32 °C (Cuadro 10, Figura 7).

**Cuadro 10. Comparación de las variables medidas al nacimiento en las crías por temperatura de incubación.**

Medidas	Temperatura de incubación 29 °C			Temperatura de incubación 32 °C		
	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio
Peso (g)	3.5	6.0	5.1	3.8	6.1	5.2
LHC (mm)	52.3	61.8	56.8	48.8	59.6	54.4
LC (mm)	121.0	159.0	139.7	107.0	167.0	137.0



**Figura 7. Comparación de la longitud hocico-cloaca al nacimiento de las iguanas incubadas a 29 y 32 °C incluyendo el sexo. La línea del centro indica la media, el cuadro indica el Error Estándar y la barra la Desviación Estándar.**

El Análisis de Varianza con medidas repetidas para el peso, LHC y LC mostró que el crecimiento de las crías se ve afectado por el tratamiento de incubación ( $F_{7,58} = 5.585$ ;  $p =$

0.002), y de crecimiento ( $F_{7,58} = 4.320$ ;  $p < 0.001$ ), y que estos factores influyen por igual a ambos sexos. Las comparaciones pareadas de las dos temperaturas de incubación para las tres variables morfométricas, presentaron diferencias significativas sólo en el peso y la LHC (Cuadro 11). Mientras que las comparaciones pareadas de los dos sitios ó tratamientos de crecimiento (temperatura ambiente C.U. y bioterio), presentaron diferencias significativas en las tres variables morfométricas (Cuadro 12).

**Cuadro 11. Comparaciones pareadas de las medias de las medidas morfométricas por temperatura de incubación. <sup>a</sup> Ajuste para comparaciones múltiples de Bonferroni.**

Medida	(I) T°Incubación	(J) T°Incubación	Diferencia entre medias (I-J)	Error Std.	Sig. <sup>a</sup>	Intervalo de confianza al 95%	
						Límite inferior	Límite superior
Peso	29°C	32°C	0.1	0.04	0.006	3.4E-02	0.19
LHC	29°C	32°C	4.5E-02	0.01	0.002	1.8E-02	7.35E-02
LC	29°C	32°C	3.1E-02	0.02	0.119	-8.2E-03	7.02E-02

**Cuadro 12. Comparaciones pareadas de las medias morfométricas por sitio de crecimiento. <sup>a</sup> Ajuste para comparaciones múltiples de Bonferroni.**

Medida	(I) T°Incubación	(J) T°Incubación	Diferencia entre medias (I-J)	Error Std.	Sig. <sup>a</sup>	Intervalo de confianza al 95%	
						Límite inferior	Límite superior
Peso	Bioterio	Ambiente C.U.	0.45	0.04	0.001	0.37	0.53
LHC	Bioterio	Ambiente C.U.	0.12	0.01	0.001	9.56E-02	0.15
LC	Bioterio	Ambiente C.U.	0.12	0.02	0.001	7.81E-02	0.16

Existieron diferencias significativas en el crecimiento a través del tiempo durante los cinco meses muestreados ( $F_{7,58} = 32.872$ ;  $p < 0.001$ ). Las comparaciones pareadas con corrección de Bonferroni mostraron que todas las medidas morfométricas presentan diferencias significativas en cada momento de registro (quincena), excepto para el peso en el

nacimiento y la primera quincena. Por lo tanto, existe un incremento importante quincenalmente en el tamaño de las crías. Existió además una interacción significativa entre el tiempo de crecimiento en el que se toman las medidas (quincenas) y la temperatura de incubación ( $F_{7,58} = 6.608$ ;  $p < 0.001$ ). La interacción entre el sitio de crecimiento (temperatura ambiente C.U. y bioterio) y el tiempo de crecimiento también resultó significativa ( $F_{7,58} = 12.209$ ;  $p < 0.001$ ), por lo que el crecimiento de las crías se vio afectado por la acción conjunta de estos factores.

El Análisis de Varianza Multivariado para la combinación de los factores formando cuatro tratamientos presentó diferencias significativas para las tres variables morfométricas, peso ( $F_{3,826} = 115.172$ ;  $p < 0.001$ ), LHC ( $F_{3,826} = 106.758$ ;  $p < 0.001$ ), y LC ( $F_{3,826} = 78.322$ ;  $p < 0.001$ ). La prueba de Tukey mostró diferencias en el peso entre las crías incubadas a 29 y 32 °C criadas en bioterio; diferencias en la LHC y LC de las crías en todos los tratamientos (Cuadro 13).

Cuadro 13. Comparaciones entre tratamientos de crecimiento de las iguanas considerando la temperatura en la que fueron incubadas (Prueba de Tukey).

Variable	(I) Tratamiento	(J) Tratamiento	Diferencia entre medias (I-J)	P
Peso	32°-Bioterio	29°-Bioterio	-1.85	.001
		32°-Ambiente C.U.	3.68	.001
		29°-Ambiente C.U.	3.50	.001
	29°-Bioterio	32°-Bioterio	1.85	.001
		32°-Ambiente C.U.	5.54	.001
		29°-Ambiente C.U.	5.35	.001
	32°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-3.68	.001
		29°-Bioterio	-5.54	.001
		29°-Ambiente C.U.	-0.18	.790
	29°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-3.50	.001
		29°-Bioterio	-5.35	.001
		32°-Ambiente C.U.	0.18	.790
LHC	32°-Bioterio	29°-Bioterio	-4.36	.001
		32°-Ambiente C.U.	7.59	.001
		29°-Ambiente C.U.	5.95	.001
	29°-Bioterio	32°-Bioterio	4.36	.001
		32°-Ambiente C.U.	11.94	.001
		29°-Ambiente C.U.	10.30	.001
	32°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-7.59	.001
		29°-Bioterio	-11.94	.001
		29°-Ambiente C.U.	-1.64	.001
	29°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-5.95	.001
		29°-Bioterio	-10.30	.001
		32°-Ambiente C.U.	1.64	.001
LC	32°-Bioterio	29°-Bioterio	-5.48	.001
		32°-Ambiente C.U.	19.63	.001
		29°-Ambiente C.U.	15.05	.001
	29°-Bioterio	32°-Bioterio	5.48	.001
		32°-Ambiente C.U.	25.11	.001
		29°-Ambiente C.U.	20.53	.001
	32°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-19.63	.001
		29°-Bioterio	-25.11	.001
		29°-Ambiente C.U.	-4.58	.003
	29°-Ambiente C.U.	32°-Bioterio	-15.05	.001
		29°-Bioterio	-20.53	.001
		32°-Ambiente C.U.	4.58	.003

Las iguanas crecidas en temperatura cálida de bioterio incubadas a 29 y 32 °C presentaron entre ellas la misma tendencia de crecimiento, que se separó notablemente de las iguanas crecidas a temperatura ambiente de clima templado en C.U. El aumento de peso fue mayor en las iguanas incubadas a 29 °C de bioterio que en las incubadas a 32 °C. El peso de

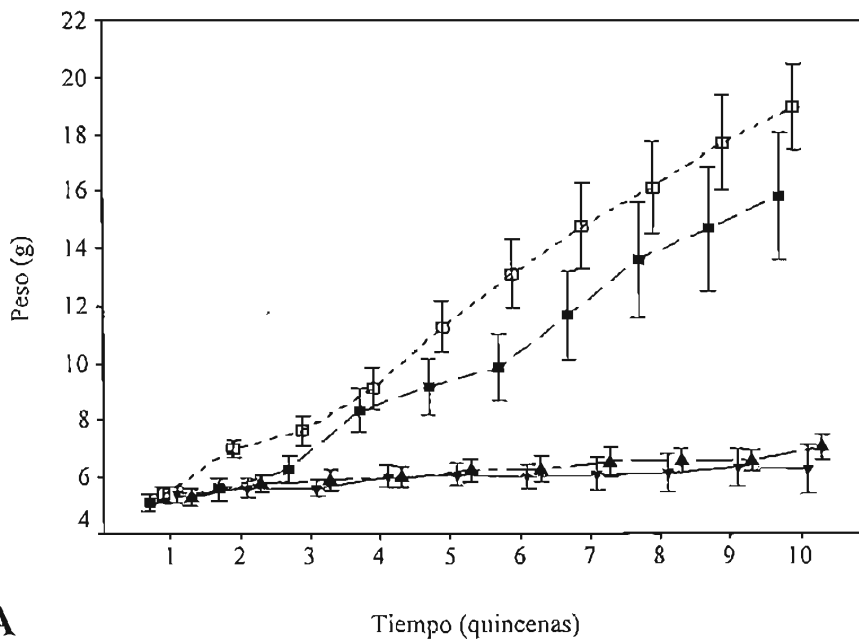


las iguanas crecidas a temperatura ambiente no presentó diferencias significativas a pesar de que se trata de dos temperaturas de incubación diferentes; pero las iguanas incubadas a 29 °C fueron ligeramente más pesadas que las incubadas a 32 °C como ocurrió en el bioterio (Figura 8). El aumento de peso de las iguanas de 29 °C criadas en el bioterio se disparó a partir de la tercera quincena, separándose de los demás tratamientos de incubación y crecimiento. Las crías incubadas a 32 °C y crecidas en el bioterio presentaron este aumento considerable a partir de la quinta quincena, que las separó de las crías que crecieron a temperatura ambiente pero nunca alcanzaron el peso de las crías incubadas a 29 °C (Figura 8A).

La longitud hocico-cloaca de las iguanas incubadas a 29 °C fue mayor que las de 32 °C independientemente de si su crecimiento fue a temperatura ambiente o en el bioterio con temperatura cálida controlada, y las iguanas que crecieron en bioterio fueron significativamente más grandes que las de temperatura ambiente. Existió una separación muy clara en el aumento de talla a partir de la tercera quincena en las iguanas de bioterio incubadas a 29 °C comparado a las iguanas que crecieron a temperatura ambiente y a las incubadas a 32 °C. En las iguanas incubadas a 32 °C de bioterio esta separación fue más tardía, ocurriendo hasta la cuarta quincena en comparación de las incubadas a 32 °C y crecidas a temperatura ambiente y en la quinta quincena en las incubadas a 29 °C (Figura 8B).

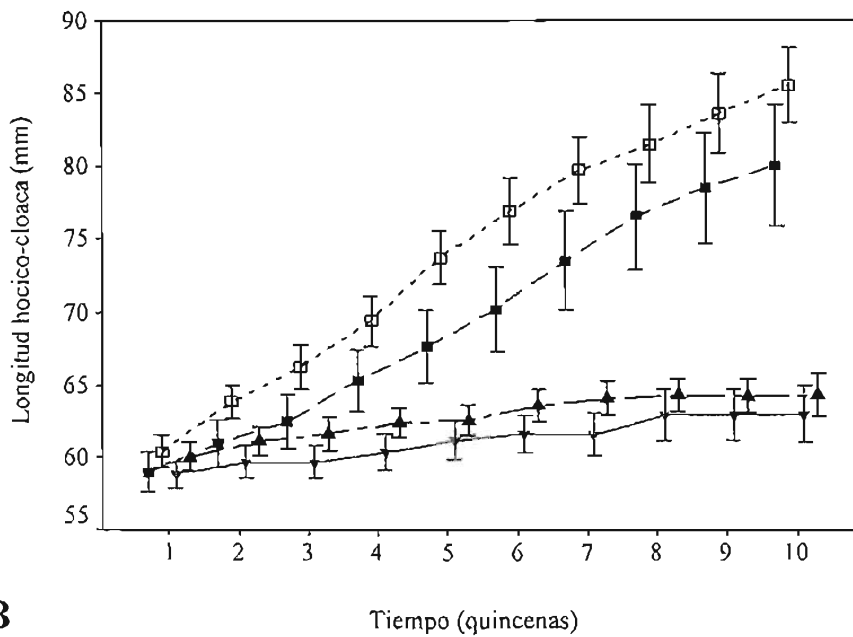
Esto mismo ocurrió para el crecimiento de la cola, donde todos los tratamientos presentaron diferencias significativas, pero pudo observarse que la cola fue más grande en las iguanas criadas en bioterio que en las criadas a temperatura ambiente, y que el crecimiento de la cola fue mayor en las iguanas incubadas a 29 °C, independientemente del sitio de crecimiento. Existió una clara diferencia del tamaño de la cola de todos los tratamientos a

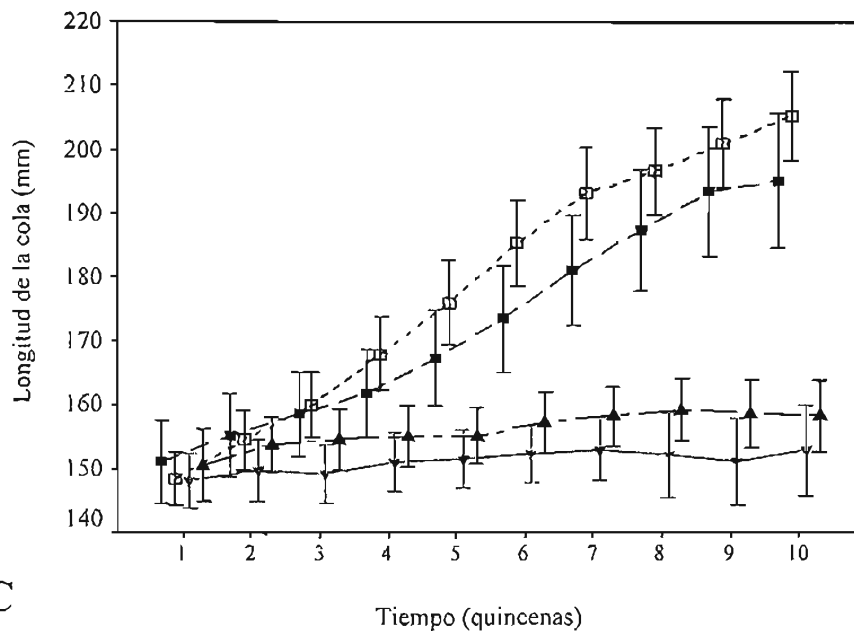
partir de la quinta quincena, pero entre las iguanas criadas a temperatura ambiente la separación ocurrió desde la tercera quincena (Figura 8C).



**B**

Tiempo (quincenas)





C

Figura 8. Efecto de la temperatura de incubación y sitio de crecimiento en el crecimiento de las crías de iguana negra *C. pectinata* evaluado con tres variables morfológicas. A) Peso, B) LHC, C) LC. (□) Iguanas incubadas a 29 °C y criadas en Bioterio, (■) Iguanas incubadas a 32 °C y criadas en Bioterio, (▲) Iguanas incubadas a 29 °C y criadas a temperatura ambiente en C.U. (▼) Iguanas incubadas a 32 °C y criadas a temperatura ambiente en C.U. Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.

**Tasa de crecimiento de crías.** El modelo de regresión lineal de la LHC de las iguanas para los cuatro tratamientos combinando la temperatura de incubación y crecimiento, con y sin tomar en cuenta el sexo, fue altamente significativo en todos los casos ( $p < 0.001$ ), y con un coeficiente de correlación positivo, de manera que conforme pasa el tiempo las iguanas aumentan en tamaño dependiendo del sitio en el que crecieron.

El Cuadro 14 muestra las  $r$  y  $R^2$  para las regresiones de todos los tratamientos sin tomar en cuenta el sexo. La regresión para el tratamiento de bioterio-29 °C explicó el 84% de la varianza, siendo el tratamiento con la  $R^2$  más alta, le siguió bioterio-32 °C explicando el 68%. Los tratamientos de crecimiento a temperatura ambiente para 32 y 29 °C mostraron una  $R^2$  baja que explicaron el 37 y 47%, respectivamente.

Considerando el sexo (Cuadro 15), la regresión para el tratamiento bioterio-29 °C para machos presentó una  $R^2$  de 0.83 y para las hembras de 0.86, muy similares a la encontrada sin tomar en cuenta el sexo. Pero en la regresión del tratamiento bioterio-32 °C, los machos presentaron una  $R^2$  de 0.58, mas baja que la de hembras de 0.83. Para los dos tratamientos de crecimiento a temperatura ambiente de 32 y 29 °C, la  $R^2$  siguió siendo baja, pero los machos mostraron una  $R^2$  ligeramente mayor que las hembras en ambos casos.

**Cuadro 14. Valores resultantes de la prueba de regresión. La  $b_1$  es la Tasa de crecimiento de las iguanas en los diferentes tratamientos combinando temperatura de incubación y de crecimiento, pero sin considerar el sexo.**

Tratamiento	N ♀	N ♂	Tiempo (meses)	r	$R^2$	$b_0$	$b_1$	p
32 °C-Bioterio	10	10	5	0.83	0.68	4.02	0.04	0.001
29 °C-Bioterio	10	10	5	0.92	0.84	4.07	0.04	0.001
32 °C-Ambiente C.U.	10	10	5	0.61	0.37	4.04	0.01	0.001
29 °C-Ambiente C.U.	10	10	5	0.69	0.47	4.07	0.01	0.001

**Cuadro 15. Valores resultantes de la prueba de Regresión. La  $b_1$  es la Tasa de crecimiento de las iguanas en los diferentes tratamientos combinando temperatura de incubación y de crecimiento y se separan por sexo.**

Tratamiento	Sexo	N	Tiempo (meses)	r	$R^2$	$b_0$	$b_1$	p
32 °C-Bioterio	♂	10	5	0.76	0.58	4.03	0.04	0.001
32 °C-Bioterio	♀	10	5	0.91	0.83	4.02	0.04	0.001
29 °C-Bioterio	♂	10	5	0.91	0.83	4.07	0.04	0.001
29 °C-Bioterio	♀	10	5	0.92	0.86	4.07	0.04	0.001
32 °C-Ambiente C.U.	♂	10	5	0.68	0.46	4.04	0.01	0.001
32 °C-Ambiente C.U.	♀	10	5	0.55	0.30	4.05	0.01	0.001
29 °C-Ambiente C.U.	♂	10	5	0.74	0.55	4.08	0.01	0.001
29 °C-Ambiente C.U.	♀	10	5	0.65	0.42	4.07	0.01	0.001

Las iguanas que crecieron en clima templado tuvieron un incremento en longitud hocicloaca de 0.01 mm por día, mientras que en las de clima cálido fue de 0.04 mm por día. El Análisis de Varianza mostró que existen diferencias significativas en la tasa de crecimiento de las iguanas debido al tratamiento de incubación-crecimiento ( $F_{3, 76} = 33.23$ ;  $p < 0.001$ ) pero no debido al sexo ( $F_{1, 78} = 0.65$ ;  $p = 0.423$ ). La prueba de Tukey mostró diferencias en la tasa de crecimiento de las crías debido al sitio de crecimiento ( $p < 0.001$ ), pero no debido a la temperatura de incubación ( $p = 0.905$  para 29 y 32 °C de bioterio;  $p = 0.612$  para 29 y 32 °C de temperatura ambiente). Es decir, sólo existieron diferencias en la tasa de crecimiento entre las crías crecidas en bioterio y las crecidas a temperatura ambiente.

**Mortalidad de crías.** Durante el experimento se registraron 14 iguanas muertas. El mayor número de muertes se presentó en el sitio de crecimiento a temperatura ambiente en C.U. En este sitio, las iguanas incubadas a 29 °C tuvieron ocho decesos y las de 32 °C cinco. En el bioterio, sin embargo, se registró una muerte de las incubadas a 29 °C y ninguna de las de 32 °C. Al final del experimento se presentó mortalidad tanto en hembras como en machos, siendo mayor en machos en los que se registraron nueve decesos comparado con los cinco en hembras (Cuadro 16). De las 14 muertes registradas, tres ocurrieron en agosto y 11 durante los meses mas fríos de octubre a diciembre.

Cuadro 16. Registro de las iguanas muertas durante el experimento.

Tratamientos	No. de muertes	Sexo de las iguanas muertas	Mes en que mueren	Casos censurados (iguanas que no mueren)	% censurado
29 °C-Bioterio	1	macho	agosto	19	95
32 °C-Bioterio	0	-	-	20	100
29 °C-Ambiente C.U.	8	3 hembras 5 machos	agosto noviembre diciembre	12	60
32 °C-Ambiente C.U.	5	2 hembras 3 machos	octubre noviembre	15	75
Total	14			66	82.5

El análisis de Kaplan-Meier mostró que existen diferencias significativas en la sobrevivencia de las crías ( $\chi^2 = 16.32$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.05$ ). Las curvas de sobrevivencia de las iguanas incubadas a 29 y 32 °C y crecidas en bioterio fueron muy similares pues sólo se registró una muerte casi al inicio del experimento. Las tasas de sobrevivencia fueron más bajas para las iguanas criadas a temperatura ambiente, incubadas con ambas temperaturas. Sus dos curvas de sobrevivencia mostraron una disminución constante a partir de los 120 días (que correspondió a los meses de noviembre y diciembre), pero fue aun mayor para las iguanas incubadas a 29 °C. Existió una mortalidad significativamente mayor en las iguanas criadas a temperatura ambiente de clima templado y que fueron incubadas a 29 °C que en las de 32 °C ( $\chi^2 = 11.05$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ) (Figura 11).

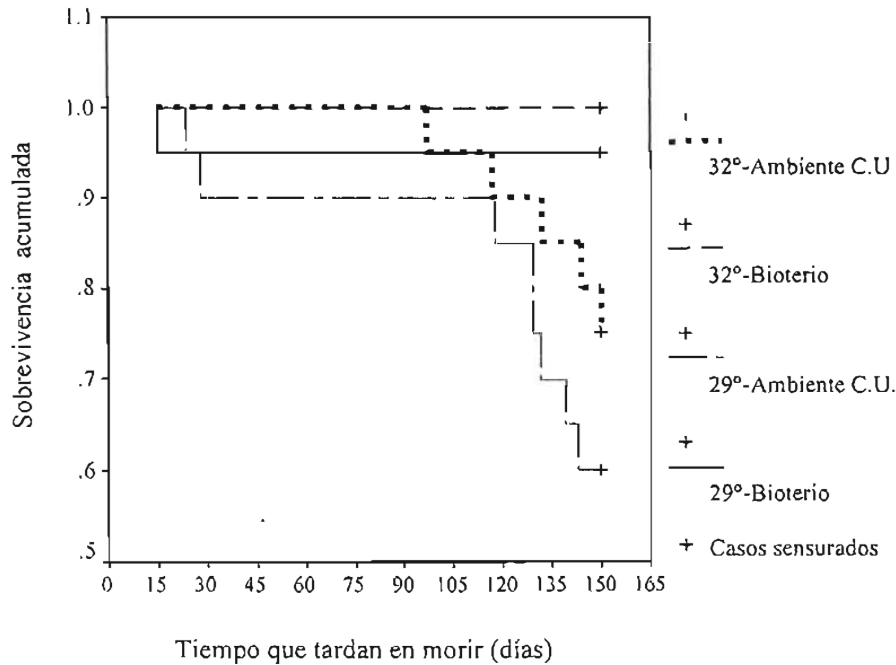


Figura 11. Curvas de supervivencia de las iguanas incubadas en 29 y 32 °C con crecimiento en Bioterio y Ambiente en C.U. Los casos censurados corresponden a las iguanas que no murieron durante los cinco meses del experimento.

### Registro de temperatura ambiental y de nidos simulados

El Análisis de Varianza mostró que existen diferencias significativas entre los pisos altitudinales para la temperatura máxima ( $F_{4,49} = 157.462$ ;  $p < 0.001$ ) y mínima ( $F_{4,49} = 215.725$ ;  $p < 0.001$ ) dentro del nido. La prueba de Tukey mostró que la temperatura máxima y mínima de todos los pisos altitudinales es diferente entre si ( $T^{\circ} \text{ max } 1200 \text{ a } 1400$ ,  $p = 0.014$ ;  $1400 \text{ a } 1600$ ,  $p = 0.008$ ; y  $1800 \text{ a } 2000$ ,  $p < 0.001$ ;  $T^{\circ} \text{ mín } p < 0.001$ ).

La temperatura mínima y la máxima dentro del nido durante el periodo de la puesta de huevos a la eclosión de las crías fue mayor a los 1200 msnm y fue disminuyendo en cada piso altitudinal. Existió un comportamiento similar de la temperatura en todas las altitudes, registrándose las temperaturas más altas entre abril y mayo, y las más bajas en la segunda quincena de junio y la primera de julio (Figura 12 y 13).

El Análisis de Varianza mostró que las fluctuaciones mensuales en la temperatura dentro del nido a lo largo de la época reproductiva son significativamente diferentes en el caso de la temperatura máxima ( $F_{4,95} = 38.727$ ;  $p < 0.001$ ) y mínima ( $F_{4,95} = 38.910$ ;  $p < 0.001$ ). La prueba de Tukey mostró las diferencias de temperatura por mes (Cuadro 17 y 18).

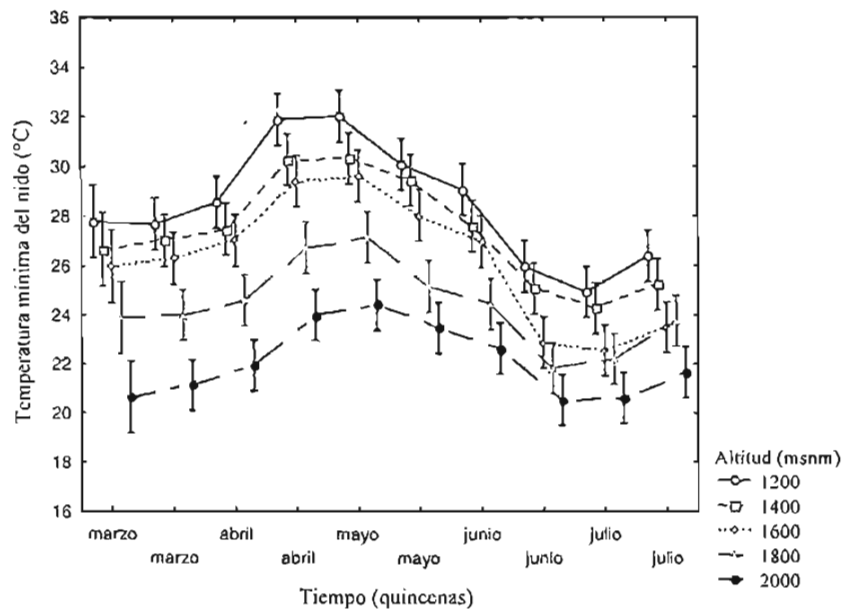


Figura 12. Temperatura mínima quincenal del nido por altitud durante la época de reproducción de las iguanas (marzo a julio). Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.



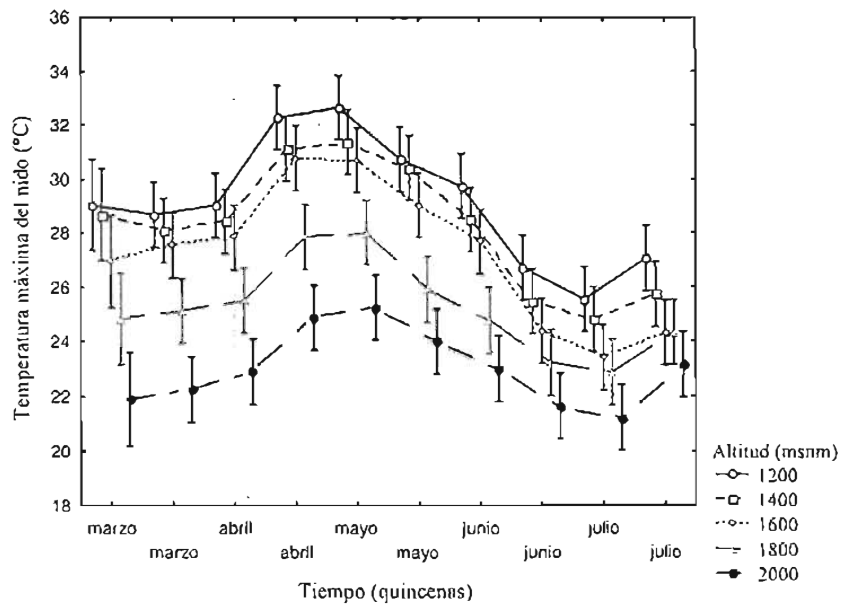


Figura 13. Temperatura máxima quincenal del nido por altitud durante la época de reproducción de las iguanas (marzo a julio). Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.

Cuadro 17. Prueba de Tukey que compara las diferencias entre meses a partir de la temperatura máxima del nido.

(I) Mes	(J) Mes	Diferencia entre medias (I-J)	Sig.
marzo	abril	-1.74	0.003
	mayo	-2.50	0.001
	junio	0.80	0.413
	julio	2.07	0.001
abril	marzo	1.74	0.003
	mayo	-0.76	0.381
	junio	2.54	0.001
	julio	3.81	0.001
mayo	marzo	2.50	0.001
	abril	0.76	0.381
	junio	3.30	0.001
	julio	4.57	0.001
junio	marzo	-0.80	0.413
	abril	-2.54	0.001
	mayo	-3.30	0.001
	julio	1.27	0.029
julio	marzo	-2.07	0.001
	abril	-3.81	0.001
	mayo	-4.57	0.001
	junio	-1.27	0.029

Cuadro 18. Prueba de Tukey que compara las diferencias entre meses a partir de la temperatura mínima del nido.

(I) Mes	(J) Mes	Diferencia entre medias (I-J)	Sig.
marzo	abril	-2.05	0.001
	mayo	-2.84	0.001
	junio	0.44	0.860
	julio	1.64	0.005
abril	marzo	2.05	0.001
	mayo	-0.79	0.330
	junio	2.49	0.001
	julio	3.69	0.001
mayo	marzo	2.84	0.001
	abril	0.79	0.330
	junio	3.28	0.001
	julio	4.47	0.001
junio	marzo	-0.44	0.860
	abril	-2.49	0.001
	mayo	-3.28	0.001
	julio	1.19	0.042
julio	marzo	-1.64	0.005
	abril	-3.69	0.001
	mayo	-4.47	0.001
	junio	-1.19	0.042

El Análisis de Varianza mostró que existen diferencias significativas entre los diferentes pisos altitudinales para la temperatura ambiental a la sombra ( $F_{4,49} = 34.972$ ;  $p < 0.001$ ).

La temperatura ambiental promedio durante el periodo de reproducción fue mayor a los 1200 msnm y fue disminuyendo en cada piso altitudinal hasta llegar a 2000 msnm, como ocurrió en la temperatura dentro del nido (Figura 14). La temperatura ambiental a la sombra presentó el mismo patrón para todas las altitudes, registrándose las temperatura más altas en la segunda quincena de abril y la primera de mayo, y la más baja en la segunda quincena de junio (Figura 14). La prueba de Tukey mostró las diferencias de la temperatura ambiental por mes, donde es muy claro que el mes de julio se separa del resto de los meses por ser el más frío (Cuadro 19).

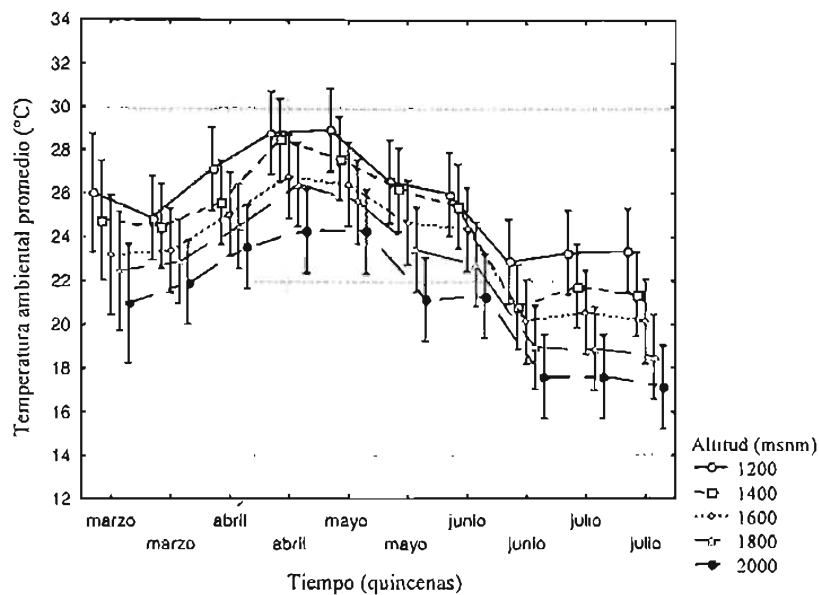


Figura 14. Temperatura ambiental promedio quincenal en el gradiente altitudinal durante la época de reproducción de las iguanas (marzo a julio). Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.

Cuadro 19. Prueba de Tukey que compara las diferencias entre meses a partir de la temperatura promedio ambiental a la sombra.

(I) Mes	(J) Mes	Diferencia entre medias (I-J)	Sig.
marzo	abril	-2.56	0.001
	mayo	-1.99	0.010
	junio	1.48	0.093
	julio	3.24	0.001
abril	marzo	2.56	0.001
	mayo	0.57	0.826
	junio	4.04	0.001
	julio	5.80	0.001
mayo	marzo	1.99	0.010
	abril	-0.57	0.826
	junio	3.47	0.001
	julio	5.23	0.001
junio	marzo	-1.48	0.093
	abril	-4.04	0.001
	mayo	-3.47	0.001
	julio	1.76	0.015
julio	marzo	-3.24	0.001
	abril	-5.80	0.001
	mayo	-5.23	0.001
	junio	-1.76	0.015

En la temperatura ambiental máxima existió un patrón en donde los picos máximos se encontraron entre abril y mayo, que coincidirían con el periodo de incubación de la mayoría de las iguanas, pero existió un descenso paulatino que concluyó a finales de junio y aumentó nuevamente en julio, pero no considerablemente. Para la temperatura ambiental mínima no existió realmente un patrón, aunque en marzo y julio se presentaron las temperaturas más bajas correspondiendo al inicio y final del periodo de incubación de los huevos (Figura 12 y 13). La baja en la temperatura a finales de junio y el mes de julio puede explicarse por el inicio de la temporada de lluvias (Figura 15). La correlación entre la temperatura ambiental y el porcentaje de humedad mostró una relación negativa estadísticamente significativa, por lo que a mayor humedad menor temperatura ( $N = 95$ ,  $r = -0.72$ ,  $R^2 = 0.51$ ,  $p < 0.001$ ).

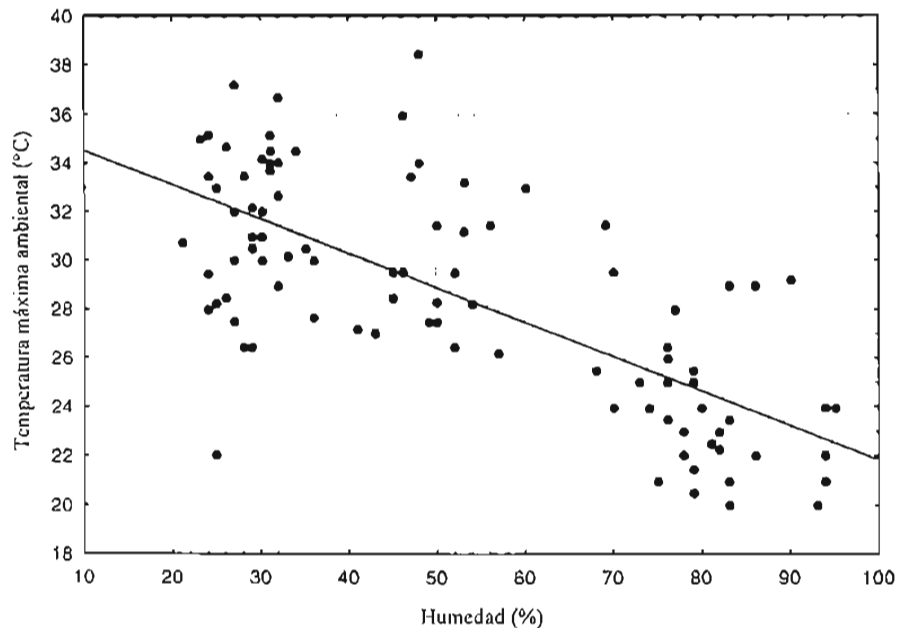
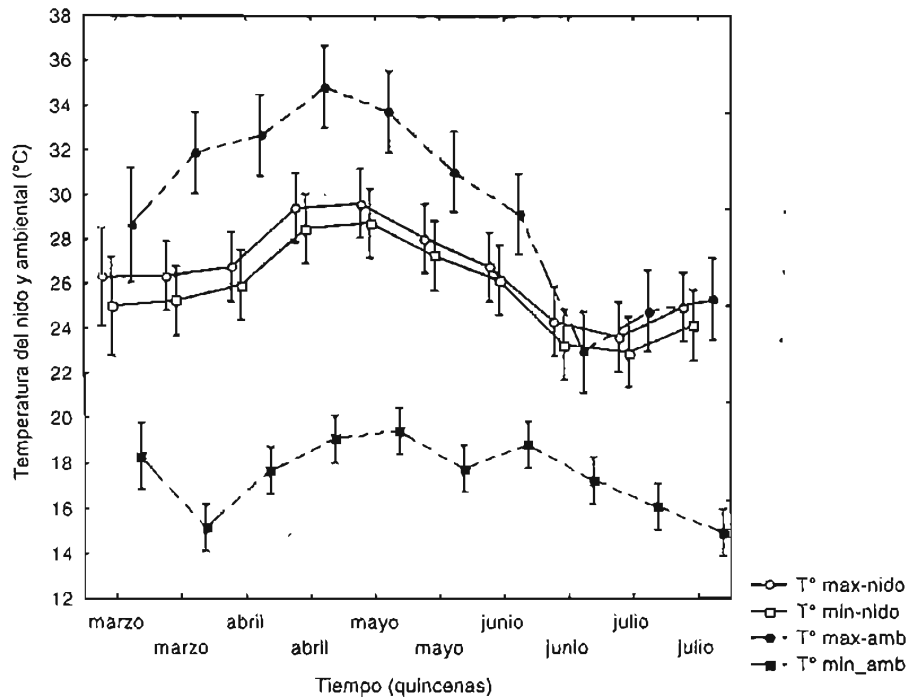


Figura 15. Correlación de la humedad promedio y la temperatura máxima ambiental del gradiente altitudinal durante la época de reproducción de las iguanas (marzo a julio).

Existieron grandes variaciones ambientales, pero la temperatura dentro del nido fue amortiguada y, en general la oscilación fue mucho menor. Las fluctuaciones entre la temperatura mínima y máxima ambientales fueron tan amplias como 15 °C o más durante el periodo, pero a finales de junio y durante julio la amplitud de las variaciones disminuye al disminuir la temperatura máxima también (Figura 16). A pesar de que la temperatura dentro del nido fue amortiguada, existió una influencia de la temperatura ambiental que hace que ambas temperaturas tengan patrones similares. La temperatura máxima ambiental explicó mejor la variación dentro del nido que las temperaturas mínima y promedio ambientales. El Análisis de Regresión Lineal Simple indicó que existe una influencia de la temperatura máxima ambiental sobre la temperatura máxima del nido ( $N = 95$ ,  $r = 0.7$ ,  $R^2 = 0.49$ ;  $p < 0.001$ ), aunque el modelo sólo explicó alrededor de la mitad de la variabilidad de los datos. El Análisis de Regresión Lineal Simple para la temperatura promedio proporcionó datos muy similares a la temperatura máxima, en donde la temperatura promedio ambiental influyó sobre la temperatura promedio del nido ( $N = 95$ ,  $r = 0.68$ ,  $R^2 = 0.46$ ,  $p < 0.001$ ). El modelo explicó poco menos de la mitad de la variabilidad de los datos. El Análisis de Regresión para la temperatura mínima ambiental explicó muy pobremente la varianza de la temperatura mínima del nido ( $N = 95$ ,  $r = 0.37$ ,  $R^2 = 0.14$ ,  $p < 0.001$ ) además de que la relación entre ambas temperaturas fue muy débil.



**Figura 16. Valores promedio de la temperatura máxima y mínima ambientales y del nido por mes durante la época de reproducción de las iguanas. Existe una gran variación en la temperatura ambiental mientras que en el nido es mínima. Las barras verticales indican  $\pm 1$  Error Estándar.**

La regresión de la temperatura máxima ambiental vs. la temperatura máxima del nido presentó la relación más fuerte y explicó el mayor porcentaje de la variación de los datos. Al sustituir los valores de la temperatura de incubación en que podrían nacer crías (26 a 32 °C) en la ecuación de la regresión, se obtuvo que cuando la temperatura máxima ambiental está alrededor de 27 °C, dentro del nido la temperatura estaría en la mínima letal de 26 °C (Figura 17). Suponiendo que la máxima letal de incubación fuera 34 °C, esta temperatura podría ser alcanzada si en el ambiente la temperatura oscilara entre 44 y 45 °C. Con los registros de las temperaturas ambientales en el gradiente se pudo observar que es mucho más difícil que las temperaturas suban más de 40 °C a que bajen, por lo que es más factible que en los nidos los huevos mueran por temperaturas mínimas letales que por máximas letales.

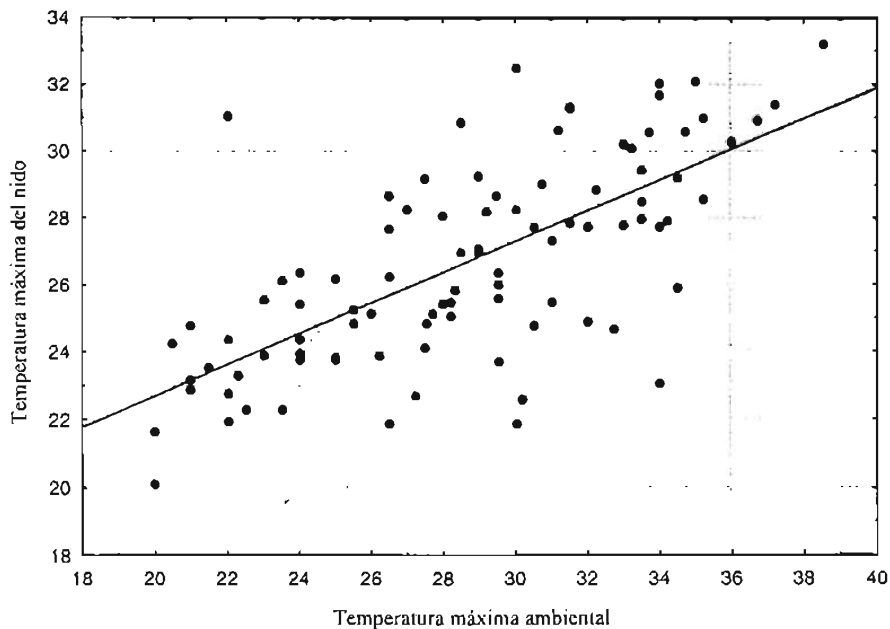


Figura 17. Relación de la temperatura máxima del nido con la temperatura máxima ambiental en el gradiente altitudinal Yautepec-Santo Domingo. Ecuación de la regresión para la temperatura máxima del nido =  $13.49 + 0.46$  (temperatura máxima del nido).

### Comparación de las temperaturas de los sitios de crecimiento experimental y los extremos del gradiente altitudinal

La prueba de Friedman mostró que existen diferencias significativas entre los dos sitios extremos del gradiente altitudinal (1200 y 2000 msnm) y los sitios de crecimiento (temperatura ambiente en C.U. y temperatura constante de bioterio) en los meses de crecimiento crítico para las crías (octubre a diciembre) para la temperatura máxima ( $\chi^2 = 205.294$ , gl = 3,  $p < 0.001$ ). La temperatura del bioterio fue claramente diferente a la de los demás sitios, ya que no existieron variaciones debido al ambiente y fue un lugar cerrado con calefacción artificial. El segundo lugar más cálido fue a 1200 msnm. Este último presentó temperaturas intermedias entre los demás sitios y la temperatura más alta del estudio. El sitio de crecimiento a temperatura ambiente en C.U. y 2000 msnm, registraron las menores temperaturas máximas de todos los

sitios, y fueron muy parecidos entre ellos. La gran variación de la temperatura ambiente en C.U. alcanzó la temperatura máxima que se registró en el bioterio pero también registró la menor de todas (Cuadro 20, Figura 18).

Cuadro 20. Valores estadísticos de la temperatura máxima de los dos sitios extremos del gradiente altitudinal y de los sitios de crecimiento durante noviembre a diciembre.

	N	Media	Desviación estándar	Mínima	Máxima
Ambiente (C.U.)	92	26.3	2.9	18.5	33.0
2000 msnm	92	26.2	2.0	22.1	29.5
Bioterio	92	30.8	1.4	27.7	33.0
1200 msnm	92	28.8	1.9	24.0	35.3

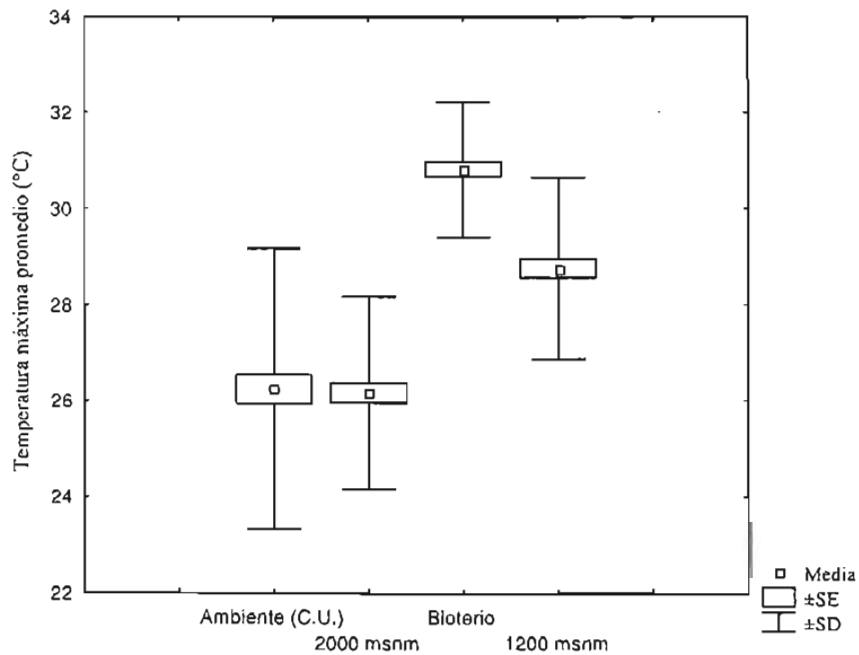


Figura 18. Temperatura máxima promedio de los tres meses más críticos en el crecimiento de las iguanas (octubre a diciembre), para los dos sitios de crecimiento y los dos extremos del gradiente altitudinal.



La temperatura máxima no parece tener una tendencia muy clara de disminuir de octubre a diciembre en el sitio de clima templado y a 2000 msnm porque existen grandes oscilaciones desde el inicio, pero en el bioterio y a 1200 msnm parece existir un descenso de alrededor de dos grados al acercarse diciembre (Figura 19).

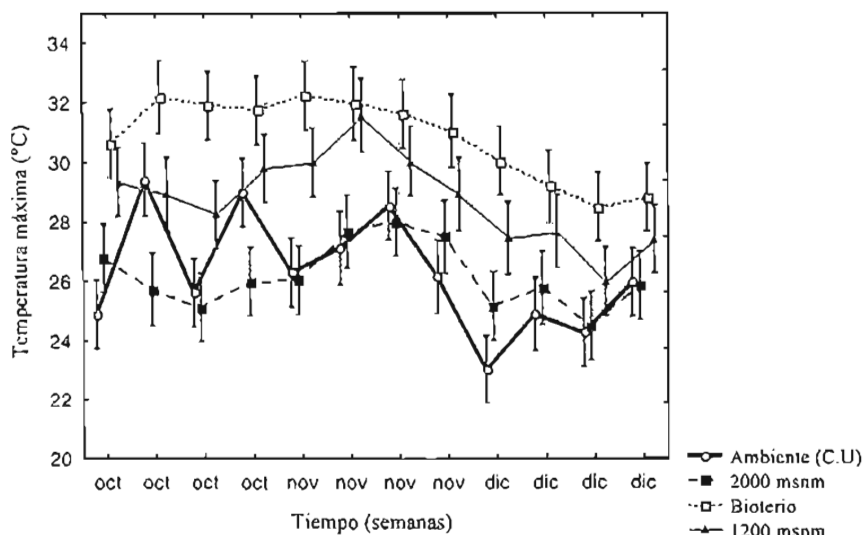


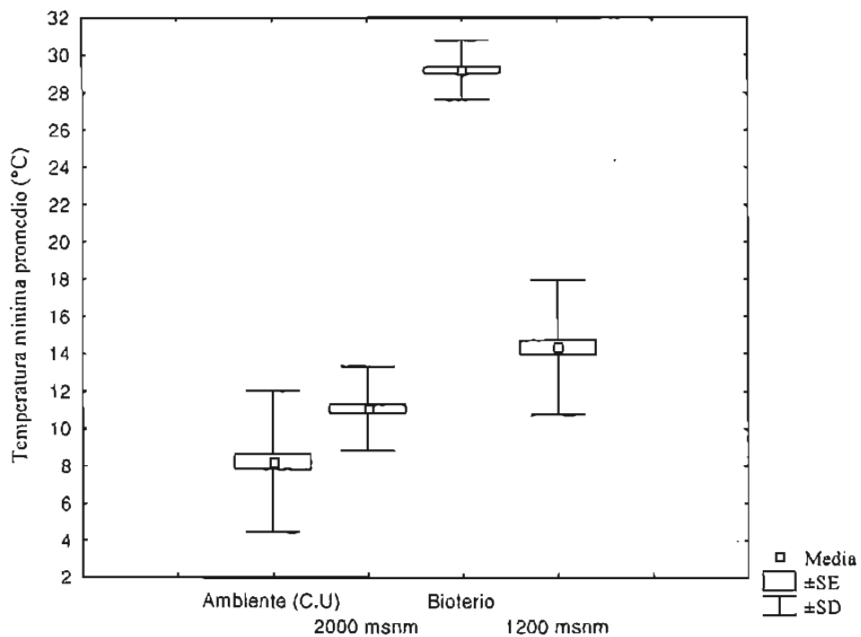
Figura 19. Temperatura máxima promedio por semana en los meses considerados más críticos en el crecimiento de las crías (octubre a diciembre), para los dos sitios de crecimiento y los dos extremos del gradiente altitudinal. Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.

La prueba de Friedman mostró que existen diferencias significativas en la temperatura mínima entre los cuatro sitios ( $\chi^2 = 257.429$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ). El bioterio fue el lugar menos frío al no existir variaciones ambientales. En los demás sitios, la baja en la temperatura se debió sobre todo a la noche, porque no hubo una fuente de calor externa además del sol. La temperatura es más parecida en C.U., 2000 y 1200 msnm que se agrupan separándose del bioterio. El lugar más frío fue la temperatura ambiente de C.U. con una gran varianza,

registrando además temperaturas bajo cero. El sitio más parecido a C.U. fue 2000 msnm pero las temperaturas no fueron tan bajas, llegando sólo hasta 4.15 °C, mientras que para 1200 msnm la menor temperatura registrada fue de 7.03 °C (Cuadro 21, Figura 20).

**Cuadro 21. Valores estadísticos de la temperatura mínima de los dos sitios extremos del gradiente altitudinal y de los sitios de crecimiento durante noviembre a diciembre.**

	N	Media	Desviación estándar	Mínimo	Máximo
Ambiente (C.U.)	92	8.3	3.8	-0.2	14.9
2000 msnm	92	11.1	2.2	4.2	15.6
Bioterio	92	29.2	1.6	27.6	31.7
1200 msnm	92	14.4	3.6	7.0	20.6



**Figura 20. Temperatura mínima promedio de los tres meses más críticos en el crecimiento de las iguanas (octubre a diciembre), para los dos sitios de crecimiento y los dos extremos del gradiente altitudinal.**

La temperatura mínima promedio por semana mostró una clara tendencia de descenso en los cuatro sitios, siendo la penúltima semana de diciembre la más fría. Las temperaturas a 1200 msnm y ambiente en C.U. sufrieron un descenso muy pronunciado, por lo que a mediados de noviembre la temperatura ambiente en C.U. se separa considerablemente de las temperaturas de 2000 msnm, y en el mes de diciembre las temperaturas de ambos extremos del gradiente altitudinal son más parecidas entre sí (Figura 21).

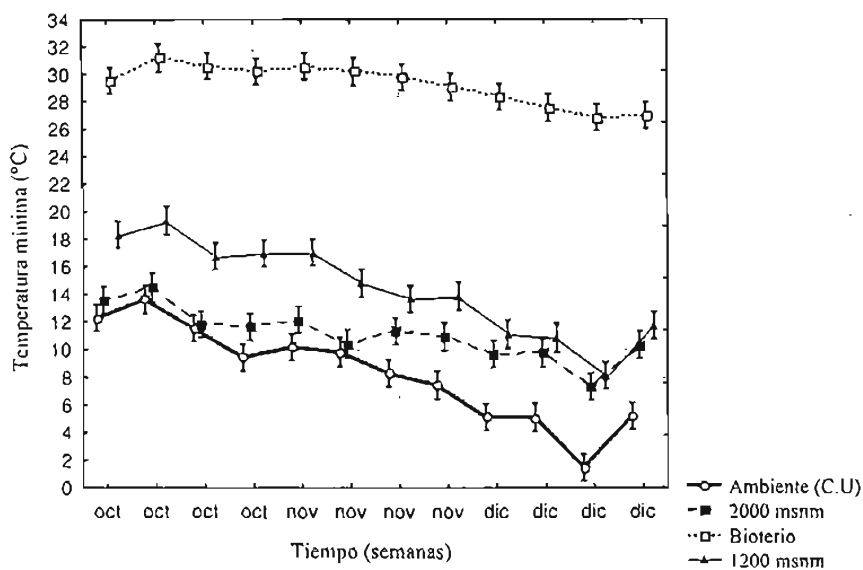


Figura 21. Temperatura mínima promedio por semana en los meses considerados más críticos en el crecimiento de las crías (octubre a diciembre) para los dos sitios de crecimiento y los dos extremos del gradiente altitudinal. Las barras verticales indican un Error Estándar a cada lado de la media.

### Modelo de distribución potencial

El número de ejemplares de *Ctenosaura pectinata* recabados de las bases de datos originales fue de 808 más 21 de literatura consultada. El número de datos disminuyó

considerablemente quedando al final sólo 302 registros únicos para generar los modelos (Cuadro 22).

**Cuadro 22. Número de ejemplares de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) depositados en diferentes colecciones de México y Estados Unidos.**

Colección	Número de ejemplares
Arizona State University (ASU)	2
California Academy of Sciences (CAS)	193
Carnegie Museum of Natural History (CM)	5
Colección Nacional de Anfibios y reptiles (CNAR)	103
Cornell University Museum of Vertebrates (CU)	1
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB)	3
Field Museum of Natural History (FMNH)	51
University of Kansas (KU)	72
Natural History Museum of Los Angeles County (LACM)	101
Louisiana State University (LSUMZ)	35
Museum of Comparative Zoology (MVZ)	25
Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" Facultad de Ciencias (MZFC)	40
San Diego Natural History Museum (SDNHM)	9
Texas Memorial Museum (TNHC)	1
Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL)	1
University of Arizona (UAZ)	29
Museum of Zoology University of Michigan (UMMZ)	121
University of Texas at Arlington (UTA)	2
University of Texas at El Paso (UTEP)	11
Peabody Museum of Natural History (YPM)	3

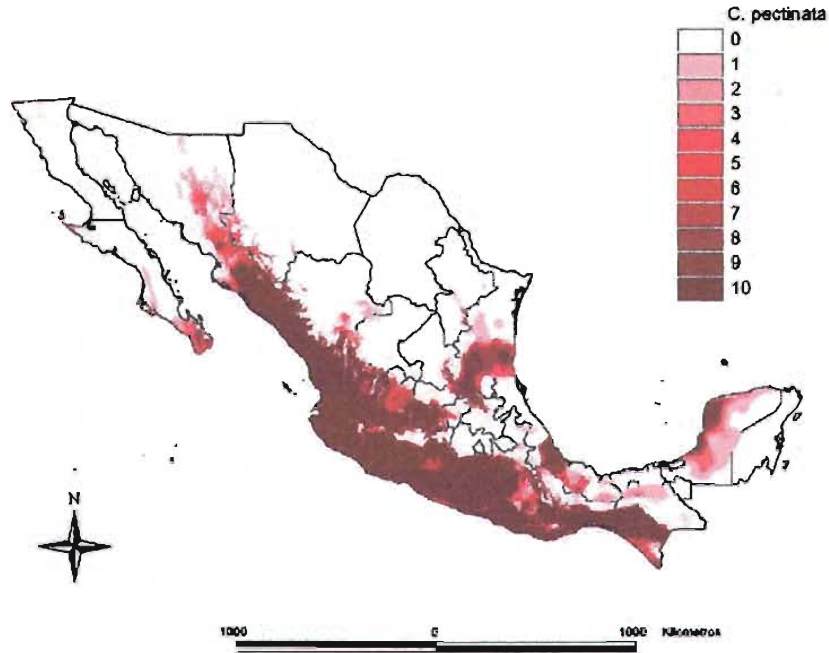
El mapa de distribución potencial obtenido con GARP para *C. pectinata* cubrió los huecos que dejan las localidades de colecta sobre toda la distribución. No se presentó un alto grado de sobrepredicción para la iguana negra, pero modeló su distribución sobre el área de otras especies del género, como dos fragmentos de la distribución de *C. acanthura* en Veracruz y Tamaulipas, *C. similis* en Chiapas, Campeche y Yucatán, y a *C. hemilopha* en Baja California Sur (Figura 22). Al recortar esta distribución con el mapa de ecoregiones, el modelo

de distribución potencial fue fuertemente consistente con el área cubierta por los puntos de colecta. La mayoría de la distribución fue predicha por los 10 mapas finales consenso (Figura 23), y el mapa final es confiable al 99% ( $\chi^2 = 439.9$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ).

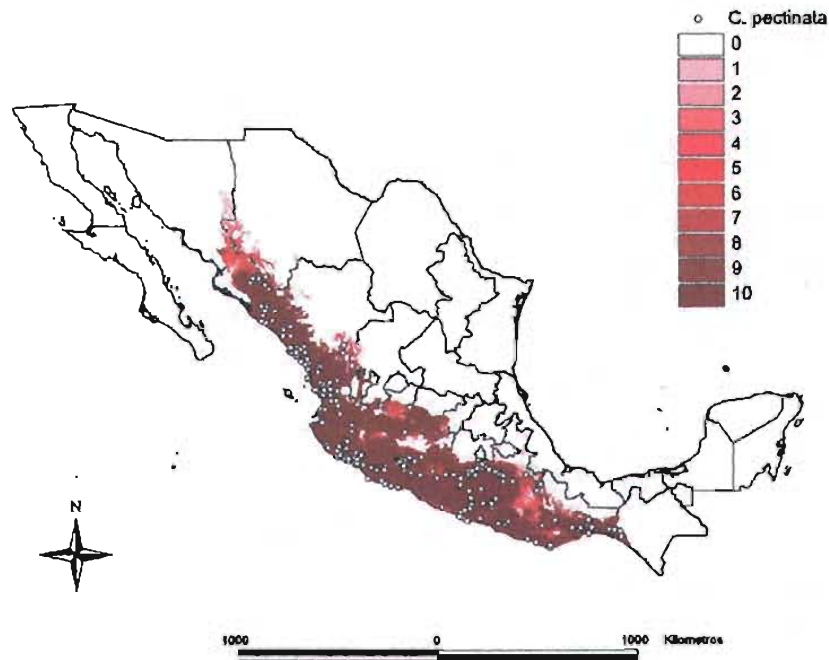
Los 10 modelos predijeron que las iguanas pueden distribuirse desde nivel del mar hasta los 3500 msnm en 118,694 km<sup>2</sup>. Al delimitar la altitud hasta 2000 msnm de acuerdo con los resultados en los experimentos de laboratorio y los registros tomados en el gradiente altitudinal, el área se redujo a 111,736 km<sup>2</sup> ya que solo 6,958 km<sup>2</sup> se encuentran por arriba de 2000 msnm. Al aumentar la altitud en intervalos de 100 m, el número de píxeles predichos por los 10 modelos fue disminuyendo, y a 3500 msnm la presencia de la especie solo se predijo en dos píxeles (Cuadro 23). Solamente el 5.9% de los datos totales representaron distribución por arriba de los 2000 msnm.

**Cuadro 23. Número de píxeles predichos por los 10 modelos del mapa final consenso que indican que la iguana negra se distribuye potencialmente arriba de los 2000 msnm. El número de píxeles disminuye conforme aumenta la altitud.**

Altitud (msnm)	No. Píxeles	% que representa del total de la distribución
2000-2100	2481	2.09
2101-2200	1611	1.36
2201-2300	977	0.82
2301-2400	639	0.54
2401-2500	460	0.39
2501-2600	319	0.27
2601-2700	244	0.21
2701-2800	145	0.12
2801-2900	34	0.03
2901-3000	26	0.02
3001-3100	12	0.01
3101-3200	3	3x10 <sup>-3</sup>
3201-3300	4	3x10 <sup>-3</sup>
3301-3400	1	1x10 <sup>-3</sup>
3401-3500	2	2x10 <sup>-3</sup>



**Figura 22. Mapa consenso de la distribución potencial de *C. pectinata*. Un tono de color más fuerte indica que más modelos predicen presencia en determinado píxel consenso y el tono disminuye conforme disminuye el número de consensos.**



**Figura 23. Mapa consenso de la distribución potencial de *C. pectinata* delimitada con las ecoregiones con presencia de puntos de colecta. Los círculos representan las localidades conocidas de presencia de la especie.**

Al delimitar el área predicha por los 10 modelos GARP con la temperatura máxima ambiental del mes más caliente (mayo), se obtuvieron los sitios en que potencialmente pueden incubarse los huevos de la iguana negra. El área de distribución predicha por los 10 modelos para los adultos fue más amplia que el área potencial de incubación, a pesar de considerar desde la temperatura de incubación a 26 °C (que solo tiene el 4.8% de éxito de eclosión) hasta las temperaturas más óptimas (con 81.7 y 90.8% a 29 y 32 °C, respectivamente). Así, al delimitar la temperatura de incubación potencial, el número de pixeles disminuyó a 108,760 de los 118,694 km<sup>2</sup> pixeles predichos con los 10 modelos. Si el área se considerara a partir de 29 °C en el nido (temperatura subóptima de incubación), el área disminuiría a 43,307 pixeles y a partir de 32 °C (temperatura óptima de incubación), se reduciría a sólo 63 pixeles (Figura 24).

Al separar el área potencial de incubación por cada grado centígrado, la temperatura de incubación que cubrió mayor área en la distribución de *C. pectinata* fue a 28 °C con 26% del área total, seguida de la de 27, 29 y 30 °C (Cuadro 24). El área cubierta por cada grado centígrado por separado no cubrió parte importante de la distribución. Al sumar las áreas de las temperaturas, excluyendo 26 °C donde casi no hay nacimientos, en el 87.1 % del área total predicha potencialmente podrían nacer iguanas sin ningún problema. Al sumar las áreas de las temperaturas 28, 29 y 30 °C, el porcentaje de área cubierto sería 61.5; y al adicionar 27 °C sería el 82.8%. La temperatura en la que puede haber un gran número de nacimientos es a 32 °C (90.8%), sin embargo, dentro del área de distribución de *C. pectinata* sólo el 0.1% del área potencial de incubación puede alcanzar esa temperatura.

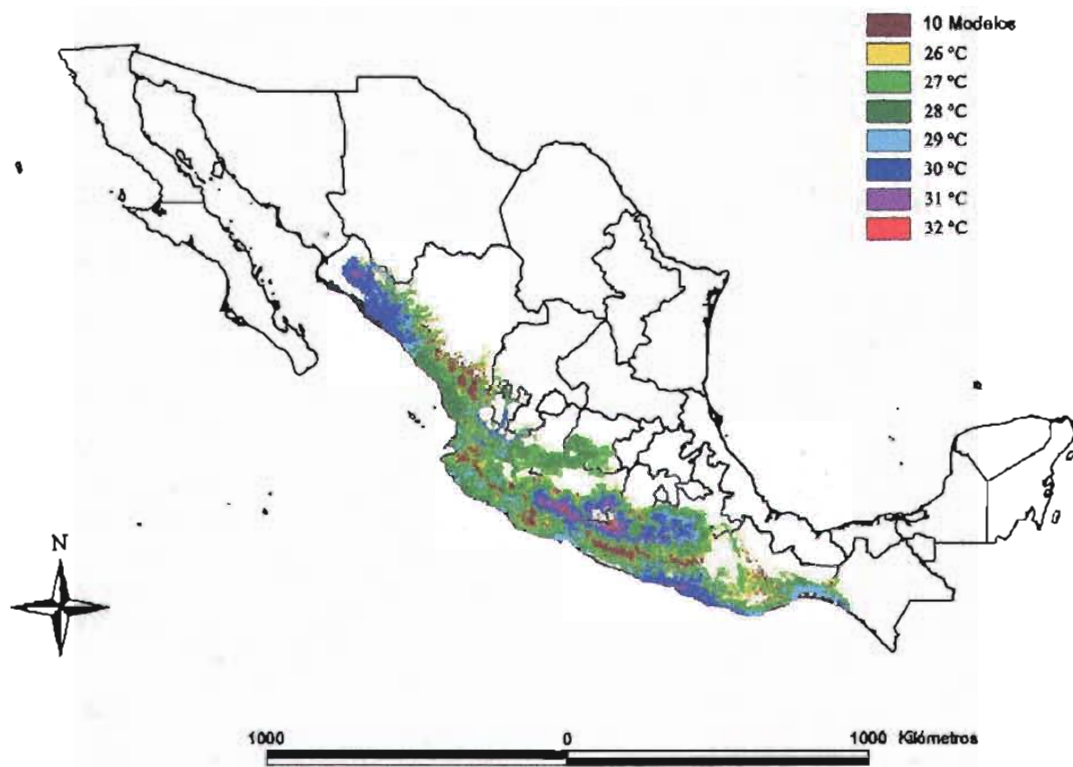


Figura 24. Área de distribución de *C. pectinata* predicha por los 10 modelos delimitada para la temperatura máxima ambiental del mes más caliente en cada cambio de un grado centígrado de 26 a 32 °C.

Cuadro 24. Distribución del número de pixeles por cada grado centígrado en los que podrían nacer crías de iguana negra (a diferentes tasas de eclosión).

Temperatura en nido (°C)	Pixeles acumulados	Pixeles por cada °C de incubación	% que representa del área de incubación potencial
32	63	63	0.1
31	4664	4601	4.2
30	21290	16626	15.3
29	43307	22017	20.2
28	71569	28262	26.0
27	94775	23206	21.3
26	108760	13985	12.9



## DISCUSIÓN

### Efecto de la temperatura de incubación en el éxito de eclosión y tiempo de desarrollo del embrión

La temperatura óptima de incubación que se ha reportado para la iguana verde se encuentra entre 28 y 31 °C (Licht y Moberly, 1965; Phillips *et al.*, 1990). Si el óptimo de incubación para la iguana negra fuera el mismo, se esperaría que a 29 °C se presentara el porcentaje de eclosión más alto. Contrario a esto, la temperatura extrema superior de 32 °C en el nido, presentó la tasa de eclosión más alta, casi un 10% mayor que a 29 °C. Al ser mayor el éxito de eclosión a 32 °C, podría pensarse que el rango óptimo de incubación es más alto ó más amplio en la iguana negra, lo que hace necesaria la exploración de nuevas temperaturas para conocer el límite superior de incubación y sus repercusiones. Un caso similar es el del síncido *Oligosoma suteri*, cuyos huevos fueron incubados en tres temperaturas constantes pudiéndose determinar el límite letal inferior (Hare *et al.*, 2002), no obstante la temperatura que se creía el límite superior no lo fue, siendo el rango mucho más amplio.

La exposición de los huevos de la iguana negra a temperatura constante de 26 °C permitió su desarrollo, pero este fue lento, resultando en la muerte de la mayoría de los embriones. Sin embargo, la muerte de los embriones no fue simultánea, ya que perecieron a lo largo de tres meses y no sólo a los pocos días de iniciada la incubación. El efecto negativo de incubar a 26 °C constante está por debajo del límite para que los embriones puedan desarrollarse, y al estar mucho tiempo bajo esas condiciones se convierte en una temperatura letal. La muerte es la respuesta final a la baja temperatura de incubación, más que la presencia de malformaciones o un mal desempeño.

El éxito de eclosión reportado para la iguana verde por Phillips *et al.* (1990) fue de 97.5%, tanto a 29 °C como a 31 °C, en el que indican que ninguna de estas dos temperaturas

fue estresante porque se obtuvo un porcentaje de eclosión que sobrepasó el 90%. Para la iguana negra, el porcentaje de eclosión más alto fue de 90.9% siendo más bajo que lo reportado para la iguana verde. Los porcentajes de eclosión obtenidos al incubar a 29 y 32 °C no se alejaron mucho del óptimo esperado, a diferencia de lo que ocurrió a 26 °C en la que nacieron muy pocas iguanas. A pesar de que ambas temperaturas extremas se encuentran a tres grados de diferencia de la temperatura reconocida como óptima, la baja temperatura presentó diferencias significativas en el éxito de eclosión, mientras que la alta no. En experimentos realizados para especies del género *Sceloporus*, la baja temperatura impidió la eclosión de los organismos, explicándose como un efecto acumulado del frío en el desarrollo embrionario (Andrews *et al.*, 2000).

El éxito de eclosión de una especie depende del tiempo de exposición a determinada temperatura y los requerimientos particulares de cada especie. Cuando se incuba a temperaturas que no son óptimas, pero son lo suficientemente cálidas, permite que los organismos sigan vivos aun cuando su desarrollo sea muy lento (fenómeno conocido como torpor). En algunos casos, el desarrollo puede detenerse por varios días causando diapausa embrionaria (Ewert, 1991), pero es difícil saber cuánto tiempo puede resistir el embrión a las condiciones de estrés, sin que se afecte el nacimiento óptimo de la cría. Para los huevos de *Sceloporus undulatus* se sugiere que un periodo de poco menos de una semana de exposición al frío (15 °C) es lo máximo que pueden resistir sin que se presente una gran mortalidad; y nueve días de exposición resultan en la muerte del 50% del nido (Christian *et al.*, 1986).

La temperatura tiene una gran influencia en la velocidad de desarrollo embrionario de los reptiles; a mayor temperatura, el desarrollo embrionario se acelera, aunque sin mantener una relación lineal simple (Deeming y Ferguson, 1991). Experimentos de incubación en lagartijas

como los sáncidos *Oligosoma suteri* y *Nannoscincus maccoyi*, y las iguanas *Cyclura nubila*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Iguana iguana* han mostrado que la temperatura influye en el acortamiento o alargamiento del periodo de incubación. La decisión arbitraria de la temperatura en la que se incuba en los distintos experimentos repercute en los resultados en el tiempo del periodo de incubación aun para la misma especie. Por lo que reportes de los periodos de incubación en la literatura deben tomarse con precaución. Por ejemplo, el periodo de incubación de los huevos de *Oligosoma suteri*, varía de 52 a 138 días dependiendo si fueron incubados a 26 °C o 18 °C, respectivamente (Hare *et al.*, 2002). De igual modo, en la iguana verde la incubación tarda 88 a 95 días incubando a 29 °C y 31 °C (Phillips *et al.*, 1990).

Para la iguana negra ocurre lo mismo: los huevos incubados a 32 °C tardaron 69 días en eclosionar, los de 29 °C 94 días y los de 26 °C, 129 días en promedio. Existe una diferencia en el tiempo de desarrollo del embrión de casi un mes conforme aumenta la temperatura tres grados. Las iguanas incubadas a 26 °C tardaron casi un mes más en nacer con respecto a las de 29 °C y casi dos con respecto a las de 32 °C. En la naturaleza, el alargamiento en el periodo de incubación puede hacer los huevos más vulnerables a depredadores y factores ambientales como inundaciones al inicio de la época de lluvias (Phillips *et al.*, 1990). De acuerdo a las condiciones ambientales prevalecientes en Morelos durante las fechas de eclosión de las crías incubadas en laboratorio, las crías incubadas a 32 °C tendrían más oportunidad de sobrevivir que las incubadas a otras temperaturas. Las iguanas de 32 °C nacieron en los primeros días de junio, cuando las lluvias comenzaron y la temperatura de los nidos simulados decreció (Figura 12). Las iguanas incubadas a 29 °C nacieron en julio, un mes después, estando ya muy entradas las lluvias y corriendo el riesgo de haber perecido por la inundación de sus nidos. Además, el decremento en las temperaturas de los nidos por las lluvias extendería aun más su

periodo de incubación. Las iguanas incubadas a 26 °C nacieron en agosto, casi dos meses después, y de encontrarse en los nidos de Morelos, no solo sufrirían la mortalidad reportada del 95.2% en este trabajo, sino que sufrirían las inundaciones, y seguramente muerte total porque el tiempo de incubación podría alargarse aun más.

Las crías de la iguana verde nacen casi sincronizadamente con el inicio en la época de lluvias (Rand, 1968) y las crías de la iguana de las Galápagos nacen un poco después que las lluvias han iniciado (Snell y Tracy, 1985). Igual sucede con la iguana negra siempre y cuando se mantenga una temperatura que fluctuó alrededor de los 32 °C durante su incubación.

La temperatura dentro de los nidos naturales no es constante. Existen ligeras fluctuaciones que regulan el desarrollo de los huevos (Licht y Moberly, 1965), y en un sentido estricto, las crías que realmente no podrían nacer en nidos naturales serían las que permanezcan largos periodos a 26 °C o menos, aun cuando la temperatura estuviera ocasionalmente por arriba de los 29 °C.

La permanencia de las crías por más tiempo en el nido ocasionaría un gasto en sus reservas de energía. El vitelo sería consumido en ese periodo, por lo que al nacer tendrían que encontrar alimento muy pronto reduciendo así su probabilidad de sobrevivencia (Alberts *et al.*, 1997). Las crías que nacen de los nidos más cálidos presentan la ventaja no sólo de evitar la mortalidad al inicio de la temporada de lluvias, sino que aprovechan los cambios que se dan en la vegetación (Snell y Tracy, 1985) y ciclo de vida de los insectos que permiten que haya una gran cantidad de alimento. Esto puede explicar por qué para diferentes especies, las nidadas que nacen al final de la temporada de eclosión tienen una tasa de crecimiento más baja y una mortalidad más alta que las que nacen al inicio (Sinervo y Doughty, 1996).

La fluctuación de la temperatura mensual entre los promedios máximos y mínimos en los nidos simulados es baja, mostrando una diferencia de 2 grados. Esto contrasta con la oscilación de la temperatura durante todo el periodo de incubación donde pueden existir variaciones hasta de 6 °C en promedio como resultado del aumento abrupto de la temperatura durante abril y mayo. Esta variación difiere de la presentada en otros trabajos, debido a que los nidos se monitorearon durante un periodo más grande que el promedio de desarrollo de los embriones (90 días). Se muestreó desde la oviposición de las primeras iguanas hasta la eclosión de las últimas crías, resultando un total de 5 meses. En nidos de *Amblyrhynchus cristatus* (Bartholomew, 1966), se reportó una variación de 28 a 30 °C con un registro de dos meses. Para los nidos de iguana verde la variación fue de 30 a 32 °C, monitoreado también durante dos meses. Sin embargo, en nidos de *Cyclura nubila* (Christian y Lawrence, 1991), la fluctuación en algunos días nublados atípicos fue de 29.5 a 34.2 °C, aunque generalmente estuvo entre 31 a 32 °C.

Las diferencias entre la fluctuación de la temperatura de los nidos de otras especies de iguaninos y la de la iguana negra no puede ser causada por diferencias en la profundidad de los nidos. Para las tres especies mencionadas, los nidos se encuentran entre 25 y 40 cm de profundidad, y los nidos simulados para la iguana negra se cavaron a 30 cm, dentro del rango promedio que el cavado naturalmente por las iguanas. Si se submuestreara el monitoreo realizado para nidos de iguana negra a solo los dos meses pico del periodo de incubación (del la última puesta a la primer eclosión), resultaría tan solo 3.5 grados de variación, que no refleja lo acontecido en condiciones naturales en un periodo de la primera puesta a la última eclosión. Para entender el efecto de la temperatura en el desarrollo y sobrevivencia de los huevos de la iguana en toda la población, es necesario ampliar los monitoreos de nidos más allá de los picos

máximos de temperatura, ya que las bajas temperaturas registradas al inicio de la temporada de lluvias pueden afectar grandemente a la descendencia de las madres que ovipositaron al final.

El efecto de la temperatura en la incubación tiene implicaciones importantes en la ecología de las iguanas. Para lograr un mayor éxito en la incubación, las madres tendrían que seleccionar un buen lugar de anidamiento en donde las fluctuaciones de temperatura estén en el rango óptimo de incubación o que el decremento en la temperatura no se prolongue por demasiado tiempo. Como se ha sugerido para otras especies, las zonas óptimas donde pueden hacer nidos no podrían encontrarse en lugares sombreados o elevaciones altas, restringiendo su distribución (Muth, 1980; Christian *et al.*, 1986). Aun cuando las hembras ovipositaran en lugares más fríos, los huevos no se incubarían adecuadamente. Así, existen algunos casos que podrían interpretarse como selección de sitio de anidamiento, como sucede en la isla Fernandina en Galápagos donde alrededor del 95% de las hembras de iguana *Conolophus suberistatus* buscan un lugar específico para la oviposición. El calor que produce el volcán de la isla parece ser el principal factor en el éxito del sitio de anidamiento para lo que las iguanas migran grandes distancias (incluso recorridos de hasta 15 km) para ovipositar (Werner, 1982).

### **Temperatura de incubación, malformaciones y sobrevivencia de crías**

La temperatura de incubación puede tener efectos posteriores al nacimiento como los patrones de coloración, comportamiento sexual y la tasa de crecimiento de los reptiles (Deeming y Ferguson, 1991). La incubación en temperaturas extremas generalmente ocasiona deformaciones en los organismos (Vinegar, 1974; Muth, 1980; Hare *et al.*, 2002). En los experimentos, las tres temperaturas de incubación causaron deformaciones en las iguanas, incluso en la considerada como óptima. El número de malformaciones fue reducido en

comparación con el total de nacimientos a temperaturas de 29 y 32 °C (Cuadro 8). Las crías incubadas a 29 °C, presentaron más malformaciones que las incubadas a 32 °C. Las malformaciones fueron en general sin importancia vital, excepto en dos casos graves para 32 °C. En una cría el vitelo se pegó a una de las extremidades posteriores, dificultando sus movimientos y de nacer en el campo la iguana no habría sido lo suficientemente rápida para escapar de un depredador. La otra iguana nació con la cintura constreñida por el vitelo y vivió sólo una semana. El tamaño de esta iguana fue menor que el de las demás crías porque el vitelo no pudo ser absorbido; estaba deshidratado y pegado al cascarón, problema que se ha observado en otros reptiles y que está muy relacionado con la incubación a altas temperaturas (Ji *et al.*, 2002) y posiblemente a la desecación prematura del huevo.

El ondulanamiento de la cola, malformación con mayor incidencia, podría pasar desapercibido debido a que es muy ligero. Esta malformación no se presentó en todas las iguanas como sucedió en los síncidos *Oligosoma* en donde hubo colas y extremidades torcidas, en un 100% de los nacimientos incubados a baja temperatura (Hare *et al.*, 2002). En la serpiente *Elaphe obsoleta*, el efecto de la temperatura de incubación se vio reflejada en la división anormal de las escamas ventrales en un 32.5% en las serpientes incubadas a bajas temperaturas y en 19.5% en las incubadas a altas.

Vinegar (1974), con base en malformaciones observadas en la incubación de *Python molurus*, las clasificó en dos grupos, patrones anormales de coloración y anomalías en las estructuras esqueléticas. En el caso de las iguanas, todas nacieron con su patrón de coloración y escamación normal y sus malformaciones entrarían en la segunda categoría, porque el ondulanamiento de las colas se debe al acomodamiento de las vértebras. Dos de siete iguanas de las incubadas a 26 °C presentaron ondulanamiento de la cola. En este caso, la temperatura no

influyó en el número de deformaciones ya que las iguanas murieron antes de presentarlas. En experimentos previos incubando iguana negra a 26 °C, pero aumentando la temperatura un grado centígrado al final del periodo de incubación para garantizar los nacimientos, se registró una menor mortalidad (datos no publicados). A diferencia del actual experimento, las crías nacidas presentaron patrones anormales de coloración y anomalías en las estructuras esqueléticas. También mostraron un comportamiento diferente al de una iguana sana, ya que sus movimientos eran lentos, dormían casi todo el tiempo y no reconocían la comida, muriendo en un lapso de un mes.

### **Gradiente altitudinal, temperatura de incubación y distribución de las iguanas**

Un gradiente altitudinal puede proporcionar mucha información con respecto a la biología de los organismos que ahí habitan, ya que se puede mostrar el efecto que les causa la temperatura, humedad, presión parcial de oxígeno, etc., en relativamente poca distancia. Conforme la altitud aumenta, la temperatura disminuye y la humedad aumenta (Sears y Angilleta, 2003; Tracy, 2004) habiendo efectos sinérgicos sobre los organismos.

La temperatura de los nidos durante el periodo de incubación fue mayor a los 1200 msnm y disminuyó linealmente en cada piso altitudinal hasta llegar a los 2000 msnm siguiendo el decremento de la temperatura ambiental. El periodo de incubación de los nidos es de marzo-abril a junio-julio. Durante gran parte de este periodo, la temperatura de los nidos se mantuvo dentro de las temperaturas óptimas de incubación de la iguana negra (fluctuando entre 28 y 33 °C) a altitudes de 1200 y 1400 msnm. Para estas dos altitudes, el rango de desarrollo embrionario presentaría un éxito de eclosión de entre 80 y 90%, sin considerar depredadores. Experimentalmente se obtuvo que el mayor éxito de eclosión es a 32°C, y es importante notar



que a una altitud de 1200 msnm la temperatura nunca se mantuvo constante por arriba de los 30 °C, a pesar de que fue la altitud en la que se presentaron las temperaturas más altas.

Las fluctuaciones de temperatura dentro del nido durante el periodo de incubación permitirían que los huevos se desarrollaran a 1200 y 1400 msnm. Las temperaturas más altas entre abril y mayo corresponden a la etapa en que los huevos ya se han depositado y los embriones se están desarrollando, y las temperaturas más bajas en la segunda quincena de junio y la primera de julio coinciden con los nacimientos. En 1600 msnm la temperatura máxima al interior de los nidos osciló entre los 27 y los casi 31 °C, lo que permitiría a las iguanas nacer, si su desarrollo embrionario se completara antes del inicio de lluvias. En este estudio no se evaluó el éxito de eclosión a 27 °C que podría estar en los límites de tolerancia. A 1600 msnm durante los meses de marzo, junio y julio la temperatura mínima dentro del nido se encontraría muy próxima a la letal. En 1800 msnm, solamente se alcanzaron los 28 °C durante un mes, siendo insuficiente para el desarrollo pleno del embrión; y a 2000 msnm las temperaturas máximas nunca llegaron ni siquiera al límite mínimo de tolerancia para el desarrollo embrionario.

Según Suazo y Alvarado (1994) la distribución de la iguana negra no pasa de los 1000 msnm. Sin embargo, con los resultados aquí presentados es claro que las iguanas pueden perfectamente reproducirse hasta los 1400 msnm, e incluso hasta los 1600 en condiciones particulares, como que exista una primavera caliente o que se retrasen las lluvias en verano.

Sería muy interesante conocer los patrones de temperatura en nidos desde el nivel del mar hasta los 1000 msnm, saber experimentalmente los límites máximos de temperatura y tiempo de exposición tolerables por los huevos y su efecto en la longitud del periodo de incubación, y si existen lugares en los que se alcance la temperatura óptima de 32 °C constante para que el

éxito de eclosión sea de 90% o más, así como si las temperaturas óptimas pueden ser excedidas en nidos naturales.

### **Efecto de la temperatura de incubación en el tamaño y éxito de las crías al nacer**

El registro del crecimiento permite comparar en qué medida las crías se ven afectadas por la temperatura de incubación y la de crecimiento durante los primeros meses de desarrollo y en qué proporción (Deeming y Ferguson, 1991).

Las iguanas incubadas a 29. °C fueron más grandes que las incubadas a 32 °C en la longitud hocico-cloaca al nacimiento. Esta respuesta a las diferentes temperaturas de incubación se ha reportado para varias especies de reptiles (Shine, 1999; Braña y Ji, 2000), incluyendo la iguana verde (Phillips *et al.*, 1990). La variación morfométrica puede expresarse no sólo en la longitud del cuerpo, también puede reflejarse en el tamaño de la cola, extremidades, cabeza y peso (Braña y Ji, 2000). La variación causada por diferencias en la temperatura de incubación no sigue un patrón general en las especies, manifestándose de forma distinta en cada una. Mientras que en algunas especies ciertas temperaturas alteran muchas partes del cuerpo como el tamaño de la cola, longitud, cabeza, etc. (Braña y Ji, 2000; Ji *et al.*, 2002), en otras puede ser una o dos partes del cuerpo (Andrews *et al.*, 2000). Las medidas pueden afectarse independientemente en una especie, y un incremento en el peso no implica un incremento en el tamaño (Phillips *et al.*, 1990; Van Damme *et al.*, 1992; Alberts *et al.*, 1997; Ji *et al.*, 2002).

Tener un mayor tamaño al nacer puede ser benéfico, ya que la cría podría salir de la cavidad del nido a la superficie con mayor facilidad o ser menos susceptible a ciertos depredadores. No obstante, también existen desventajas como es que tienen que permanecer

más tiempo en el nido para terminar de desarrollarse, haciéndose más susceptible a la depredación en la etapa de huevo (Phillips *et al.*, 1990; Van Damme *et al.*, 1992). Las ventajas de tener un mayor tamaño son relativas, porque existen puntos de vista opuestos con respecto a la depredación. Olsson y Shine (2002), al hacer un estudio con el síncido *Niveoscincus microlepidotus* encontraron que los organismos con las mayores tasas de crecimiento estaban más expuestos a la depredación debido a que su búsqueda de alimento también aumentaba. Sin embargo, se ha visto para *Cyclura stejnegeri* en la Isla Mona, Puerto Rico, que un incremento en el tamaño corporal ayuda a acortar el periodo durante el cual los juveniles están más expuestos a la depredación (Wiewandt, 1982). Dos especies de serpientes de la Isla Mona no pueden alimentarse de los adultos de la iguana una vez alcanzado cierto tamaño (Wiewandt, 1982). Lo mismo sucede con la iguana *Conolophus subcristatus* de Isla Fernandina, Galápagos, en donde la serpiente *Dromicus* y el halcón de Fernandina, se alimentan en mayor proporción de las crías, en menor grado de los juveniles, mientras que los adultos carecen de depredadores (Werner, 1982).

Para la iguana negra el número de depredadores también tendría que ser menor conforme aumenta su talla. Al igual que en *C. stejnegeri* y *C. subcristatus*, en un estudio sobre dispersión de crías de *C. pectinata* realizado en Nizanda, Oaxaca, se reportó que la mayor depredación es causada por las aves canoras (e.g., *Icterus pustulatus*) seguida por las serpientes bejuquillo (*Oxybelis*) y chatilla (*Porthidium*) (Salvatore-Olivares, 2001). El tamaño del pico o de la boca de estos depredadores no permitiría alimentarse de las iguanas más grandes (e.g. juveniles). De Villa-Meza *et al.* (2002) reportan que *Ctenosaura pectinata* en estado adulto son grandemente depredadas por mamíferos como los ocelotes (*Leopardos pardalis*), existiendo claramente un cambio de depredadores.

A las ventajas de la sobrevivencia, el nacer con mayor tamaño puede sumarse la de tener una variedad de alimentos más amplia. El tamaño de apertura de la boca pueden limitar a las crías más pequeñas para alimentarse de frutos u organismos más grandes, como ocurre con las crías más pequeñas de la iguana *C. stejnegeri* que no pueden comer los frutos de diferentes especies de árboles mayores que su boca (Wiewandt, 1982).

### **Efecto de la temperatura en el crecimiento y su implicación en la distribución**

Las tasas de crecimiento de las crías que crecieron en condiciones de clima templado con una gran variación en la temperatura fueron significativamente menores a las de las crías que crecieron en condiciones controladas en clima cálido. A pesar de que a las crías de iguana negra que crecieron en clima templado les fue proporcionado alimento *ad libitum*, las horas a las que estuvieron expuestas al frío pudieron funcionar como inhibidoras del crecimiento haciendo la tasa de digestión más lenta o incluso deteniéndola. Arcos García *et al.* (2005) menciona que la iguana negra se necesita calentar de 31 a 35 °C para una mayor digestión; y esta temperatura solo puede ser alcanzada durante las horas más calurosas del día.

No se presentaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento tanto en las crías incubadas a 29 °C como a 32 °C, ya sea en condiciones controladas o ambientales. Sin embargo, al ser mayor el tamaño inicial de las crías incubadas a 29°C, las iguanas se mantienen más grandes al menos durante los primeros meses de vida. Esta evidencia apoya la importancia de nacer con un mayor tamaño.

La baja tasa de crecimiento en condiciones ambientales templadas en C.U. en comparación con la observada en el clima cálido del bioterio, refleja el efecto negativo de las fluctuaciones de la temperatura del clima templado en el desempeño de la iguana negra. En

este estudio las tasas de crecimiento estimadas sólo tuvieron el propósito de comparar el efecto de la temperatura en el crecimiento durante el tiempo de registro, y una extrapolación al tamaño que tendrán los adultos sería errónea, por ser los primeros meses de vida y un periodo corto.

Las iguanas al nacer no presentan dimorfismo sexual y los caracteres que las diferencian morfológicamente no se presentan hasta casi los dos años de edad (Arcos *et al.*, 2005). Del mismo modo, la tasa de crecimiento no presentó diferencias por sexo. En el presente trabajo la tasa de crecimiento fue modelada usando regresión lineal simple y corresponde exclusivamente a la fracción inicial del modelo sigmoideal obtenido por Arcos *et al.* (2001) para la iguana negra. El modelo fue adecuado para evaluar la tasa de crecimiento de las iguanas crecidas en condiciones controladas, pero con las iguanas crecidas a temperatura ambiente en C.U., en ningún caso explicó más del 55% de la varianza de los datos. No se consideró pertinente eliminar parte del periodo de crecimiento para mejorar el modelo, como lo hizo Van Devender (1978), al obtener una curva de crecimiento para *Basiliscus basiliscus* que explicaba un porcentaje muy bajo de la varianza. Sin embargo, tanto las iguanas que crecieron en clima templado como las de clima cálido, tuvieron una tasa de crecimiento (0.04 mm/día y 0.01 mm/día, respectivamente) que se encuentra dentro del rango obtenido para la iguana verde del norte de Colombia, para la que se reportó una tasa de crecimiento de 0.01-0.07 mm/día (Harris, 1982).

La temperatura de incubación influye en el tamaño de la cría al nacimiento, y las diferencias en el tamaño se mantienen por un periodo de tiempo aun cuando haya tasas de crecimiento similares. Es importante hacer experimentos de mayor duración, pues las diferencias en el crecimiento pueden ser temporales como ocurrió en *Cyclura nubila* (Alberts

*et. al.*, 1997). En esta especie las crías incubadas a altas temperaturas crecieron más rápido que las incubadas a bajas temperaturas para el primer año de vida, pero las diferencias en las tasas de crecimiento desaparecieron al año y medio.

En crías de *C. nubila*, las tasas de crecimiento al incubarse a temperaturas altas y bajas fueron diferentes. Esto contrasta con la iguana negra donde las tasas de crecimiento en la LHC presentadas al nacimiento se mantuvieron constantes durante los meses que duró el experimento. Por otro lado, el peso y la longitud de la cola de las crías que al nacer no presentaron diferencias significativas, conforme pasó el tiempo se hicieron significativas, y al final de cinco meses fueron muy evidentes. No obstante, no es posible asegurar que las diferencias en el tamaño presentadas en las crías en sus primeros meses de vida se mantendrán hasta estado adulto, o hasta la edad reproductiva, sobre todo con antecedentes como el de *C. nubila*. Sin embargo, tener un mayor tamaño al nacimiento, así como presentar un crecimiento más rápido confiere ventajas en la sobrevivencia y alimentación durante los primeros meses, etapa en donde existe una gran mortalidad (Alberts *et. al.*, 1997).

La temperatura de crecimiento fue más importante que la de incubación en el aumento de tamaño de las crías. Las crías son considerablemente más grandes cuando crecen en temperatura cálida y su crecimiento es muy lento en clima templado. Aún así, se pudo observar que las crías incubadas a 29 °C fueron relativamente más grandes independientemente de la temperatura de crecimiento, lo que indica que la temperatura en la que fueron incubadas tiene un efecto importante en el crecimiento. Un experimento con crías del síncido *Lampropholis guichenoti* mostró que las crías de temperaturas cálidas crecen más que las de temperaturas frías y mantienen su diferencia además por la temperatura en la que fueron incubadas (Qualls y Shine, 2000).

El análisis con la prueba de Kaplan-Meier mostró que las iguanas que crecieron en condiciones de clima cálido tienen mayor oportunidad de sobrevivir que las que crecieron en clima templado. En el bioterio la temperatura nunca bajó de la óptima (27 a 32 °C) ni siquiera por las noches, mientras que en condiciones ambientales de clima templado en C.U. la temperatura bajaba considerablemente en las noches. Al comienzo del invierno se llegaron a registrar temperaturas mínimas bajo cero por periodos largos de tiempo. El descenso gradual de la temperatura en noviembre y diciembre fue la causa de la mayor parte de la mortalidad. En clima templado, se registró un menor número de muertes de las crías incubadas a 32 °C en comparación con las crías incubadas a 29 °C. Esto puede explicarse porque las primeras nacieron un mes antes que las segundas, alcanzando en noviembre la edad de seis meses que duró el experimento, mientras que las iguanas incubadas a 29 °C cumplieron los seis meses en diciembre. Esto pone de manifiesto una vez más que el nacer antes (con una incubación rápida a temperatura de 32 °C), tiene ventajas sobre nacer después, pero ahora en el contexto del cambio climático estacional. Sin embargo, en condiciones naturales de crecimiento de clima templado, ni las crías incubadas a 29 °C o a 32 °C podrían sobrevivir al invierno, limitando por tanto la distribución de la especie.

Las tres muertes que se presentaron en agosto podrían ser eventos aleatorios, causados por problemas intrínsecos a las crías o falta de adecuación al lugar de crecimiento, más que al factor temperatura, ya que sólo se presentó una muerte en bioterio y dos a temperatura ambiente en C.U.

De las 14 iguanas muertas durante el experimento de crecimiento, murieron 13 de las 40 crecidas en condiciones de clima templado (32.5% del total). Esta mortalidad parece ser baja al compararlo con la reportada para la especie en estado silvestre durante el primer año de vida,

que va del 95 al 97% (Suazo y Alvarado, 1994), ya que la depredación fue excluida del experimento. Una gran mortalidad en los primeros meses de vida parece ser muy común entre los iguánidos. En el caso de *Iguana iguana* para el norte de Colombia, un estudio mostró que alrededor del 75% de las iguanas nacidas muere en los primeros meses de vida y aproximadamente el 2.6% logra sobrevivir más de un año (Harris, 1982). Para otra iguana, *Cyclura rileyi*, que habita en las islas de las Bahamas se estima que más del 95% de las crías nacidas mueren antes de alcanzar una talla reproductiva (Hayes *et al.*, 2004). Es claro que la mortalidad aumenta en condiciones naturales en donde existe además depredación, escasez de alimento y agua, principalmente. Si el experimento de crecimiento en condiciones de clima templado (C.U.) se hubiera extendido a los meses de enero y febrero, los meses más fríos del año, probablemente todas las iguanas habrían muerto.

La temperatura de los nidos simulados en el gradiente altitudinal de Morelos permite suponer que, en esta latitud, la distribución de la iguana negra podría restringirse hasta alrededor de los 1600 msnm, debido a un bajo éxito de eclosión a altitudes superiores. Sin embargo, los adultos no tendrían una barrera real que les impida moverse a mayores altitudes (e.g. hasta 2000 msnm) y sobrevivir, debido a que pueden buscar refugios o cambiar de sitio para perchar cuando la temperatura ambiental disminuye. En Yautepec (a 1200 msnm), la temperatura mínima en el mes de diciembre es casi tan baja a como a 2000 msnm, y se sabe que en este mes hay adultos de iguana activos a 1200 msnm. Si las temperaturas son tan bajas en ambos sitios esto indica capacidad de supervivencia de la especie tanto a 1200 como 2000 msnm mediante algún mecanismo etológico o fisiológico que requiere ser estudiado. Debido a esto, los adultos de iguana negra podrían sobrevivir fácilmente a 2000 msnm, pero para las crías la supervivencia sería mucho más difícil.



Las iguanas nacen en época de lluvias y el tiempo disponible para asolearse es limitado por las condiciones ambientales. Adicionalmente, existe el problema de la relación superficie-volumen en donde por ser tan pequeñas pierden calor muy rápidamente. A pesar de que dentro del bioterio la temperatura óptima prevaleció todo el tiempo y el alimento y el agua fueron ilimitados, el crecimiento de las crías no fue lo suficientemente rápido durante los primeros meses de vida para alcanzar los 20 g. Así, ni con crecimiento en condiciones óptimas se supera la masa crítica de la relación superficie-volumen para no perder tanto calor (Zug *et al.*, 2001). Las crías que no crecen dentro del rango de temperatura óptima tendrían problemas aún más graves porque su peso es mucho menor al llegar a diciembre, siéndoles imposible sobrevivir al invierno. Las iguanas adultas, por el contrario no sufrirían de este problema, pudiendo distribuirse más ampliamente.

### **Modelo de distribución potencial**

La distribución de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) que Suazo y Alvarado (1994) propusieron y que ha sido la más aceptada, comprende desde el sureste de Sinaloa por toda la costa del Pacífico hasta el Istmo de Tehuantepec en el sureste de Oaxaca, y en las islas Isabel y Tres Marías. En realidad no existe una distribución bien delimitada de la especie al norte y al sur debido a confusiones en la identificación taxonómica con las dos especies de iguana que hacen contacto con ella: *C. macrolopha* en el norte de Sinaloa, y *C. similis* en el Istmo de Tehuantepec (Köhler y Streit, 1996).

En cuanto a su distribución altitudinal, Suazo y Alvarado (1994) mencionan que *C. pectinata* se encuentra desde el nivel del mar a menos de 1000 msnm. Sin embargo, al revisar los registros de la especie en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, el límite altitudinal

supera los 1000 msnm, ya que se le ha capturado a alturas mayores de 1200 msnm en Yautepec, Cuautla y Amatlán, Morelos. De acuerdo a los modelos de GARP, las iguanas potencialmente pueden habitar altitudes que superan los 2000 msnm, aunque no existen registros de colectas a estas altitudes. Sin embargo, la gente del poblado de Santo Domingo Ocotitlán, Morelos, ubicado a 2000 msnm menciona haber visto alguna vez iguanas adultas en esos sitios. Esto hace pensar que las iguanas adultas pueden colonizar nuevos sitios aun cuando no sean adecuados para reproducirse y formar nuevas poblaciones.

La distribución potencial basada en los registros de la especie con los 10 mejores modelos de GARP predijo que la iguana negra puede distribuirse desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm. Esta distribución es mucho más amplia de la que se sabe que realmente ocupa esta especie. Los modelos GARP predicen las distribuciones basados en las características de los sitios donde se encuentran registros de la especie a partir de condiciones ambientales, e intrínsecamente contienen información de factores históricos e interacciones biológicas (Anderson *et al.*, 2002). Sin embargo, esto no garantiza la presencia de la especie en toda el área de la distribución potencial, porque las diferentes variables ambientales como precipitación, temperatura, etc. no comprenden todas las dimensiones del nicho (Anderson *et al.*, 2002). La definición de nicho fundamental es mucho más amplia que la de nicho realizado, ya que en este último se consideran además las interacciones con otras especies o restricciones históricas (Hutchinson, 1957). GARP modela la distribución potencial con coberturas ambientales, pero no existen coberturas digitales que tomen en cuenta, por ejemplo, competencia, depredación, tasas de eclosión, o mortalidad de crías, por lo que el área predicha puede estar siendo sobreestimada (Anderson *et al.*, 2003). El número de kilómetros cuadrados en los que se predijo la presencia de la iguana negra fue disminuyendo conforme la altitud

aumenta. La distribución hasta 3500 msnm para la especie es cuestionable, ya que a esta altitud sólo se predice en 2 km<sup>2</sup> y solo el 5.9% del área total predicha está por encima de los 2000 msnm, siendo este valor muy bajo, dejando en evidencia el error de comisión de la predicción.

El área predicha por los 10 modelos GARP representaría la distribución potencial de las iguanas adultas, y al delimitar esta área con la temperatura máxima ambiental del mes más caliente (mayo), el área resultante representaría los sitios en que potencialmente pueden incubarse los huevos de la iguana negra. Con la delimitación de la distribución a partir de la temperatura del nido a 26 °C, el área en que podrían nacer crías ocuparía el 91% de la distribución potencial de los adultos, aun cuando parte de esa área también incluyera sitios en donde el éxito de eclosión sería muy bajo (sólo el 4.8%). En el 9% del área restante no pueden nacer iguanas. El 3.1% correspondería al área donde los adultos podrían vivir según indican los datos de distribución geográfica de la especie, y el 5.9 % restante sería la sobrepredicción del modelo GARP, ya que nunca se ha encontrado una *Ctenosaura pectinata* adulta de los 2000 a los 3500 msnm.

El área de distribución que ocupa la iguana negra con temperatura máxima de 29 a 32 °C en los nidos durante el mes más caliente, se redujo a 40.8% del área potencial de incubación. En esta área existiría un éxito de eclosión superior al 80%. Sin embargo, al eliminar las temperaturas de 27 y 28 °C (cuyo éxito de eclosión se desconoce con exactitud) quedaría un área demasiado reducida del total de la distribución. Esta área no representaría lo que realmente está ocurriendo en la naturaleza pues la mayor parte de la distribución se encontró entre los 27 y 30 °C, indicando que a estas temperaturas las iguanas se están reproduciendo exitosamente. La predicción de áreas muy reducidas con temperatura del nido de 32 °C, indica que dentro del área de distribución de *C. pectinata* existen muy pocas zonas donde se alcanza

esta temperatura, a pesar de que experimentalmente quedó demostrado que es la óptima al presentar las tasas de eclosión más altas.

Existen factores que tienen una mayor influencia en la distribución de cada especie, y estos factores son los que proporcionan más información acerca de su distribución. En el caso de la iguana negra, la temperatura en la cual se incuban los huevos mostró ser un factor muy importante. Los adultos no tienen límites distribucionales basados en la temperatura de incubación, ya que el lugar donde forrajean pueden ser zonas más frías. Pero, la temperatura de incubación de los huevos al estar restringida, impone un límite a la especie que muy difícilmente podrá ser rebasado.

Con los experimentos realizados y los registros de temperatura ambiental y de nidos en el gradiente altitudinal, es claro que las iguanas adultas pueden habitar en lugares adyacentes a los ambientes que comúnmente ocupan; sin embargo, las condiciones ecológicas inadecuadas para la especie no permiten que las poblaciones se establezcan exitosamente en regiones donde la temperatura de incubación en el suelo esté en o por debajo de los 26 °C.

En algunos lugares donde las hembras no encuentran sitios de anidamiento adecuados durante la temporada de oviposición, tienen que migrar grandes distancias para buscarlos. La distribución potencial modelada para los adultos es mayor que la obtenida para sitios de anidamiento debido a que el nacimiento de las crías presenta más requerimientos; y en algunos casos la migración de las hembras pretende subsanarlos como lo hace *C. subcristatus* en la Isla Fernandina, Galápagos (Werner, 1982).

## CONCLUSIONES

Aunque existen diversos factores que pueden estar afectando la distribución de la iguana negra, la temperatura es muy importante en su distribución, como se pudo comprobar con el porcentaje del éxito de eclosión al incubar en tres diferentes temperaturas. La temperatura de incubación parece ser un punto clave para la especie ya que, el rango óptimo es muy estrecho que va de 29 a 32 °C, y por literatura se sabe que también a 28 °C. El éxito de eclosión para la temperatura de incubación de 26 °C fue de 4.8%, para la de 29 °C fue de 81.7% y para la de 32 °C de 90.8%.

Se determinó que el límite letal inferior en la incubación es 26 °C, en donde pocas iguanas pueden nacer. Pero debido a que la temperatura fue constante no se pudo saber si las crías pueden nacer cuando son expuestas por periodos cortos a esa temperatura. El límite letal superior de incubación es más alto que 32 °C, ya que en esta temperatura nació el mayor número de crías. Es necesario hacer más experimentos para saber que pasa al incubar de 33 a 35 °C con la iguana negra y discernir los límites letales superiores.

Al igual que en otros reptiles, el periodo de incubación se acorta conforme aumenta la temperatura. En este caso, la diferencia de tres grados por cada tratamiento, aumentó en casi un mes el periodo de incubación. Las iguanas incubadas a 32 °C nacieron un mes antes que las incubadas a 29 °C y tardaron casi dos meses menos que las de 26 °C.

La temperatura afectó la morfología de las crías nacidas de las tres temperaturas, pero en general las malformaciones no fueron graves, excepto en 32 °C, en donde dos iguanas presentaron problemas de deshidratación del vitelo. En las iguanas incubadas a 26 °C las malformaciones representaron un mayor porcentaje ya que nacieron muy pocas.

La LHC de las crías incubadas a 32 °C fue significativamente menor que la de las crías a 29 °C, mientras que el peso y la longitud de la cola no presentaron diferencias significativas. No se presentaron diferencias significativas en ninguna medida debido al sexo. La temperatura de incubación a 32 °C fue en la que más crías nacieron pero su LHC fue menor que la de las crías incubadas a 29 °C, en donde hubo un menor número de nacimientos.

El crecimiento de las crías en los sitios con condiciones de clima templado y clima cálido (bioterio) fue significativamente diferente. Al final del experimento las crías que crecieron en temperatura de clima templado fueron más pequeñas que las de condiciones cálidas. La temperatura de incubación también influyó en estas diferencias, ya que las ventajas de tamaño al nacimiento prevalecieron durante los cinco meses que duró el experimento. Así, las crías incubadas a 29 °C fueron más grandes que las de 32 °C en ambos lugares de crecimiento.

El frío fue un factor muy importante en la mortalidad, ya que durante el crecimiento se registraron 14 muertes, de las cuales 13 se presentaron en condiciones de clima templado y una en clima cálido. La temperatura de incubación repercutió en la sobrevivencia, ya que las iguanas incubadas a 29 °C presentaron mayor mortalidad en clima templado y la única muerte que se presentó en clima cálido fue de las crías incubadas a 29 °C.

En condiciones naturales de crecimiento en clima templado, ni las crías incubadas a 29 o a 32 °C podrían sobrevivir al invierno, debido a que la baja temperatura no sólo se presenta en diciembre sino que el periodo se alarga hasta enero y febrero. Aunado a esto existen otros factores como la presencia de depredadores y la falta de alimento.

El registro de la temperatura ambiental y de nidos simulados en el gradiente altitudinal de Morelos (1200 a 2000 msnm), de acuerdo con lo esperado, mostró que la temperatura

ambiental disminuye conforme aumenta la altitud. También existe un descenso de la temperatura con el inicio de la temporada de lluvias, esto es importante porque la temperatura de los nidos estuvo correlacionada con la temperatura ambiental. De esta manera, la temperatura óptima para la incubación de las crías en los nidos simulados se presentaría hasta los 1400 msnm en donde la temperatura fue mayor a 27 °C. En 1600 msnm la temperatura dentro del nido permitiría a las iguanas nacer si su desarrollo embrionario terminara antes del inicio de lluvias. Sin embargo, las crías no nacerían si los huevos fuesen puestos a altitudes mayores a 1600 msnm, ya que el frío mataría a los embriones o alargaría demasiado el periodo de incubación hasta el inicio de la temporada de lluvias impidiéndoles finalmente nacer.

El modelado con GARP predijo que la iguana negra puede distribuirse potencialmente desde nivel del mar hasta los 3500 msnm. El área en que potencialmente podrían incubarse los huevos de la iguana coincidió en un 91% con el área predicha de la distribución potencial de los adultos. La mayor parte de la distribución se encontró entre los 27 y 30 °C, temperaturas en que las iguanas se están reproduciendo exitosamente. El área cubierta por cada grado centígrado por separado no cubrió parte importante de la distribución incluso para 29 °C. La suma de las áreas de las temperaturas, excluyendo 26 °C donde casi no hay nacimientos, representó el 87.1 % del área total predicha potencialmente donde podrían nacer iguanas. Cuando la temperatura dentro del nido está a 32 °C, a pesar de ser la temperatura con el mayor éxito de eclosión, el área quedaría restringida a unos cuantos kilómetros cuadrados.

GARP predijo eficazmente la distribución de los adultos y las áreas de incubación de las crías, habiendo solo un error de 5.9% de sobrepredicción.

## LITERATURA CITADA

- Alberts, A. C., A. M. Perry, J. M. Lemm y J. A. Phillips. 1997. Effects of incubation temperature and water potential on growth and thermoregulatory behavior of hatchling cuban rock iguanas (*Cyclura nubila*). *Copeia*. 1997: 761-776.
- Anderson, R. P., M. Gómez-Laverde y A. T. Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South América: insights from predictive models. *Global Ecology & Biogeography*. 11: 131-141.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*. 162: 211-232
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. En: *Biology of the Reptilia*. Vol 13. C. Gans y F.H. Pough (eds.). Academic Press, London.
- Andrews, R. M., T. Mathies y D. A. Warner. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs*. 14: 420-431.
- Andrews, R. M., C. P. Qualls y B. R. Rose. 1997. Effects of low temperature on embryonic development of *Sceloporus* lizards. *Copeia*. 1997: 827-833.
- Arcos, G. J. L., P. M. A. Cobos, V. H. Reynoso, M. G. D. Mendoza y S. F. Clemente. 2001. Crecimiento de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) criadas bajo condiciones de cautiverio. *Memorias del IV Taller Nacional sobre Manejo de Iguanas en Cautiverio*, Puerto Ángel, Oaxaca.
- Arcos-García, J. L., V. H., Reynoso, G. D., Mendoza M. y Hernández, S. D. 2005. Sex identification and growth measurement in the black iguana (*Ctenosaura pectinata*) in juvenile and newborn stages. *Veterinaria México*. 36: 53-62.
- Arcos-García, J. L., V. H., Reynoso, G. D., Mendoza M., F., Clemente-Sánchez, L. A., Tarango Arámbula, y G. M. M., Crosby. 2005. Efecto del tipo de dieta y temperatura sobre el crecimiento y eficiencia alimenticia de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) *Revista Científica de la Facultad de Ciencias, Veterinarias, Venezuela*. 15: 338-344.
- Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: *Biology of the Reptilia*. Vol 13. C. Gans y F.H. Pough (eds.). Academic Press, London.
- Ballesteros-Barrera, C., Hernández-Gallegos O., González-Salazar, C. y Martínez-Meyer, E. 2004. Modelado del nicho ecológico para especies con distribución restringida: implicaciones para su conservación. *Memorias de la VIII Reunión Nacional de Herpetología*, Villahermosa, Tabasco.



- Bartholomew, G. A. 1966. A field study of temperature relations in the Galápagos marine iguana. *Copeia*. 1966: 241-250.
- Bishop, D. C. y A. C. Echternacht. 2003. Winter growth and sex ratio of a northern population of *Anolis carolinensis* (Sauria: Polychrotidae). *Copeia*. 2003: 906-909.
- Braña, F. and X., Ji. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance and early growth of hatching wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*. 286: 422 -433.
- Brown, J. W., G. C. Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 27: 597-623.
- Burger, J. 1991. Effects of incubation temperature on behavior of hatchling pine snakes: implications for reptilian distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 28: 297-303.
- Burger, J. y R. T. Zappalorti. 1988. Effects of incubation temperature on sex ratios in pine snakes: differential vulnerability of males and females. *American Naturalist*. 132: 492-505.
- Bustard, H. R. 1969. The micro-environment of natural lizard nest. *Copeia*. 1969: 536-539.
- Casiano, G. C. 2001. Obtención de crías de iguanas (manejo y cuidados en el proceso de desove, incubación y eclosión). *Memorias del IV Taller Nacional sobre Manejo de Iguanas en Cautiverio, Puerto. Ángel, Oaxaca*.
- Christian, K. A., C. R. Tracy y W. P. Porter. 1986. The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulatus* eggs. *Copeia*. 1986: 1012-1014.
- Christian, K. A. y W. T. Lawrence. 1991. Microclimatic conditions in nests of the cuban iguana (*Cyclura nubila*). *Biotropica*. 23: 287-293.
- Cooper, D. S. 2002. Geographic associations of breeding bird distribution in an urban open space. *Biological Conservation*. 104: 205-210.
- Coulson, R. A. 1984. How metabolic rate and anaerobic glycolysis determine the habits of reptiles. En: *The structure, development and evolution of reptiles*. M. W. J. Ferguson (Ed.), Academic Press.
- Daniel, W. W. 2001. *Bioestadística, base para el análisis de las ciencias de la salud*. Ed. Limusa, México, D. F.
- Dawson, B. y R. G. Trapp. 2002. *Bioestadística médica. El Manual Moderno*, Santa Fé de Bogotá.

- Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson. 1991. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. En: Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. D. C Deeming y M. W. J. Ferguson (Eds.), N.Y.
- Elphick, M. J. y R. Shine. 1999. Sex differences in optimal incubation temperatures in a scincid lizard species. *Oecologia* 118: 431-437.
- Ewert, M. A. 1991. Cold torpor, diapause, delayed hatching and aestivation in reptiles and birds. En: Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. D. C Deeming y M. W. J. Ferguson (Eds.), N.Y.
- Flores-Villela, O. 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. En: Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Ramamoorthy. T. P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa. (Comps). Instituto de Biología. UNAM.
- Giller, P. S. 1984. Niche theory. En: Community structure and the niche. Chapman and Hall, Londres.
- Gregory, P. T. 1982. Reptilian hibernation. En: Biology of the Reptilia. Vol 13. C. Gans y F.H. Pough (Eds.). Academic Press, London.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135: 147-186.
- Gutiérrez-Sánchez, J. L. y F., Sánchez-Garduño. 1998. Matemáticas para las Ciencias Naturales. Aportaciones Matemáticas. Sociedad Matemática Mexicana.
- Hare, K. M., C. H. Daugherty y A. Cree. 2002. Incubation regime affects juvenile morphology and hatching success, but no sex, of the oviparous lizard *Oligosoma suteri* (Lacertilia: Scincidae). *New Zealand Journal of Zoology*. 29: 221-229.
- Harris, D. M. 1982. The phenology, growth, and survival of the green iguana, *Iguana iguana*, in northern Colombia. En: Iguanas of the world, their behavior, ecology and conservation. G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.), USA.
- Hayes, W. K. R. L. Carter, S. Cyril, Jr. y B. Thornton. 2004. Conservation of an endangered bahamian rock iguana, I. En: Iguanas, Biology and Conservation. Alberts, A. C., Carter, R L., Hayes, W. K., Martins, E. P. (Eds.). University of California Press.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero y C. A. López-González. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography*. 31: 2025-2038.

- Hijmans, R. J., S. Cameron y J. Parra. 2004. WorldClim, Version 1.3. (18 Octubre 2004; <http://biogeo.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>).
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 22: 415-427.
- Hydro1k. 2003. <http://lpdaac.usgs.gov/topo30/hydro/>.
- INEGI. 2001. Anuario estadístico del estado de Morelos. Aguas Calientes, Ags.
- Ji, X., Q. B. Qiu y C. H. Diong. 2002. Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). Journal of Experimental Zoology. 292: 649-659.
- Köhler, G. y B. Streit. 1996. Notes on the systematic status of the taxa *acanthura*, *pectinata*, and *similis* of the genus *Ctenosaura*. Senckenbergiana biologica. 75: 33-43.
- Köhler, G. 1999. La iguana verde. Herpeton, Offenbach, Germany.
- Lenton, S. M., J. E. Fa y J. Pérez. del Val. 2000. A simple non-parametric GIS model for predicting species distribution: endemic birds in Bioko island, West Africa. Biodiversity and Conservation. 9: 869-885.
- Licht, P. y W. R. Moberly. 1965. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. Copeia. 1965: 515-517.
- Myers, A. A. y P. S. Giller. 1988. Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.). Chapman and Hall, Londres.
- Muth, A. 1980. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. Ecology. 61: 1335-1343.
- Olsson, M. y R. Shine. 2002. Growth to death in lizards. Evolution. 56: 1867-1870.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. Condor. 103: 599-605.
- Peterson, A. T., S. L. Egbert, V. Sánchez-Cordero y K. P. Price. 2000. Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, México. Biological Conservation. 93: 85-94.
- Peterson, A. T., L. G. Ball y K. P. Cohoon. 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modeling methods. Ibis. 144: E27-E32.

- Phillips, J. A., A. Garel, G. C. Packard y M. J. Packard. 1990. Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*). *Herpetologica*. 46: 238-245.
- Ponce-Reyes, R. del C. 2004. Distribución potencial de lagartijas del género *Abronia* (Squamata: Anguidae) en México y su conservación en áreas protegidas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Porter, W. P., J. L., Sabo, C. R., Tracy, O. J. Reichman y N. Ramankutty. 2002. Physiology on landscape scale: plant-animal interactions. *Integrative and Comparative Biology*. 42: 431-453.
- Qualls, F. J. y R. Shine. 2000. Post-hatching environment contributes greatly to phenotypic variation between two populations of the australian garden skink, *Lampropeltis guichenoti*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71: 315-341.
- Rand, A. S. 1968. A nesting aggregation of iguanas. *Copeia*. 1968: 552-561.
- Rand, A. S. 1972. The temperatures of iguana nest and their relation to incubation optima and to nesting sites and season. *Herpetologica*. 28: 252-253.
- Rand, A. S. y H. W. Greene. 1982. Latitud and climate in the phenology of reproduction in the green iguana, *Iguana iguana*. En: *Iguanas of the world, their behaviour, ecology and conservation*. G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.), USA.
- Rosen, B. R. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. En: *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall (Eds.), Londres.
- 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, UNAM, 102 págs.
- Sánchez-Cordero, V. y E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97: 7074-7077.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson y P. Escalante-Pliego. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. En: *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Hernández, H. M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (Eds.), Ediciones Científicas Universitarias.
- Sartorius, S. S., J. P. S., do Amaral y R. D. Durtsche. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology*. 80: 1966-1976.

- Sears, M. W. y M. J. Angilleta, Jr. 2003. Life-history variation in the sagebrush lizard: phenotypic plasticity or local adaptation? *Ecology*. 84: 1624-1634.
- Segurado, P. y Araújo, M. B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*. 31: 1555-1568.
- Shine, R. 1983. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*. 57: 397-405.
- Shine, R. 1999. Egg-laying reptiles in cold climates: determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. *Journal of Evolutionary Biology*. 12: 918-926.
- Shine, R., M. J. Elphick y P.S. Harlow. 1997. The influence of natural incubation environments on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Ecology*. 78: 2559-2568.
- Sinervo, B. y P. Doughty. 1996. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal, and quantitative genetic aspects. *Evolution*. 50: 1314-1327.
- Snell, H. L. y C. R. Tracy. 1985. Behavioral and morphological adaptations by Galapagos land iguanas (*Conolophus subcristatus*) to water and energy requirements of eggs and neonates. *American Zoologist*. 25: 1009-1018.
- Suazo, O. I. y J. D. Alvarado. 1994. Iguana negra, notas sobre su historia natural. Escuela de Biología. UMNSNH. México.
- Tracy, C. R. 2004. Environmental influences on body size of two species of herbivorous desert lizards. En: *Iguanas biology and conservation*. Alberts A. C., R. L. Carter, W. K. Hayes y E. P. Martins (Eds.). University of California Press.
- Van Damme, R., D., Bauwens, F., Braña, R. F., Verheyen, 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*. 48: 220-228.
- Van Devender, W. R. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus basiliscus*. *Ecology*. 59: 1031-1038.
- Villa-Meza, A., de, Martínez-Meyer, E. y López-González, C. A. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, México. *The American Midland Naturalist*. 148: 146-154.
- Villegas, Z. F. 2001. Evaluación de la incubación artificial de huevos de iguana verde (*Iguana iguana*). Memorias del IV Taller Nacional sobre Manejo de Iguanas en Cautiverio, Puerto Ángel, Oaxaca.

- Vinegar, A. 1974. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos. *Herpetologica*. 30: 72-74.
- Werner, D. I. 1982. Social organization and ecology of land iguanas, *Conolophus subcristatus*, on isla Fernandina, Galápagos. En: Iguanas of the world, their behavior, ecology and conservation. G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.), USA.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. En: Iguanas of the world, their behavior, ecology and conservation. G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.), USA.
- Zar, J. H. 1996. Bioestatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.
- Zug, G. R., L. J. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. Herpetology an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press, USA.

## APÉNDICE I

### **Colecciones Zoológicas consultadas para obtener datos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*)**

**México.** Anfibios y Reptiles del Estado de Tamaulipas, (UANL); Colección Herpetológica del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, UNAM (CNAR); Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB).

**Estados Unidos.** Amphibians and Reptiles, Field Museum of Natural History (FMNH); Arizona State University (ASU); Cornell University Museum of Vertebrates (CU); Department of Biological Science, University of Texas at El Paso (UTEP); Department of Biology, University of Texas at Arlington (UTA); Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Arizona (UAZ); Department of Herpetology, California Academy of Sciences (CAS); Department of Herpetology, Natural History Museum of Los Angeles County (LACM); Department of Herpetology, San Diego Natural History Museum (SDSNH); Division of Reptiles and Amphibians, Museum of Zoology University of Michigan (UMMZ); Herpetology Division, Texas Memorial Museum (TNHC); Museum of Natural History, University of Kansas (KU); Museum of Natural Sciences Louisiana State University (LSUMZ); Museum of Vertebrate Zoology (MVZ); Section of Amphibians and Reptiles, Carnegie Museum of Natural History (CM); Vertebrate Zoology Division, Peabody Museum of Natural History Yale University (YPM).