



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**DEMOGRAFÍA COMPARADA E HISTORIA DE VIDA  
DE LA LAGARTIJA DE CABEZA PLANA  
*XENOSAURUS PLATYCEPS* (KING Y THOMPSON  
1968) EN TAMAULIPAS, MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A**

**RAMÓN ISAAC ROJAS GONZÁLEZ**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL**

**MÉXICO, D.F.**

**ENERO, 2008**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



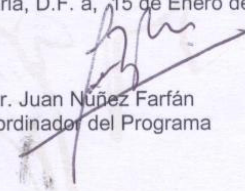
**Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **RAMON ISAAC ROJAS GONZALEZ** con número de cuenta **90019092** con la tesis titulada: **"DEMOGRAFIA COMPARADA E HISTORIA DE VIDA DE LA LAGARTIJA DE CABEZA PLANA *Xenosaurus platyceps* (KING & THOMPSON 1968) EN TAMAULIPAS, MEXICO."**, realizada bajo la dirección del **DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL:**

Presidente:	DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES
Vocal:	DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ
Vocal:	DR. HECTOR GADSDEN ESPARZA
Vocal:	DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN
Secretario:	DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL
Suplente:	DR. ADRIAN NIETO MONTES DE OCA
Suplente	DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F. a, 15 de Enero de 2008.

  
Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

## Agradecimientos

Este trabajo se realizó con el apoyo del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Agradeciendo en especial los apoyos de la DGEP-UNAM y de los proyectos PAPIIT-IN200102 (DGAPA-UNAM) y CONACYT-40797-Q.

Agradezco al Dr. Julio Alberto Lemos Espinal la dirección de esta tesis.

Mi reconocimiento al Dr. Eduardo Morales Guillamin y al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, por sus enseñanzas y por las atinadas observaciones realizadas durante el desarrollo de este trabajo. Agradezco a ambos su interés en mi formación académica y la enorme cantidad de tiempo que amablemente me han brindado.

Debo agradecer a los miembros del Jurado, Dra. María Teresa Valverde Valdes, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dr. Héctor Gadsden Esparza y Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, que en muchas etapas de esta investigación me brindaron su tiempo y agudeza, y cuyas sugerencias permitieron mejorar notablemente esta tesis.

Un agradecimiento muy especial al Dr. José Jaime Zúñiga Vega, sin su apoyo este trabajo simplemente no existiría. The circle is now complete. When I left you, you was but the learner; now you are the master.

El Dr. Geoffrey R. Smith, Dr. Jerald B. Johnson y Dr. Gad Perry, amablemente revisaron uno o varios capítulos de esta obra, sus sugerencias mejoraron mucho este trabajo.

Agradezco al Dr. Hugh Drummond Durey y Dr. Rafael Lira Saade por las observaciones realizadas al inicio de este proyecto. De igual forma, agradezco al Dr. Jesús Jurado Molina y Dr. Miguel Angel Cisneros Mata, del INAPESCA, los apoyos para poder concluir este trabajo.

Agradezco profundamente a Ivan Vladimir Rubio Pérez, Angela Ortega León, Norma Manriquez Morán y Gastón Zamora Abrego, de quienes no solo me he visto beneficiado por sus ideas, sino también por su amistad.

Agradezco el apoyo de los colegas del laboratorio de Herpetología-Vivario, en particular a Enrique Godínez, Amaya González, Felipe Correa, Antonieta Madorell, Librado Cordero y Emmanuelle Gamboa. A los compañeros de la UBIPRO, en especial al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, de quien aprendí mucho sobre lagartijas e historias de vida. A los amigos del Instituto de Biología, del Instituto de Ecología, del Museo de Zoología, de la Sociedad Herpetológica Mexicana A.C. y del INAPESCA, en especial al personal del Centro Regional de Investigación Pesquera de Lerma.

Debo agradecer el esfuerzo de mi familia, que siempre me ha brindado su apoyo, no me imagino el mundo sin ese caos en el que nos incubamos.

A Melian, porque desde que llegó ha sido insistente en estar sobre mis piernas y atenta al monitor en cuanto comienzo a trabajar.

A Hilda debo agradecerle todo, en particular por encenderle cirios a mis sueños.

A Hilda

A ti, que me tienes en tus manos

¿Qué más quieres saber?

—Los nombres de todas las estrellas y de todos los seres vivientes, y la historia toda de la Tierra Media, y de la Bóveda del Cielo y de los Mares que Separan —rió Pippin—.

¡Por supuesto! ¿Qué menos?

*El Señor de los Anillos, J.R.R. Tolkien*

## INDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	3
Objetivos	10
Hipótesis	12
Especie de estudio	12
Sitios de estudio	13
Capítulo I Reproductive variation of the lizard <i>Xenosaurus platyceps</i> : comparing two populations of contrasting environments	25
Capítulo II Dinámica del crecimiento corporal de la lagartija <i>Xenosaurus platyceps</i> : comparación de una población tropical y una templada	39
Capítulo III Fuentes de variación en las tasas de crecimiento corporal de neonatos de <i>Xenosaurus platyceps</i> : una evaluación experimental	63
Capítulo IV Demography of <i>Xenosaurus platyceps</i> (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations	87
Capítulo V Lizard comparative demography: relative importance of the life-cycle components	101
Capítulo VI Discusión General	147



## RESUMEN

Se han registrado variaciones en las estrategias de historia de vida incluso entre poblaciones de la misma especie. Se ha propuesto que las tasas de mortalidad adulta pueden afectar la estrategia de historia de vida que presentará una población. En organismos ectotérmicos como las lagartijas, las poblaciones tropicales experimentan periodos favorables para la actividad más prolongados comparados con poblaciones templadas. En los sitios tropicales, un periodo anual más largo de actividad puede provocar una mayor mortalidad adulta. El presente estudio analiza dos poblaciones habitantes de zonas contrastantes de la lagartija *Xenosaurus platyceps*, comparando la reproducción, el crecimiento corporal y sus fuentes de variación, y la demografía de una población en un sitio tropical de baja altitud (410 msnm) en una selva mediana subcaducifolia y de una población en un sitio templado de alta altitud (1460 msnm) en un bosque de encino, ambas en Tamaulipas, México. También se realizó una comparación con las estrategias demográficas de 28 especies de lagartijas. En ambas poblaciones se encontró una relación significativa entre el tamaño de las hembras y el tamaño de la camada. Las hembras de la localidad templada produjeron camadas significativamente más grandes comparadas con las hembras de la población tropical. No se encontró correlación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la puesta, lo que sugiere que el tamaño de la puesta puede estar optimizado o restringido. Las hembras grandes presentan una mayor masa relativa de la puesta y este atributo presenta valores significativamente mayores en la localidad templada. Este patrón puede explicarse por el hecho de que las hembras en la población templada están produciendo más crías de tamaño similar que las que producen las hembras tropicales. No se registró variación interanual significativa en ninguno de los atributos reproductivos estudiados. Se sugiere la realización de experimentos de trasplantes recíprocos o de jardín común para determinar si las causas de la variación observada son genéticas o ambientales. En ambas poblaciones las trayectorias de crecimiento corporal se corresponden con el modelo de Von Bertalanffy. En ninguna población se distinguieron diferencias en las tasas de crecimiento corporal entre machos y hembras. Las tasas de crecimiento corporal son significativamente más altas en la población tropical, en la que las lagartijas alcanzan la talla a la madurez a los tres años, un año antes que lo proyectado para la población templada. Un experimento de jardín común demostró que la temperatura es un factor que acelera las tasas de crecimiento corporal. Este experimento sugiere que ambas poblaciones responden a la variación ambiental de forma similar. Las tasas de crecimiento poblacional en ambos tipos de ambiente sugieren que ambas poblaciones están en equilibrio numérico. La población templada presenta menor mortalidad adulta. La importancia relativa de la permanencia y de las clases de talla adultas/reproductoras (estimada como su contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional) fueron mayores en la población templada. La importancia relativa de la fecundidad y el crecimiento fueron mayores en la población tropical. Estos resultados son consistentes con las predicciones teóricas sobre historias de vida entre poblaciones de lagartijas tropicales y templadas. Se comparó la estrategia de historia de vida de 28 especies de lagartijas por medio de análisis de la importancia relativa de los componentes del ciclo de vida: fecundidad, supervivencia adulta y supervivencia juvenil y se agruparon en una gráfica triangular. Se reconocieron 4 estrategias demográficas: 1) madurez temprana y longevidad mayor que un año, 2) especies anuales, 3) madurez tardía y tallas medianas y 4) longevas con madurez tardía y tallas grandes. La filogenia explica poco sobre el patrón de las elasticidades de las especies estudiadas. Las elasticidades están correlacionadas con la mortalidad adulta y juvenil, la edad a la primera reproducción, la talla promedio de los adultos y la tasa finita de crecimiento poblacional. En general, los resultados obtenidos en la presente tesis, son consistentes con la hipótesis del continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida.

## ABSTRACT

There appears to be variation in life-history strategies even between populations of the same species. It has been proposed that adult mortality rates can affect the life-history strategy that a population exhibits. In ectothermic organisms such as lizards, tropical populations experience longer periods for activity compared with temperate populations. In tropical sites, longer annual activity periods can promote higher adult mortality. In this study I analyze two populations of the lizard *Xenosaurus platyceps* that inhabit contrasting sites comparing reproduction, body growth and its sources of variation, and demographic behavior in one tropical low-altitude site (410 m of elevation) in an sub-perennial tropical forest and the other population in a temperate high-altitude site (1460 m of elevation) in an oak forest, both in Tamaulipas, México. Also, a comparison of the demographic strategies of 28 lizard species was conducted. In both populations a significant relationship between female size and litter size was found. Females from the temperate site produced significantly larger litters in comparison with those from the tropical site. No relationship between female size and offspring size was detected, which suggested that the latter trait could be either constrained or optimized. Larger females exhibited greater relative litter mass and this trait showed significantly higher values in the temperate locality. This pattern is explained by the fact that females at the temperate population produce more young of similar size than those produced by their tropical counterparts. We did not find significant interannual variation in any of the reproductive traits studied. We suggest reciprocal transplant or common garden experiments to determine the genetic and proximal causes of the observed intra-specific variation. Body growth trajectories in both populations agreed with the model of Von Bertalanffy. No significant differences in the body growth rates were found between males and females in any of the two populations. Body growth rates were faster in the tropical population, in which the projected age at maturity was three years, one year less than the projected age at maturity in the temperate population. A common garden experiment showed that in both populations temperature is a factor that speeds up the body growth rates. This experiment suggests that responses of body growth to environmental variation are similar in both sites. Population growth rates in both types of environments indicated populations in numerical equilibrium. Of the two populations, we found that the temperate population experiences lower adult mortality. The relative importance (estimated as the relative contribution to population growth rate) of permanence and of the adult/reproductive size classes is higher in the temperate population. In contrast, the relative importance for average fitness of fecundity and growth is higher in the tropical population. These results are consistent with theoretical frameworks about life-historical differences between tropical and temperate lizard populations. We used elasticity analysis of population projection matrices to estimate the relative contribution of juvenile survival, adult survival, and fecundity for the population growth rate of 28 lizard species. Based on elasticity patterns we identified four main demographic strategies: 1) early-maturing species which survive more than one year, 2) annual species, 3) medium-sized species that mature after one year of age, and 4) late-maturing, long-lived and large-sized species. The relative importance of the life-cycle components showed a weak phylogenetic signal in the studied lizard species. Elasticity patterns of these lizards were correlated with juvenile and adult mortality, age at first reproduction, mean adult size, and population growth rate. In general, the results obtained in this thesis agreed with the “fast-slow” continuum hypothesis of life-history evolution.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La historia de vida de un organismo consiste en la asignación, en términos de tiempo y energía que a lo largo de su vida realiza al crecimiento, la diferenciación, el almacenamiento y particularmente a la reproducción; esta historia de vida tiene consecuencias tanto demográficas como sobre la adecuación (Patridge y Harvey 1988, Begon et al. 1996, Stearns 1992). Cada organismo emplea diferentes porcentajes de su vida en estas actividades, lo que hace que cada historia de vida pueda ser considerada como única. El objetivo de los estudios sobre historias de vida es el de entender cómo la selección natural ha moldeado y moldea las características del ciclo de vida de los organismos; es decir, estudia qué factores influyen directamente en la sobrevivencia y en la reproducción y, por lo tanto, en la adecuación. El estudio de las historias de vida analiza qué ocasiona las diferencias en la adecuación entre las diferentes variantes de historia de vida y deja a la genética de poblaciones el estudio de las consecuencias que estas diferencias en la adecuación tienen sobre las frecuencias génicas (Stearns 1992). Un supuesto general en la teoría de historias de vida es que las correlaciones fenotípicas reflejan las correlaciones genéticas (Roff 1992).

Las historias de vida de los organismos presentan una gran variación, tanto entre especies como entre poblaciones de la misma especie. El estudio de esta variación ha generado una vasta literatura teórica sobre la evolución de historias de vida, iniciando con Cole (1954) y revisada por Stearns (1992, 2000) y Roff (1992, 2002). Gran parte de la investigación en este tema se ha enfocado a buscar si existe asociación entre diferentes atributos de historia de vida que den lugar a patrones de historia de vida específicos. Estos patrones han recibido el nombre de “estrategias” de historias de vida,

las cuales pueden ser vistas como grupos de “... atributos coadaptados diseñados por la selección natural, para resolver problemas ecológicos particulares” (Stearns, 1976).

Las teorías sobre la evolución de las estrategias de historias de vida se han desarrollado a partir de un creciente cuerpo de conocimientos sobre características de historias de vida de muchas especies diferentes y de numerosos intentos por explicarlos (Lack 1954, Williams 1966, MacArthur y Wilson 1967, Murphy 1968, Schaffer 1974, Charnov 1990, Silvertown y Franco 1993). La interpretación evolutiva de la variación en las características de historia de vida entre especies o poblaciones requiere del conocimiento del contexto de cómo se da esta variación, tanto con respecto a la historia de vida de las especies, como con respecto al ambiente dónde se expresa. Pocos estudios revelan tácticas de historias de vida o parámetros ambientales con el detalle requerido para elegir adecuadamente entre diferentes explicaciones alternativas (Stearns, 1977).

Stearns (1983) reconoce patrones de covariación entre atributos de historias de vida y describe un gradiente de historias de vida que se caracteriza por presentar en un extremo historias de vida a paso “rápido” y en el extremo contrario historias de vida a paso “lento”. Los organismos en el extremo rápido se caracterizan por presentar tasas de crecimiento corporal altas, madurez sexual temprana, fecundidad alta y ciclos de vida cortos; en el extremo lento los organismos se caracterizan por presentar ciclos de vida largos, con un desarrollo lento, una edad a la madurez sexual tardía, así como una fecundidad baja (Stearns 1983, Saeter 1988, Gaillard et al. 1989, Harvey et al. 1989, Promislow y Harvey 1990, Blackburn 1991). Se ha propuesto que estos patrones de covariación son producto de la asociación entre la tasa de mortalidad adulta y la edad a la madurez y la fecundidad. Charnov (1990, 1991, 1993) y Charnov y Berrigan (1990,

1991) proponen que las diferencias en las tasas de mortalidad a la edad adulta son los factores selectivos que generan este gradiente de estrategias; así mismo, estos autores, desarrollaron modelos de historia de vida, encontrando que el enlace evolutivamente estable entre la edad a la madurez, la tasa de mortalidad adulta y la fecundidad varía en una sola dirección, de manera tal que existe una correlación negativa entre la tasa de mortalidad adulta y la edad a la madurez y una correlación positiva entre la tasa de mortalidad adulta y la fecundidad. Estos modelos están basados en los siguientes supuestos: (i) existe un compromiso o disyuntiva (trade-off) entre el crecimiento y la reproducción, (ii) una vez que se ha alcanzado el estado adulto, la mortalidad es constante e independiente de la reproducción y (iii) el crecimiento es determinado y la fecundidad anual es constante. Es interesante anotar que las predicciones de este modelo son válidas incluso en organismos que no cumplen con todos estos supuestos, de tal manera que al parecer las predicciones son válidas para una amplia gama de organismos, desde reptiles, aves y mamíferos, hasta insectos y plantas (Shine y Charnov 1992, Franco y Silvertown 1996, Clobert et al. 1998 Saeter y Bakke 2000, Oli y Dobson 2003).

La existencia del continuo rápido-lento ha sido investigada en lagartijas y los resultados son diversos (Tinkle et al. 1970, Stearns 1984, Dunham et al. 1988, Shine y Charnov 1992, Bawens y Díaz-Uriarte 1997, Clobert et al. 1998, Zúñiga-Vega 2005). Shine y Charnov (1992), encuentran que los reptiles escamosos exhiben patrones intraespecíficos e interespecíficos de crecimiento, tasas de sobrevivencia y edades a la madurez de la forma predicha por el continuo rápido-lento, encontrando que las tasas de mortalidad adulta presentan una correlación negativa con la edad a la madurez y que el crecimiento corporal que presentan las especies de madurez temprana es más rápido que

el registrado para especies con madurez tardía. Posteriormente, Bawens y Díaz-Uriarte (1997) que emplean métodos estadísticos basados en la filogenia, no encuentran la covariación negativa predicha entre la esperanza de vida adulta y la edad a la madurez en algunas especies de la familia lacertidae, indicando que el continuo rápido-lento no explica completamente la historia de vida de estas lagartijas. Clobert y colaboradores (1998) estudiaron los patrones de covariación de la edad a la madurez con la fecundidad y la sobrevivencia adulta, medidos en la misma unidad de tiempo (i.e. años) y con una base de datos ampliada (noventa especies); estos autores encontraron que la mortalidad adulta puede explicar en cierta medida el patrón de variación de la fecundidad y de la edad a la madurez, evidencia que apoyan la existencia del continuo rápido-lento en lagartijas; anotando que estas relaciones también se encuentran altamente influenciadas por el tamaño que alcanzan los lacertilios. Finalmente, Zúñiga Vega (2005), explora la hipótesis del continuo rápido-lento en lagartijas desde un enfoque de análisis multivariado y por medio del análisis de los patrones de contribución de los procesos demográficos a la tasa finita de crecimiento poblacional; presentando evidencia que apoya la existencia de un gradiente de estrategias de historias de vida, encontrando que las 89 especies que considera en su análisis multivariado se distribuyen sobre un eje principal determinado por la intensidad de la mortalidad adulta. Con respecto al análisis demográfico, este autor propone que las 22 poblaciones de lagartijas incluidas en su análisis presentan un patrón de de contribución de los procesos demográficos a la tasa finita de crecimiento poblacional acorde con las predicciones de la hipótesis del continuo rápido-lento, encontrando un gradiente donde las especies con menor mortalidad adulta son las mas cercanas al vértice de la permanencia mientras que las lagartijas de mortalidad adulta más elevada se ubicaron cercanas al vértice de la fecundidad.

Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970) plantearon que las lagartijas que se encuentran en ambientes tropicales presentan periodos favorables para la reproducción más extendidos, comparados con las lagartijas que habitan ambientes templados. Con base en esto, Tinkle et al. (1970) predicen la existencia de diferencias fundamentales en las características de historias de vida que serán favorecidas en las lagartijas de los trópicos comparadas con las características de las lagartijas de zonas templadas. Estas predicciones plantean que entre las lagartijas que habitan ambientes tropicales se verán favorecidas características como un rápido crecimiento corporal, una madurez sexual temprana, tallas corporales adultas pequeñas, tamaños de la puesta grandes, huevos y crías con tallas relativamente pequeñas, un alto esfuerzo reproductor, una reproducción frecuente y una ausencia de correlación entre el tamaño corporal de la madre y la fecundidad; mientras que entre las especies de zonas templadas proponen que se verán favorecidas las características contrarias. En este mismo sentido, Adolph y Porter (1993, 1996) realizan predicciones similares a las de Tinkle et al. (1970) con respecto a la mortalidad que se espera en las lagartijas en diferentes ambientes, proponiendo que la corta esperanza de vida predicha para lagartijas habitantes de ambientes tropicales se puede explicar a causa de que en este ambiente las temperaturas son más altas y constantes, de tal forma que el periodo favorable para la actividad, para el crecimiento y para la reproducción es más largo, y esto trae como consecuencia un riesgo de mortalidad mayor (Grant 1990, Werner y Anholt 1993), comparado con lo que ocurre en ambientes templados, donde este periodo favorable es más restringido y por lo tanto se asocia a una mortalidad menor (Grant y Dunham 1990). Con esta evidencia en mente, se puede conjeturar que las lagartijas en ambientes con periodos favorables prolongados la mortalidad adulta será mayor, por lo cual se esperaría que en dicho ambiente serán favorecidas características de historia de vida a “paso rápido”, mientras que en

ambientes dónde la duración del periodo favorable sea corta se podría esperar una menor mortalidad adulta y los atributos de historia de vida favorecidos serán los característicos de una estrategia a “paso lento”. A la fecha, sólo el trabajo de Zúñiga-Vega (2005) ha relacionado estas predicciones con las realizadas por el continuo rápido-lento; este autor, no encuentra relación entre un índice altitud-latitud y el patrón de mortalidad de una muestra de 22 especies de lagartijas, proponiendo que no parece existir una relación entre la ubicación geográfica (i.e. altitud, latitud) de las poblaciones de lagartijas y el continuo “rápido-lento”.

Debido a que no se ha encontrado que exista una asociación constante entre los patrones de historias de vida entre especies o poblaciones de climas tropicales y templados, resulta complicado poner a prueba la generalidad de las predicciones realizadas para las historias de vida de lagartijas habitantes de diversos ambientes. Fitch (1985) encuentra diferencias solo en el tamaño de la puesta entre poblaciones tropicales y templadas en 10 de 14 comparaciones intraespecíficas. A esto se añade que existen ejemplos de diferencias en el tamaño promedio de la puesta entre poblaciones conespecíficas bajo condiciones climáticas aparentemente similares (Hoddenbach y Turner 1968, Ballinger 1977, Rand 1984). Igualmente, los congéneres simpátricos pueden diferir enormemente en los tamaños de la puesta y de los huevos (Weiwandt 1982), la frecuencia de puestas por año y el grado de correlación entre tamaño de la hembra y tamaño de la puesta (Vitt 1982a, 1982b, 1986). Estos ejemplos sugieren que existen otros factores diferentes a los regímenes climáticos que pueden afectar la evolución de las historias de vida de las lagartijas; entre estos factores se pueden incluir aspectos relacionados con la morfología en general, la especificidad del microhábitat, y



las conductas de forrajeo y de escape a los depredadores (Andrews y Rand 1974, Vitt y Congdon 1978, Vitt y Price 1982).

Por medio de comparar poblaciones de una misma especie, es posible distinguir los atributos que han sido moldeados por la selección natural en cada situación en particular (Stearns 1976, Benabib 1991); así mismo, estas comparaciones permiten distinguir si un genotipo puede responder de manera diferente ante diversas variaciones del ambiente (la plasticidad fenotípica: Via y Lande 1985, Stearns y Koella 1986, Niewiarowski 1994). Igualmente, las comparaciones intraespecíficas permiten reducir los efectos de la filogenia, los cuales pueden ocultar los atributos que se encuentran bajo selección (Stearns 1976), así como identificar las causas particulares que originan estas diferencias (Niewiarowski 1994). A pesar de que este enfoque ha sido empleado para comparar la historia de vida de lagartijas habitantes de ambientes templados (Ballinger 1973, Grant y Dunham 1990, Niewiarowski y Roosenburg 1993, Lemos Espinal et al. 1998) o para comparar la historia de vida de lagartijas en ambientes tropicales (Andrews 1979, Van Devender 1978, 1982, Benabib 1991, Zúñiga-Vega et al. 2007), nunca ha sido utilizado para comparar la historia de vida de la misma especie en un ambiente tropical y en un ambiente templado, lo cual representa una forma apropiada de poner a prueba las hipótesis generales (James y Shine 1988).

Dunham y colaboradores (1988) anotan el escaso conocimiento sobre la historia de vida de la mayor parte de los taxa de lagartijas. A la fecha se ha trabajado con diferentes grupos; sin embargo, siguen realizándose investigaciones preferentemente con lagartijas de ciclos de vida cortos, la gran mayoría del grupo Iguania, existiendo géneros sobre los que se ha realizado un trabajo muy intenso (i.e. *Sceloporus* McCoy et

al 2004, Rodríguez Romero 2004, Ortega-León In press). En general, es muy poco lo que se conoce acerca de la demografía y los atributos de historia de vida de la mayoría de los grupos de lagartijas (Dunham y Miles 1985, Vitt y Pianka 1994, Clobert, et al. 1998, Pianka y Vitt 2003). Entre los grupos de lagartijas menos estudiados destaca el *Autarchoglossa* que, a pesar de contener a casi la mitad de las especies de lagartijas, ha sido poco estudiado en cuanto a su demografía e historia de vida en general (Zúñiga-Vega 2005). Dentro de este grupo destaca la familia *Xenosauridae*. Esta familia de lagartijas puede resultar un buen modelo para la investigación de varios aspectos sobre ecología y evolución, pues se han registrado interesantes variaciones entre las especies que la componen. Lemos-Espinal et al. (1997a, 1997b) han registrado asociaciones entre crías y madres como posibles evidencias de cuidado parental, situación observada raramente en lagartijas; igualmente se ha observado variación en el dimorfismo sexual por talla, pues en algunas especies las hembras son mayores a los machos y en otras especies esto no ocurre (Smith et al. 1997, Lemos-Espinal 1997b), lo cual puede resultar en un modelo para el estudio de la evolución del dimorfismo sexual; también se ha observado variación interespecífica en el papel de la quimiorrecepción en la conducta alimentaria (Cooper et al. 1998, Rojas-González 1999), situación que puede arrojar luz sobre la evolución de esta importante conducta en los reptiles escamosos.

Con base en todo lo anterior, en esta tesis se plantean los siguientes objetivos:

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Comparar la demografía y otras características de historia de vida de una población tropical y una población templada de la lagartija *Xenosaurus platyceps* con el objetivo de poner a prueba la hipótesis del Continuo Rápido-Lento, en el que se afirma que diferentes tasas de mortalidad adulta se asocian a distintas características de historias de vida.

#### Objetivos Particulares

1. Comparar las características reproductivas de la población templada y la población tropical.
2. Comparar la tasa de crecimiento corporal que exhiben los organismos de la población templada y la población tropical.
3. Explorar a la temperatura, la cantidad de alimento y la localidad de origen como posibles fuentes de variación en las tasas de crecimiento corporal en neonatos de ambas poblaciones.
4. Comparar la demografía de la población tropical y la población templada utilizando modelos matriciales por categorías de tamaño.
5. Evaluar por medio de una comparación interespecífica la importancia relativa de los componentes del ciclo de vida en la demografía de lagartijas.

Cada uno de estos objetivos se aborda por separado en los siguientes capítulos

## HIPOTESIS

Los atributos de historias de vida de la población de la zona templada serán característicos de una estrategia de historia de vida a “paso lento” comparados con la población de la zona tropical.

## ESPECIE EN ESTUDIO

*Xenosaurus platyceps* (King y Thompson 1968) es una especie de lagartija aplanada dorsoventralmente, vivípara, de tamaño mediano, con una longitud hocico cloaca (lhc) de aproximadamente 115 mm; presenta una distribución restringida al estado de Tamaulipas, y es posible encontrarla en diferentes ambientes, desde bosques de encinos hasta bosques tropicales caducifolios (Martin 1958). Esta especie de lagartija pertenece a la familia Xenosauridae que está representada por un solo género y seis especies descritas (Ballinger et al. 2000, Nieto-Montes de Oca et al. 2001); esta familia es casi endémica de México de no ser por una población de *Xenosaurus grandis* que se encuentra en Guatemala (Ballinger et al. 2000). Es destacable anotar que la familia Xenosauridae pertenece al grupo de las lagartijas Anguimorfas, uno de los grupos de lagartijas menos estudiados en lo que respecta a su demografía y atributos de historia de vida (Auffenbrerg 1981, Pianka y Vitt 2003, Zúñiga-Vega et al. 2007), posiblemente a causa de que en general los miembros de este grupo son en su mayoría animales de ciclos de vida largos; de modo que la investigación que sobre este aspecto se desarrolla con los miembros del género *Xenosaurus* es un antecedente importante para comprender la historia de vida de las lagartijas.

Al igual que los demás miembros del género, *Xenosaurus platyceps* es una lagartija que habita en grietas pequeñas de rocas calizas. Es una especie diurna que presenta un estrategia de forrajeo acechador y es capaz de discriminar químicamente a sus presas (Cooper et al. 1998). Lemos-Espinal y colaboradores (1997) encontraron que esta especie presenta dimorfismo sexual que se expresa en la talla, con hembras de talla mayor que los machos; que es una especie solitaria aunque se pueden encontrar agrupaciones madre-crías en la temporada de nacimientos y ocasionalmente pares macho-hembra; es un animal termoconformista cuya temperatura corporal se encuentra fuertemente correlacionada con las temperaturas del aire y del sustrato donde se encuentra. *Xenosaurus platyceps* es una especie protegida por la Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-2001, dónde es considerada como una especie “endémica sujeta a protección especial”.

#### SITIOS DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en dos parcelas de 5 hectáreas, situadas en regiones con diferente clima y tipo de vegetación (ver cuadro 1 y figura 1) y separadas en línea recta por aproximadamente 60 km. La primera parcela se encontraba localizada en el Municipio de Ciudad Victoria en la zona sujeta a protección especial “Altas Cumbres”, cerca del kilómetro 157 de la carretera 101 de Jaumave a Ciudad Victoria, las coordenadas geográficas del sitio son 23°36'8.42" N y 99°13'3.12" O al norte del Trópico de Cáncer, a una altitud de 1460 msnm. El tipo de vegetación en esta parcela corresponde a un bosque de encino con matorral subinerme (*Quercus sp.*, *Agave sp.*, *Dasyllirion sp.*, *Acacia sp.*, *Arbotus sp.*) (Rzedowski 1978, INEGI 1997). El clima reportado es templado subhúmedo con lluvias en verano, de acuerdo con la clasificación

de García modificada de Köpen (García 1973). A esta parcela nos referiremos como El Madroño.

La otra parcela se localizaba cercana a la cabecera municipal de Gómez Farias dentro de la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, en la intersección de los caminos a Altas Cubres y Rancho del Cielo. Las coordenadas geográficas del sitio son 23°03′58.28” N y 99°10′6.10” O al sur del Trópico de Cáncer. Esta parcela se localizaba a una altitud de 420 msnm. El tipo de vegetación de esta parcela corresponde a selva mediana subcaducifolia (*Bursera simaruba*, *Brosium alicastrum*, *Cederla mexicana*, *Leucaena pulverulenta*, *Mirandaceltis monoica*, *Phoebe tampicencis*) (Rzedowski 1978, Valiente-Banuet et al. 1995, INEGI 1997,). El Clima reportado para esta área es considerado, de acuerdo con la clasificación de García modificada de Köpen (García 1973), Semicálido subhúmedo con lluvias en verano. A esta parcela nos referiremos como Gómez Farias.

#### Literatura citada

- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- Andrews R.M, & Rand A.S. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.

- Auffenberg, W. 1981. The behavioural ecology of the Komodo monitor. University Press of Florida. USA.
- Ballinger, R.E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poincetti*). *Ecology* 54:269-283.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E., G.R. Smith and J.A. Lemos-Espinal. 2000. *Xenosaurus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 712: 1-3.
- Bauwens, D. & Díaz-Uriarte R. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalis* 149:91-111.
- Begon, M. J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. *Ecology*. Blackwell Science, Cambridge.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in Los Tuxtlas, Veracruz, México. PhD Dissertation. University of Georgia. Athens, Georgia.
- Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5:64-74.
- Charnov, E.L. 1990. On evolution of age of maturity and the adult life span. *Journal of Evolutionary Biology*. 3: 139-144.
- Charnov, E.L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A*, 88: 1134-1137.
- Charnov, E.L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1990. Dimensionless number and life history evolution: age of maturity versus adult life span. *Evolutionary Ecology* 4: 273-275.

- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1991. Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B.* 332:41-48.
- Clobert, J., Garland T. & Baurbault R. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evol. Biol.* 11:239-264.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life-history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Cooper, W. E. Jr. Lemos-Espinal J.A. & G.R. Smith. 1998. Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* 54: 409-413.
- Dunham, A.E. & D.B. Miles.1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effect of size and Phylogeny reconsidered. *American Naturalist* 126:231-257.
- Dunham A. E., Miles D.B., & Reznick D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 16, pp.441-522. Alan R. Liss, New York.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. No. 76*, 76 pp.
- Franco M. & J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the Fast-Slow continuum hypothesis. *Phylosophical transaction of the Royal Society of London, series B.* 351: 1341-1384.
- Gaillard J.M. Pontier D., Allainé D., Lebreton J.D., Trouvilliez, J. & Clobert J. 1989. Can we speak in terms of demographic strategies in birds and mammals. *Oikos* 56: 59-76.



- Grant. B.W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizard, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:2323-2333.
- Grant, B.W. & A.E. Dunham. 1990. Elevational covariation in environmental constraints in life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Harvey P.H., Read, A.F. & Promislow D.E.L. 1989. Life history variation in placental mammals: Unifying the data with theory. 13-31 pp. In: Harvey P.H. & Partridge L. (Eds.), *Oxford surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 6. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hoddenbach G.A. & Turner F.B. 1968. Clutch size of the lizard *Uta stansburiana* in southern Nevada. *Amer. Midl. Nat.* 80:262-265.
- INEGI. 1997. Anuario estadístico del estado de Tamaulipas.
- James C. & Shine R. 1988. Life history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia* 75: 307-316.
- King, W. & Thompson F.G. 1968. A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 12:93-123.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. Oxford.
- Lemos-Espinal J.A., Ballinger R.E., and Smith G.R. 1998. Comparative demography of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae) on the Iztaccihúatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist* 58:375-379.

- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997a. Neonate-female associations in *Xenosaurus neumanorum*: A case of parental care in a lizard? Herpetological Review 28: 22-23.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997b. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. Herpetological Natural History 5:181-186.
- MacArthur, R.H. & Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- McCoy, E.D., Hartman, P.P. & Mushinsky, H.R. (2004) Population biology of the rare Florida Scrub Lizard in fragmented habitat. Herpetologica 60: 54-61.
- Martin P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Muchigan. 101 :1-102.
- Murphy, G.I. 1968. Pattern in life history and the environment. American Naturalist 102: 390-404.
- Nieto-Montes de Oca A., Campbell J.A. & O. Florees-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata:Xenosauridae) from sierra madre del surof Oaxaca, Mexico. Herpetologica 57: 32-47.
- Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In: Vitt, L.J. and Pianka E.R. (eds.) Lizard ecology. Historical and experimental perspectives. Pp. 30-49. Princenton University press, New Jersey.
- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. Ecology, 1992-2002.

- Oli, M.K. & Dobson F.S. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161: 422-440.
- Ortega-León A.M., Putnam, E.S. Zúñiga-Vega J.J. & F.R. Méndez de la Cruz. In press. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*.
- Partridge, L. & P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life histories evolution. *Science*, 241: 1499-1455.
- Pianka E. & L.J. Vitt. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press. USA.
- Rand, A.S. 1984. Clutch size in Iguana iguana in central Panama. In Seigel R.A., Hunt L.E., Knight J.L. Malaret, L. & Zusanlag N.L. (Ed.), *Vertebrate ecology and Systematics –A tribute to Henry S. Fitch*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Lawrence 115-122.
- Rodríguez-Romero F. J. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis Doctoral. Universidad nacional Autónoma de México.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall. New York.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Rojas-González R. I. 1999. Evaluación de las funciones potenciales del sistema quimiorreceptor de la lagartija *Xenosaurus grandis*. Tesis de licenciatura UNAM.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Saeter, B.E. 1988. Patterns of coevolution between life history traits of European birds. *Nature* 331: 616-617.

- Saeter E.-B. & Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist* 108:783-790.
- Shine, E. & Charnov E.L. 1992. Patterns of survivorship, growth and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist* 139: 1257-1269.
- Silvertown, J., & Franco M. 1993. Plant demography and habitat: A comparative approach. *Plant Species Biology* 8: 67-73
- Smith, G.R., Lemos-Espinal J. & R.E. Ballinger. 1997. Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Herpetologica* 52 :200-205.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 3-47.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the date. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:145-171.
- Stearns, S.C. 1983. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in lizards and snakes. *American naturalist* 123: 56-72.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476-478.
- Stearns, S.C. & Koella J.1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: Predictions for norms of reaction for age- and size- at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.

- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 103:501-516.
- Tinkle D.W., Wilbur H. M., & Tilley S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Valiente-Banuet A., González-Medrano, F. & D. Piñero-Dalmau. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* 33:1-36.
- Van Devender, W.R. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-1038.
- Van Devender, R.W. 1982. Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica* 38:189-208.
- Via, S. & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.
- Vitt, L.J. 1982a. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia:Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Can. J. Zool.* 60: 3113-3120.
- Vitt, L.J. 1982b. Sexual dimorphism and reproduction in a microteiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359-366.
- Vitt, L.J. 1986. Reproductive tactics of sympatric Gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of fixed clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- Vitt, L.J. & Congdon J. D. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112:595-608.
- Vitt, L.J. & E.R. Pianka. (eds.). 1994. *Lizard ecology, historical and experimental perspectives*. Princenton University Press New Jersey.

- Vitt L.J. & H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 41:419-423.
- Weiwandt, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. In Burghardt G.M. & Rands A.S. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, New Jersey. Pp 119-141.
- Werner, E.E. & Anholt, B.R. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist*. 142: 242-272.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princenton University Press. Princenton.
- Zúñiga-Vega. J.J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz.
- Zúñiga-Vega. J.J., Valverde, T., Rojas-González R.I. & J.A. Lemos-Espinal. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2007: 324-335.

Cuadro 1. Clima, tipo de vegetación, temperatura media anual, precipitación anual y tipo de suelo para cada una de las localidades (datos tomados de Valiente-Banuet et al. 1995, INEGI 1997).

	El Madroño	Gómez Farias
Clima	Cw0 Templado subhúmedo con lluvias en verano	(A)C(w) Semicálido subhúmedo con lluvias en verano
Tipo de vegetación	Bosque de encino con matorral subinermes ( <i>Quercus</i> sp, <i>Agave</i> sp, <i>Dasyllirion</i> sp, <i>Acacia</i> sp, <i>Arbutus</i> sp)	Selva mediana subcaducifolia ( <i>Bursera simaruba</i> , <i>Brosium alicastrum</i> , <i>Cederla mexicana</i> , <i>Mirandaceltis monoica</i> , <i>Leucaena pulverulenta</i> , <i>Phoebe tampicensis</i> ).
Temperatura promedio anual	22.93 ( $\pm 1.38$ EE)	26.05 ( $\pm 1.17$ EE)
Precipitación anual	926.4	1245.2
Altitud	1460	410
Tipo de suelo	Litosol/redzina mediana	Litosol/redzina fina

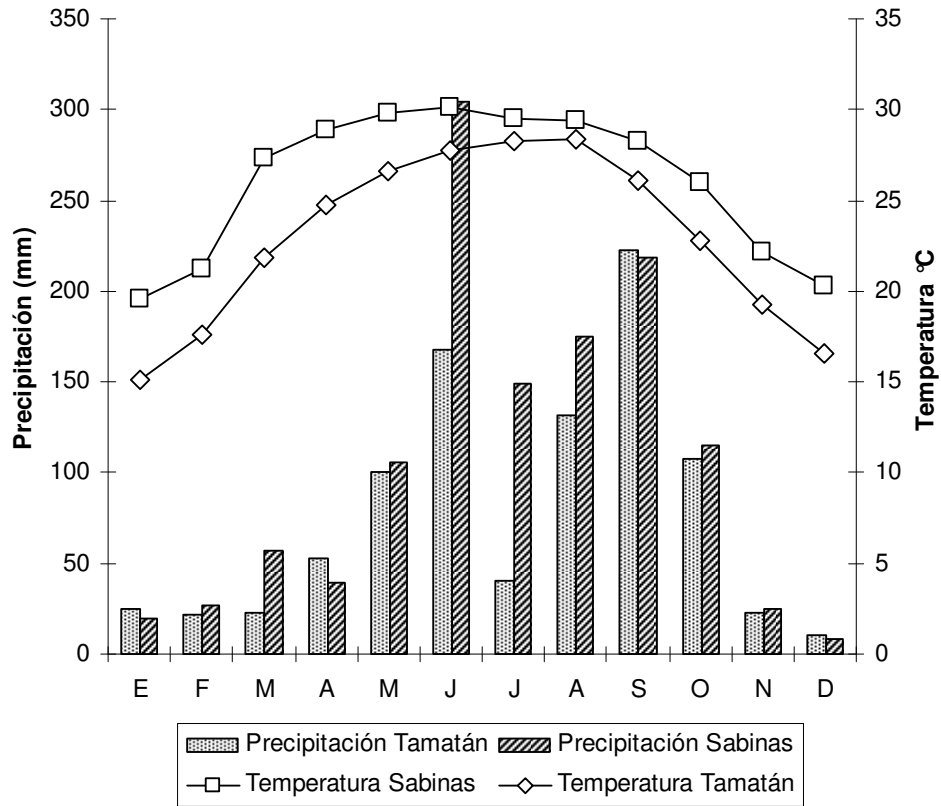


Figura 1. Umbroclima a lo largo del año registrado en las estaciones climatológicas más cercanas a ambas localidades. Tamatán aproximadamente a 4 km al noroeste de El Madroño y Sabinas aproximadamente a 9 Km al sureste de Gómez Farias (datos tomados de INEGI 1997 para un promedio de 20 años).



CAPITULO I

RRH: *Xenosaurus platyceps* reproductive traits

**Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments**

R. ISAAC ROJAS-GONZÁLEZ,<sup>1,2</sup> J. JAIME ZÚÑIGA-VEGA,<sup>3</sup> AND JULIO A. LEMOS-  
ESPINAL<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 54090, México

<sup>3</sup>Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México

<sup>2</sup>Correspondence author: R. Isaac Rojas-González. E-mail: isaacrojasg@gmail.com

Key Words: Litter size, relative litter mass, reproduction, size at birth, *Xenosaurus platyceps*.

Aceptado para publicarse en **Journal of Herpetology** el 17 de noviembre de 2007

ABSTRACT.— We studied litter size, size at birth, and relative litter mass (RLM) in two populations of the crevice-dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*: one located in a low-altitude tropical forest and the other in a high-altitude temperate oak forest. We found a significant relationship between female size and litter size. Females from the temperate site produced significantly larger litters in comparison with those from the tropical site after adjusting for female size. No relationship between female size and offspring size was detected, which suggests that the latter trait could be either constrained or optimized. RLM showed the same pattern as the litter size: larger females exhibited greater RLM and this trait showed significantly larger values in the temperate locality. This pattern is explained by the fact that females at the temperate population are producing more young of similar size than those produced by their temperate counterparts. We did not find significant interannual variation in any of the reproductive traits studied. We suggest reciprocal transplant or common garden experiments to determine the genetic and proximal causes of the observed intraspecific variation.

Intraspecific variation in reproductive traits of lizard species has been widely documented (Niewiarowski, 1994; Du et al., 2005). Differences among populations in this type of phenotypic traits might have been caused by proximal responses to spatial or temporal variation in environmental factors such as temperature, food abundance, and moisture (Ballinger, 1983; Smith et al., 1995) or by local adaptations with genetic basis to particular sets of environmental conditions (James and Whitford, 1994; Ballinger et al., 1996; Du et al., 2005). Populations inhabiting contrasting environments might exhibit interesting differences in reproductive characteristics (Tinkle et al., 1970; Fitch, 1985; Shine, 2005); several researches have demonstrated the existence of latitudinal and altitudinal effects upon reproductive features of diverse species and populations of lizards (e.g., Ballinger, 1979; Mathies and Andrews, 1995; Rocha et al., 2002). However, most of such studies that report intraspecific variation in reproductive traits of lizards have been conducted on species with temperate distribution, whereas those focused on species inhabiting tropical environments and those comparing the reproductive biology of temperate and tropical populations of a single species are far less common (Rocha et al., 2002; Rodríguez-Romero et al., 2004; Du et al., 2005).

In this study, we search for variation in litter size, size at birth, and relative litter mass of *Xenosaurus platyceps*, a crevice-dwelling lizard that inhabits temperate-high altitude localities as well as tropical-low altitude localities. Recently there have been some reports concerning its reproductive features (Lemos-Espinal and Rojas-González, 2000; Ballinger et al., 2000; Zamora-Abrego et al., 2007); however, nothing is known about possible intraspecific variation in the reproductive traits of this viviparous lizard. Here, we compare two populations inhabiting contrasting environments and specifically we addressed the following questions: 1) is there a relationship between female body size and the reproductive traits considered?; 2) are there differences between sites in the

considered traits?; and 3) is there temporal variation in these reproductive characteristics?

#### MATERIALS AND METHODS

*Study System.*— This study was conducted comparing two localities from two contrasting environments separated by ca. 60 km in Tamaulipas, México. The temperate site, referred to here as “El Madroño” was located in an oak forest at 1460 m of elevation. Mean annual temperature at this locality is 22.9°C with an average annual rainfall of 926.4 mm. The tropical site, referred to here as “Gómez Farías” was located in a sub-perennial tropical forest at 420 m of elevation within the Biosphere Reserve “El Cielo”. In this site, mean annual temperature is 26.1°C with an average annual rainfall of 1245.2 mm (“Tamatán” and “Sabinas” weather stations, respectively, Servicio Meteorológico Nacional – México).

*Field and Laboratory Methods.*—During May and June of 2001, 2002, and 2003 we collected live females from both study sites. Reproductive activity (whether pregnant or not) was confirmed by palpation. Ten gravid females in 2001, ten in 2002, and 23 in 2003 from Gómez Farías were taken to the laboratory, whereas from El Madroño we collected twelve in 2001, ten in 2002, and 28 in 2003. All these females were maintained in laboratory conditions approximately one month before parturitions. They were kept individually in plastic boxes (14 × 23 × 3.5 cm) with food (crickets and larvae of moths and beetles) and water ad libitum. Room temperature was 25°C with a 12:12 h light-dark cycle. Boxes were checked daily for births.

Snout-vent length (SVL) and body mass of females were measured with a plastic ruler to the nearest 1 mm and with an analytical balance to the nearest 0.01 g,

respectively, both before (approximately one month before) and after parturition. Litter size, SVL of individual young, and mass of the whole litter were recorded immediately after parturition. Relative litter mass (RLM) was calculated by dividing total litter mass by the mass of the female after parturition (Cuellar, 1984; Zamora-Abrego et al., 2007). All females and newborns were released in the exact crevices from which they were captured and individually marked by toe-clipping to ensure that females were considered only once during the whole experiment.

*Statistical Methods.*—To analyze variation in litter size, size at birth and RLM we used generalized linear models (GLMs). For all these three response variables we included female SVL as the continuous predictor, which allowed us to test for the effect of maternal size on the studied traits. To test for the effect of habitat type (temperate versus tropical) we included locality as one categorical predictor. Similarly, to test for the effect of temporality we included year (2001, 2002, and 2003) as another categorical predictor. Specifically for size at birth, we used the average SVL of the young produced per each female as the response variable in order to avoid non-independence in the data. Litter size was transformed to its squared-root whereas size at birth and RLM were  $\log_{10}$  transformed in order to meet parametric assumptions. In all three GLMs the assumption of homogeneity of slopes (i.e., no interaction between female size and the categorical predictors) was met.

## RESULTS

*Litter Size.*—Female SVL significantly influenced the number of young produced ( $F_{1,86} = 22.8$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1). Larger females tend to produce more offspring in both sites (litter size =  $-7.8 + 4.6$  female SVL,  $P < 0.001$ ). When comparing between

sites, females from the temperate locality (El Madroño) produced significantly larger litters in comparison with the tropical one (Gómez Farías), once adjusting for female size ( $F_{1,86} = 7.6$ ,  $P = 0.007$ ; least squares means [LSMs] from GLM: El Madroño =  $2.46 \pm 0.1$  young SE, Gómez Farías =  $2.06 \pm 0.1$  young SE; Table 1). We did not find a significant effect of year or of the interaction between year and locality upon this trait ( $P > 0.05$  in both cases; Table 1).

*Size at birth.*—Female size showed a marginally significant effect upon the size of the young produced ( $F_{1,86} = 3.7$ ,  $P = 0.06$ ; Table 1). Apparently, larger females also tend to produce bigger offspring in both sites (size at birth =  $1.2 + 0.2$  female SVL,  $P = 0.09$ ). No significant differences were observed between sites in this trait ( $F_{1,86} = 3.2$ ,  $P = 0.08$ ; LSMs from GLM: El Madroño =  $50.86 \pm 0.3$  mm SVL SE, Gómez Farías =  $49.55 \pm 0.6$  mm SVL SE; Table 1). Neither year nor the interaction between year and locality exerted an effect upon size at birth ( $P > 0.05$  in both cases; Table 1).

*Relative litter mass.*—Female size exerted a significant effect upon RLM ( $F_{1,86} = 5.6$ ,  $P = 0.02$ ; Table 1). Once again, larger females showed larger values of this trait in both localities (RLM =  $-3.4 + 1.6$  female SVL,  $P = 0.04$ ). Females from the temperate site exhibited greater RLMs in comparison with their tropical counterparts, once adjusting for SVL ( $F_{1,86} = 9.3$ ,  $P = 0.003$ ; LSMs from GLM: El Madroño =  $0.26 \pm 0.01$  SE, Gómez Farías =  $0.21 \pm 0.01$  SE; Table 1). We did not find a statistical effect of year or of the interaction between year and locality upon RLM ( $P > 0.05$  in both cases; Table 1).

## DISCUSSION

In the present study we found a positive and significant relationship between female size and litter size. In a previous study, Ballinger et al. (2000) reported a marginally significant correlation between these two traits based on a smaller simple size ( $N = 24$ ). Here, with an augmented sample ( $N = 93$ ) we confirm the presence of this relationship in *X. platyceps*. Such relationship between female SVL and litter size is common in lizards without a fixed clutch or litter size (Rocha et al., 2002; Radder and Shanbhag, 2003; Herrmann and Herrmann, 2005), just as is the case of *X. platyceps*.

Our most interesting finding concerning the variation in litter size is centered in the relatively higher values for this trait in the temperate population. Theoretical predictions with the strongest body of evidence suggest higher fecundity and reproductive effort in tropical and low altitude populations as a result of higher risk of mortality and-or of higher resource availability (e.g., better thermal regimes and higher levels of food resource; Tinkle et al., 1970; Jones et al., 1987; Abell, 1999). However, our results point out in the opposite direction: larger litter sizes in the site with lower mortality and more constraints in resource availability (El Madroño; R.I. Rojas-González, unpubl. data). An alternative explanation for the occurrence of higher fecundity (i.e., relatively larger litter sizes) in environments that are somehow constrained (temperate or high altitude sites) proposes that in these types of habitats the favorable period for reproduction is shorter and thus lizards tend to compensate the reduction in breeding episodes by increasing the number of young produced in their single opportunity (Taylor et al., 1992; Rocha et al., 2002). However, this explanation can only be true for species with the ability to reproduce more than once per year, which

do not occur in xenosaurid lizards, whose reproductive frequency is annual and biennial (Ballinger et al., 2000; Zamora-Abrego et al., 2007). Therefore, larger litters in the temperate population of *X. platyceps* pose the necessity of further cautious research to explain its causes.

We did not observe a significant effect of female size upon size at birth of individual young. Interestingly, offspring size was not different between the tropical and temperate localities. This lack of allometric effect together with similar size at birth in both contrasting environments suggests that phenotypic variation in this trait might be either constrained or optimized (Shine, 1992). Apparently, the reproductive response of *X. platyceps* to distinct environmental regimes relies on variation in the number of young produced rather than in varying their size.

Similarly to litter size, RLM varies as a function of female size, with larger females showing higher values of RLM. As no allometric effect occurs in the size of individual offspring, larger females produce more young of similar size. This explains the differences between the studied populations in this trait: females in the temperate site exhibit higher RLM simply as a consequence of producing more newborns of the same size than those produced by their tropical counterparts.

Even though it has been widely documented that lizard reproductive traits vary considerably among years (Abts, 1987; Smith et al., 1995; Wapstra and Swain, 2001), we could not find such pattern of variation. This lack of temporal differences might be explained by two causes: on one side, variation in the environmental conditions among the studied years was not high enough to promote plastic responses that we could statistically detect. On the other side, the studied reproductive characteristics might be relatively fixed in their corresponding localities. Controlled experiments are needed to estimate the effect of environmental factors upon the analyzed traits, such as those that



can be caused by the interaction among varying levels of food, moisture, and temperature, among others. In addition, experimental designs such as reciprocal transplants or common garden experiments are needed in order to determine whether the values observed for the studied traits are genetically fixed or represent proximal responses to the environments in which they were recorded (Niewiarowski and Roosenburg, 1993; Ballinger et al., 1996).

The flattened morphology of xenosaurid lizards derived from their strictly crevice-dwelling lifestyle has suggested high constraints upon their reproductive traits (Ballinger et al., 2000). However, just as has been demonstrated here for *X. platyceps*, it appears that reproductive traits of xenosaurid lizards exhibit a considerable capacity of variation both from species to species (Zamora-Abrego et al., 2007) and from locality to locality, presumably as consequence of different local selective pressures.

*Acknowledgments.*—This research was supported by DGAPA-UNAM (Project PAPIIT-IN200102), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Project CONACyT-40797-Q), as well as by student grants from CONACyT and DGEP-UNAM. Field work was conducted under permit numbers DOO.02.-6049, ERV06/2001, NUM/DGVS/00305 from DGVS-INE and CEVS-SEDUE-Tamaulipas.

#### LITERATURE CITED

Abell, A. J. 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 3:173-180.

- Abts, M. L. 1987. Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57:215-232.
- Ballinger, R. E. 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- Ballinger, R. 1983. Life-history variations. In R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, pp. 241-260. Harvard University Press, Cambridge.
- Ballinger R. E., G. R. Smith, and J. W. Nietfeldt. 1996. Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Southwestern Naturalist* 41:179-182.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal, and G. R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179-183.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* 111:242-258.
- Du W.-G., X. Ji, Y.-P. Zhang, X.-F. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85:443-453.
- Fitch, H. S. 1985. Clutch and litter size variation in New World reptiles. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 76:1-76.

- Herrmann, P. A., and H.-W. Herrmann. 2005. Egg and clutch characteristics of the montane chameleon, *Chamaeleo montium*, in Southwestern Cameroon. *Journal of Herpetology* 39:154-157.
- James, C. D., and W. G. Whitford. 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos* 70:49-56.
- Jones, S. M., R. E. Ballinger and W. P. Porter. 1987. Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. *Oikos* 48:325-335.
- Lemos-Espinal, J. A., and R. I. Rojas-González. 2000. Observations on neonate size and litter sex ratio of the crevice dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetological Review* 31:153.
- Mathies, T., and R. Andrews. 1995. Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104:101-111.
- Niewiarowski, P. H. 1994. Understanding geographic life history variation in lizards. In L. J. Vitt and E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*, pp. 30-49. Princeton University Press, New Jersey.
- Niewiarowski, P. H., and W. R. Roosenburg. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* 74:1992-2002.
- Radder, R. S., and B. A. Shanbhag. 2003. Interrelationships among reproductive traits of female lizard, *Sitana ponticeriana* (Cuvier). *Current Science* 85:89-91.
- Rocha, C. F. D., D. Vrcibradic, R. L. Teixeira, and M. G. T. Cuzzuol. 2002. Interpopulational variation in litter size of the skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. *Copeia* 2002:857-864.

- Rodríguez-Romero F., G. R. Smith, O. Cuellar, and F. R. Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 38:438-433.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-833.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.
- Smith G. R., R. E. Ballinger, and B. F. Rose. 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahuan Mountains in Southeastern Arizona, with emphasis on annual variation. *Herpetologica* 51:342-349.
- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar, and C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. T. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26:443-447.
- Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Wapstra, E., and R. Swain. 2001. Geographic and annual variation in life-history traits in a temperate zone Australian skink. *Journal of Herpetology* 35:194-203.
- Zamora-Abrego, J. G., J. J. Zúñiga-Vega, and A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41:629-636.

TABLE 1. Adjusted least squares means for the studied reproductive traits of *Xenosaurus platyceps* (after correcting for female size; see text for analyses details). We report means per locality (per year and across all years). Standard errors are shown within parentheses.

Reproductive trait	Temperate site:	Tropical site:
	El Madroño	Gómez Farías
Litter size		
Across all years	2.46 (0.1)	2.06 (0.1)
2001	2.39 (0.2)	1.99 (0.2)
2002	2.32 (0.2)	2.03 (0.2)
2003	2.67 (0.1)	2.15 (0.1)
Size at birth		
Across all years	50.86 (0.3)	49.55 (0.6)
2001	50.98 (0.4)	50.02 (1.2)
2002	50.67 (0.5)	48.96 (1.5)
2003	50.94 (0.5)	49.67 (0.7)
Relative litter mass		
Across all years	0.26 (0.01)	0.21 (0.01)
2001	0.25 (0.02)	0.20 (0.02)
2002	0.25 (0.02)	0.20 (0.02)
2003	0.29 (0.02)	0.22 (0.02)



## CAPITULO II

RRH: *Xenosaurus platyceps* crecimiento corporal

**Dinámica del crecimiento corporal de la lagartija *Xenosaurus platyceps*:  
comparación de una población tropical y una templada**

R. ISAAC ROJAS-GONZÁLEZ,<sup>1,2</sup> J. JAIME ZÚÑIGA-VEGA,<sup>3</sup> Y JULIO A. LEMOS-ESPINAL<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 54090, México

<sup>3</sup>Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México

<sup>2</sup>Correspondence author: R. Isaac Rojas-González. E-mail: isaacrojasg@gmail.com

Palabras Clave: Crecimiento corporal, Edad a la madurez, comparación tropical-templado, *Xenosaurus platyceps*.

RESUMEN.— Estudiamos las tasas de crecimiento corporal en 275 individuos de la lagartija *Xenosaurus platyceps* comparando una población tropical y una población templada en Tamaulipas, México. En ninguna población se encontraron diferencias entre las tasas de crecimiento corporal que exhiben los machos y las hembras. Las tasas de crecimiento corporal de las lagartijas de la zona tropical son significativamente más altas que las que presentan las lagartijas en la zona templada. Se utilizó el modelo de Von Bertalanffy para representar el patrón de crecimiento de estas lagartijas, de forma que se predice que las lagartijas habitantes de la zona tropical alcanzan la talla a la madurez reproductora a los 3.04 años, mientras que las habitantes de la zona templada lo hacen hasta los 4.11 años. Se propone que las diferencias en las tasas de crecimiento entre ambas poblaciones, se podrían deber a que en la zona tropical el periodo anual favorable para el crecimiento es más largo.



## INTRODUCCIÓN

El crecimiento corporal se considera una característica importante en la biología de cualquier especie (Berrigan y Charnov 1994, Huey y Berrigan 2001, Angilletta et al. 2006), pues está relacionado con otros componentes de la adecuación, como la asignación de energía a la reproducción y la edad y la talla a la madurez sexual (Gadgil y Bossert 1970, Adolph y Porter 1993, 1996). El estudio de los patrones de crecimiento permite generar hipótesis acerca de los factores que influyen en la evolución de las historias de vida (Van Devender 1978). En lagartijas se ha documentado que la tasa de crecimiento corporal puede variar entre especies y entre poblaciones de la misma especie y se ha propuesto que esta variación puede estar relacionada también con el sexo (Van Devender 1978, Halliday 1992, Lemos-Espinal y Ballinger 1995, Van Sluys 1998), la disponibilidad de alimento (Andrews 1976, 1979, 1982, Ballinger 1977, Dunham 1978, Ferguson y Brockman 1980), la cantidad de agua disponible (Stamps y Tanaka 1981, Lemos-Espinal et al. 2003, Zúñiga-Vega et al. 2005) y el ambiente térmico que experimentan los organismos (Sinervo y Adolph 1989, Adolph y Porter 1993, 1996, Niewiarowski 2001, Angilletta 2001, Zúñiga-Vega et al. 2005). Adicionalmente, mediante experimentos de jardín común y trasplante recíproco (Ballinger et al. 1996, Niewiarowski y Roosenburg 1993, Smith et al. 1994) se han presentado evidencias de que las diferencias interpoblacionales en las tasas de crecimiento corporal en lagartijas pueden atribuirse tanto a plasticidad fenotípica como a la diferenciación genética entre las poblaciones.

Recientemente se han realizado análisis explícitos sobre la variación en las tasas de crecimiento de lagartijas, especialmente a lo largo de gradientes ambientales o en

diferentes localidades geográficas dentro o entre poblaciones y/o especies (Niewiarowski 1994). Estos análisis han recibido mayor atención en estudios que van desde intentar poner a prueba la regla de Bergman, que propone un gradiente de tallas corporales a lo largo de un gradiente latitudinal (p. ej. Arnett y Gotelli 1990, Atkinson y Sibly 1997) hasta el continuo rápido-lento de evolución de historias de vida, que propone que la mortalidad adulta es un factor selectivo para la edad a la madurez (p. ej. Charnov y Berrigan 1994). Existe un tema común en los estudios sobre variación en las tasas de crecimiento corporal: la búsqueda de correlaciones entre la tasa de crecimiento y otros atributos de historia de vida (Arendt 1997). Una de las principales ideas que ha encaminado las observaciones sobre el patrón de crecimiento en animales ectotermos se encuentra resumida por Dunham et al. (1989) y por Berrigan y Charnov (1994). Esta idea propone que los animales que se encuentren en ambientes con menores temperaturas presentarán tasas de crecimiento corporal y edades a la madurez menores comparadas con organismos que se encuentren menos limitados con respecto a la temperatura, de forma tal que se esperaría que los animales que habitan ambientes favorables para el crecimiento presentaran tasas de crecimiento más altas y edades a la madurez reproductora menores comparadas con organismos que habiten ambientes menos favorables.

Las lagartijas han resultado un buen modelo para poner a prueba esta idea y se han realizado varios ensayos contrastando la idea aquí planteada, básicamente haciendo comparaciones entre las trayectorias de crecimiento corporal de individuos presentes en poblaciones que habitan ambientes contrastantes, principalmente entre poblaciones de lagartijas de elevaciones/latitudes altas con lagartijas de elevaciones/latitudes bajas (ver revisión de Niewiarowski 1994). Los resultados de estas comparaciones parecen

coincidir con la teoría, encontrando que los organismos de elevaciones/latitudes altas presentan tasas de crecimiento corporal menores a las exhibidas por lagartijas de elevaciones/latitudes bajas (p. ej. Dunham 1978, Ballinger y Congdon 1980, Niewiarowski y Roosenburg 1993, Adolph y Porter 1996, Angilleta 2001). Estos trabajos se han desarrollado principalmente con lagartijas Iguanidas en ambientes templados, sin embargo, cuando se han realizado comparaciones entre poblaciones de especies tropicales, los resultados no han sido tan claros, pues no hay consistencia en que haya una mayor tasa de crecimiento corporal en elevaciones/latitudes menores (p. ej. Van Devender 1978, Benabib 1991, Lemos-Espinal y Ballinger 1995). Esto resalta la necesidad de realizar observaciones encaminadas a poner a prueba esta hipótesis con lagartijas que no pertenezcan al clado Iguania. Tambien se hace evidente la necesidad de poner a prueba esta hipótesis en animales que habiten ambientes tanto tropicales como templados.

Con la intención de poner a prueba la idea de que en ambientes tropicales se verán favorecidas tasas de crecimiento corporal más altas así como edades a la madurez más cortas en comparación con lo que sucede en ambientes templados, se comparó la dinámica del crecimiento corporal de individuos habitantes de dos poblaciones de la lagartija *Xenosaurus platyceps* en el estado de Tamaulipas: una población de un sitio templado y otra de un sitio tropical. Esta comparación está encaminada a responder dos preguntas: 1) ¿Los organismos de la población tropical presentan tasas de crecimiento corporal mayores que los de la población templada? 2) ¿La edad a la madurez que presentan los individuos en la población tropical es menor comparada con la que registran en la población templada

## MATERIALES Y METODOS

*Áreas de estudio.*— Este estudio se realizó comparando dos localidades de dos ambientes contrastantes separados por aproximadamente 60 km en el estado de Tamaulipas, México. El sitio templado, que será referido como “El Madroño”, se localiza a 1460 m de elevación y corresponde a un bosque de encino. La temperatura anual en esta localidad es de 22.9°C con una precipitación anual promedio de 962.4 mm. La localidad tropical, que será referida como “Gómez Farías”, se localiza a 420 m de elevación dentro de la Reserva de la Biosfera “El Cielo” y corresponde a un bosque tropical subcaducifolio. En este sitio, la temperatura promedio anual es de 21.6°C con una precipitación anual promedio de 1245.2 mm (Estaciones meteorológicas de Tamatán y Sabinas, respectivamente, ambas del Servicio Meteorológico Nacional).

*Especie de estudio.*— *Xenosaurus platyceps* es una especie de lagartija aplanada dorsoventralmente, de tamaño mediano, de distribución restringida al estado de Tamaulipas. Es posible encontrarla desde bosques de encinos hasta bosques tropicales caducifolios (Martin 1958). Esta lagartija pertenece a la familia Xenosauridae, que está representada por un solo género y seis especies descritas (Ballinger et al. 2000a, Nieto Montes de Oca et al. 2001). *X. platyceps* comparte características relevantes con el resto de las especies del género, como la viviparidad, forrajeo acechador y el ser un habitante estricto de grietas.

*Métodos de Campo.*— En cada localidad se delimitó una parcela de aproximadamente cinco hectáreas. De marzo de 2000 a marzo de 2002 se realizaron visitas mensuales a los sitios de estudio, en cada una de estas visitas se revisaron prácticamente todas las grietas dentro de las parcelas. Cada vez que se capturaba una

lagartija por primera vez, ésta era marcada por ectomización de falanges con un número individual. En ésta y en cada recaptura subsiguiente se registró la longitud hocico cloaca del individuo (*LHC*) con una regla de plástico transparente, la masa corporal con un dinamómetro y el sexo de cada individuo encontrado. Cada animal era regresado a la grieta dónde fue capturado.

*Modelo de crecimiento.*— Se calculó sólo una tasa de crecimiento corporal por lagartija, incluso si esta fue recapturada en más de una ocasión. En total, se pudieron estimar tasas de crecimiento para 275 lagartijas. La tasa de crecimiento corporal se estimó de acuerdo a la siguiente fórmula:

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

De esta manera la unidad de la tasa de crecimiento (*TC*) fué mm por día, que resulta de la diferencia entre la segunda (*LHC*<sub>2</sub>) y primera longitud (*LHC*<sub>1</sub>) registradas, divididas entre el número de días transcurridos entre las dos mediciones. Una vez obtenidas las tasas de crecimiento corporal, se realizaron regresiones lineales entre las tasas de crecimiento corporal y la *LHC*, tanto para los machos como para las hembras en cada localidad y en cada año, para así obtener los parámetros característicos de crecimiento derivados de la ecuación de la recta:

$$TC = a - b LHC$$

donde *TC* es la tasa de crecimiento, *a* representa la tasa inicial de crecimiento (i.e. la ordenada al origen), *b* el parámetro característico de crecimiento (la pendiente de la

recta) y *LHC* la talla (mm). Estas regresiones cumplen lo predicho por el modelo de Von Bertalanffy (1951, 1957), el cual predice que los organismos más pequeños presentarán las tasas de crecimiento más altas; y también cumplen los supuestos de la regresión lineal (varianzas homogéneas y distribución equilibrada de residuales; Van Devender 1978). Estas trayectorias de crecimiento se compararon por medio de un análisis de covarianza (ANCOVA) usando la *LHC* como covariable (Van Devender 1978, Lemos-Espinal y Ballinger 1995). Las comparaciones que se realizaron fueron entre sexos en cada localidad, pues se conoce que en esta especie existe dimorfismo sexual por talla (Lemos-Espinal et al. 1997b), lo que podría sugerir que existen diferencias en las trayectorias de crecimiento entre los machos y las hembras, y también se compararon las trayectorias de crecimiento entre las dos localidades para los dos años.

Una vez obtenidas las regresiones se estimaron las curvas de crecimiento que relacionan la talla con la edad (Von Bertalanffy 1951, 1957) mediante la ecuación:

$$L = z (1 - ke^{-bt})$$

dónde  $t$  es el tiempo transcurrido entre dos longitudes,  $z$  es la talla asintótica que se obtiene por medio de la relación:

$$z = -a/b$$

y  $k$  es una constante que se calcula mediante la expresión:

$$k = 1 - LHC_0/z$$

La talla de las crías al nacer ( $LHC_0$ ) que se empleó para cada análisis corresponde al promedio de talla de cada año que se obtuvo de las crías nacidas de hembras gestantes que fueron alojadas en el laboratorio (Rojas-González et al. en prensa).

## RESULTADOS

*Patrón de crecimiento.*— Es posible distinguir en las tasas de crecimiento corporal tanto para machos como para hembras, en ambos años y en ambas localidades, que existe una correlación negativa entre la tasa de crecimiento corporal y la longitud hocico-cloaca de los organismos de *X. platyceps* (ver cuadro 1 y figura 1). Los análisis de covarianza realizados demostraron que no existen diferencias en las tasas de crecimiento corporal de machos y hembras en la zona templada (El Madroño en 2000 ANCOVA  $F_{1,92} = 0.0617$   $P > 0.05$  y en 2001  $F_{1,94} = 3.5276$   $P > 0.05$ ) ni en la zona tropical (Gómez Farias en 2000  $F_{1,43} = 1.9810$   $P > 0.05$  y en 2001  $F_{1,46} = 0.4748$   $P > 0.05$ ).

*Tasas de crecimiento por localidad.*— Al no existir diferencias en las tasas de crecimiento de machos y hembras, se desarrolló un modelo con el promedio global de la tasa de crecimiento para cada año y para cada localidad, con la intención de comparar las tasas de crecimiento de ambas localidades (ver cuadro 1) en cada año de estudio. Las pendientes resultantes de este modelo se compararon por medio de ANCOVA's con la LHC como covariable. Estos análisis permitieron distinguir que en ambos años se observan diferencias en las tasas de crecimiento que se registraron en la localidad tropical con respecto a las tasas que se observaron en la templada (en el año 2000, ANCOVA:  $F_{1,135} = 4.8631$ ,  $P < 0.05$ ; en el año 2001:  $F_{1,142} = 4.0455$ ,  $P < 0.05$ ). Las tasas de crecimiento corporal más altas se encontraron en la zona tropical (ver figura 1).

*Modelo de crecimiento.*— Dado que existen diferencias en las tasa de crecimiento entre ambas localidades, se calculó una curva de crecimiento para cada localidad (figura 2), empleando los datos de las regresiones (cuadro 1); en estas curvas se distingue un crecimiento más acelerado de las lagartijas que habitan en Gómez Farias comparadas con aquellas habitantes de El Madroño. Es notable que este modelo predice que las lagartijas en la localidad tropical alcanzarán la talla a la madurez reproductiva (100 mm de LHC, Ballinger et al. 2000b) a la edad de 3.04 años, mientras que las lagartijas en la localidad templada la alcanzaran a una edad de 4.1 años. En ambas localidades, la LHC asintótica predicha por el modelo de crecimiento es de 121 mm.

#### DISCUSIÓN

Una gran parte de las investigaciones que se han realizado aplicando modelos de crecimiento corporal a poblaciones de lagartijas han sido realizadas en especies del grupo Iguania, que se caracterizan por presentar una vida corta y una edad a la madurez temprana, por lo que aún existe un desconocimiento acerca de lo que ocurre en otros grupos de lagartos, particularmente en aquellos que presentan madurez tardía y ciclos de vida largos (Lemos-Espinal et al. 2003, Pianka y Vitt 2003, Zúñiga-Vega et al. 2005), como la especie que se investigó en el presente estudio. Resulta obvio esperar que las especies que son longevas y que presentan madurez tardía exhiban tasas de crecimiento corporal lentas en comparación con aquellas especies que presentan madurez temprana y ciclos de vida cortos. Esta predicción parece ser correcta en el caso de *Xenosaurus platyceps* que al ser una especie de madurez tardía y alta longevidad, exhibe tasas de crecimiento lentas comparadas con lagartijas con las características contrarias (p. ej. Andrews 1976, Dunham 1978, Van-Devender 1978, Ballinger y Congdon 1980,



Benabib 1991, Lemos-Espinal y Ballinger 1995). Las tasas de crecimiento corporal de *X. platyceps* son similares a las registradas por *Xenosaurus grandis* en Cuautlápan, Veracruz (Zúñiga-Vega et al. 2005), que también se considera una especie longeva de madurez tardía.

*Xenosaurus platyceps* es una especie que presenta dimorfismo sexual por talla de forma que en los machos presentan tallas corporales (LHC) menores que las hembras (Lemos-Espinal et al. 1997) y en otras especies de lagartijas con dimorfismo sexual por talla ha sido posible distinguir claras diferencias en las tasas de crecimiento corporal que presentan los machos y las hembras (Van Devender 1978, Halliday 1992, Lemos-Espinal y Ballinger, 1995), por lo cual resulta interesante que entre los machos y las hembras de *Xenosaurus platyceps* no se hayan registrado. Por lo tanto, es necesario realizar investigación adicional que explique cómo es que las hembras de esta especie alcanzan tallas mayores que las alcanzadas por los machos, así como cuáles podrían ser las posibles ventajas de este dimorfismo. Esta ausencia de diferencias en el crecimiento corporal entre machos y hembras ocurre en otras especies del género *Xenosaurus*, independientemente de que presenten o no dimorfismo sexual por talla (*X. newmanorum*, Lemos-Espinal et al. 2003; *X. grandis*, Zúñiga-Vega et al. 2005). Una posible razón por la que en las lagartijas Xenosauridas no se registren diferencias en el crecimiento corporal de machos y hembras, puede estar relacionada con que estas diferencias se presentan cuando los organismos ya son adultos, cuyas tasas de crecimiento son más difíciles de estimar que en el caso de las crías o los jóvenes. Probablemente durante la etapa adulta, los machos están invirtiendo energía en alguna otra actividad diferente al crecimiento corporal (p.ej. en el mantenimiento de su territorio), mientras que las hembras aumentan de talla incrementando el espacio

corporal, lo que les podría permitir tener un mayor número de crías (Rojas-González et al. en prensa).

Al comparar las trayectorias de crecimiento entre las localidades, fue posible distinguir que en ambos años existieron diferencias significativas entre las lagartijas que habitan la zona tropical y las habitantes de la zona templada, encontrando que en la población tropical las tasas de crecimiento corporal fueron significativamente más altas que las registradas en la población templada. Este resultado coincide con la idea de que en las zonas dónde el periodo favorable es mayor, el crecimiento corporal se ve favorecido (Sinervo y Adolph 1989, Adolph y Porter 1993, 1996). Esta hipótesis se cumple con lagartijas de zonas templadas de ciclos de vida relativamente cortos (p. ej. Dunham 1978, Ballinger y Congdon 1980, Niewiarowski y Roosenburg 1993, Adolph y Porter 1996, Angilletta 2001), aunque sigue en pie la pregunta de por qué no ocurre con poblaciones de lagartijas de zonas intertropicales (p. ej. Van Devender 1978, Benabib 1991, Lemos-Espinal y Ballinger 1995), una posible razón es que en las comparaciones de poblaciones de lagartijas en las zonas intertropicales, las condiciones ambientales no son lo suficientemente contrastantes como para que se distingan diferencias en las tasas de crecimiento corporal.

El crecimiento corporal ha sido estudiado extensivamente en lagartijas y se ha encontrado que las tasas de crecimiento varían positivamente con la disponibilidad de alimento (Andrews 1976, 1979, 1982, Ballinger, 1977, Dunham 1978, Ferguson y Brockman 1980), por lo cual resultará interesante conocer si hay un contraste en la disponibilidad de alimento entre ambas localidades y buscar correlación entre las tasas de crecimiento y esta disponibilidad, como se ha encontrado en otras especies del

género *Xenosaurus* (Zúñiga-Vega et al. 2005). Otro enfoque podría ser experimental, manipulando las cantidades de alimento disponible que experimentan las lagartijas, sin embargo, para un diseño adecuado es necesario conocer las tasas de ingesta de alimento de los organismos, si no se corre el riesgo de incluir variación que no se puede observar (p. ej. ofrecer cantidades de alimento muy superiores a las que las lagartijas pueden comer).

Los resultados obtenidos en el presente estudio son consistentes con la relación propuesta entre las tasas de crecimiento corporal y la edad a la madurez (Tinkle et al. 1970, Adolph y Porter 1996, Berrigan y Charnov 1994, Angilletta et al. 2001, 2004), pues las lagartijas habitantes del ambiente tropical presentan las tasas de crecimiento más altas y tienen la oportunidad de alcanzar la edad a la madurez poco más de un año antes que las lagartijas habitantes de la zona templada (ver figura 2). Esta observación coincide con la predicción de que las lagartijas habitantes de la zona tropical alcanzan la talla mínima a la madurez tempranamente comparadas con las habitantes de la zona templada, en esta especie de lagartija, la edad a la madurez parece responder a la variación ambiental próxima, como se ha discutido ocurre con otras especies de lagartijas (Abts 1987, Andrews et al. 1989, Ferguson y Talent 1993, Smith et al. 1995, Angilletta 2004). De esta forma, se cumple la predicción de que las lagartijas de zonas tropicales presentan edades a la madurez más tempranas comparadas con las de zonas templadas.

Al conocer que existen diferencias en las trayectorias de crecimiento de los organismos de ambas localidades cabe la pregunta ¿las diferencias en la tasa de crecimiento corporal pueden ser atribuibles a las condiciones ambientales que

experimentan los organismos o son características que están fijadas genéticamente en las poblaciones? Para arrojar luz sobre esta pregunta se propone realizar experimentos de jardín común o de trasplantes recíprocos; los cuales han dado lugar a aproximaciones interesantes que permiten distinguir entre las fuentes de variación ambientales y las fuentes específicas en diferentes atributos y en diferentes grupos de organismos (p.ej. Ferguson y Brockman 1980, Berven 1982, Antonovics y Primack 1982, Berven y Gill 1993), demostrando que estos diseños experimentales son herramientas heurísticas para el análisis de las variaciones poblacionales en la expresión de atributos de historias de vida (Niewiarowski 1994).

*Agradecimientos.*— El trabajo en el campo fue apoyado por H. Mandujano-Alvarez, V. López-Ramírez y O. Rojas González. Esta investigación fue apoyada por becas de CONACYT y DGEP-UNAM para R. I. Rojas González y J. J. Zúñiga-Vega. El trabajo de campo se realizó al amparo de los permisos DOO.02.-6049, ER06/2001, NUM/DGVS/00305 de la Dirección General de Vida Silvestre INE-SEMARNAT y de CEVS-SEDUE Tamaulipas.

#### LITERATURA CITADA

- Abts M.L. 1987. Environment and variation in life history traits of the Chuckwalla *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57: 215-232.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1976. Growth rate in island lizards. *Copeia* 1976:477-482.

- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In: Gangs C., & Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia Vol. 13., Physiology*. Academic Press, New York, 273-320.
- Andrews R.M., Stahl S.J. & Nicoletto P.F. 1989. Intra-population variation in age of sexual maturity of the tropical lizard *Anolis limifrons* in Panama. *Copeia* 1989:751-753.
- Angilletta M.J. Jr. 2001. Thermal and physiological constraints of energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82:3044-3056.
- Angilletta M.J. Jr., Ouifiero C.E. & A.D. Leache. 2006. Direct and indirect effects of environment temperature on the evolution of reproductive strategies: An information-theoretic approach. *The American Naturalist* 168: E123-E135.
- Angilletta M.J. Jr., T.D. Steury & M.W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.
- Antonovics, J. & R.B. Primack 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. *Journal of Ecology* 50:55-75.
- Arendt, J.D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* 72: 179-177.
- Arnett, A. E. & N.J. Gotelli. 1990. Geographic variation in life history traits of the antlion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of the Bergman's rule. *Evolution* 53:1180-1188.

- Atkinson D. & R.M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 235-239.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E. & Congdon D. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1980:921-923.
- Ballinger, R.E., Smith, G.R. & J.W. Nietfeldt (1996) Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: An experimental evaluation. *Southwestern Naturalists* 41: 179-200.
- Ballinger, R.E., Lemos-Espinal J.A & G.R. Smith. 2000b. Reproduction in females of three species of crevice dwelling lizard (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna & Environ.* 35:179-783.
- Ballinger, R.E., G.R. Smith and J.A. Lemos-Espinal. 2000a. *Xenosaurus*. *Cat. Amer. Amphib. Rept.* 712:1-3.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in Los Tuxtlas, Veracruz, México. PhD Dissertation. University of Georgia. Athens, Georgia.
- Berrigan D. & E.L. Charnov. 1994. Reaction norms for age and size at mature in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70: 474-478.
- Berven, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36:962-983.
- Berven, K.A & Gill D.E. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist* 23: 85-97.
- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1990. Dimensionless number and life history evolution: age of maturity versus adult life span. *Evolutionary Ecology* 4: 273-275.

- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Ferguson, G.W. & Brockman T. 1980. Geographic differences of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980:259-264.
- Ferguson, G.W. & Talent L.G. 1993. Life history traits of the lizard *Sceloporus undulatus* from two population raised in a common laboratory environment. *Oecologia* 93:88-94.
- Gadgil, M & W.H. Bosert. 1970. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist* 104: 1-24.
- Halliday, T.R. 1992. Sexual selection in amphibians and reptiles: theoretical issues and new directions. In: Adler K.(Ed.). *Herpetology: Current research on the Biology of amphibians and reptiles*. Proceedings of the first world congress of herpetology. Society for the study of amphibians and reptiles. Oxford Ohio. USA. pp. 81-95.
- Huey R.B. & D. Berrigan (2001) Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist* 158: 204-210.
- Lemos-Espinal J.A. & R.E. Ballinger. 1995. Ecology of growth of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano. Puebla, Mexico. *Trans. Nebraska Acad. Sci.* 22:77-85.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History* 5:181-186.

- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 2003. Variation in growth and demography of Knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*, Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35: 240-249.
- Martin P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Muchigan*. 101 :1-102.
- Nieto-Montes de Oca, A., Campbell, J.A. & O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from siera madre del sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 57: 32-47.
- Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In: Vitt, L.J. and Pianka E.R. (eds.) *Lizard ecology. Historical and experimental perspectives*. Pp. 30-49. Princenton University press, New Jersey.
- Niewiarowski, P.H. 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: Toward an integrative approach to the study of life history variation. *American Naturalist* 157: 421-433.
- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology*, 1992-2002.
- Rojas-González R. I., Zúñiga-Vega J.J. & J.A. Lemos-Espinal. In Press. Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *Journal of Herpetology*.
- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*. 78:411-419.



- Smith, G.R., R.E. Ballinger & J.W. Nietfeldt. 1994. Elevational variation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Functional Ecology* 8:215-218.
- Smith, G.R., R.E. Ballinger & Rose B.R. 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahua Mountains in southeastern Arizona, with emphasis on annual variation. *Herpetological* 51: 342-349.
- Stamps, J.A. & S. Tanaka (1981) The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62: 33-40.
- Tinkle, D.W., Wilbur H. M., & Tilley S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Van Devender W.R. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-1038.
- Van Sluys, M. 1998. Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 32:359-365.
- Von Bertalanffi, L. 1951. Metabolic types and growth types. *Am. Nat.* 85:111-117.
- Von Bertalanffi, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly review of Biology* 32:217-231.
- Zúñiga-Vega J.J. Rojas González R.I. Lemos-Espinal J.A. & M.E. Pérez Trejo (2005). Growth Ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology* 39: 433-443.

Cuadro 1. Estadísticos de regresión para las curvas de crecimiento.  $a$  = tasa inicial de crecimiento,  $b$  = La pendiente de la recta como el parámetro característico del crecimiento,  $-a/b$  = tamaño asintótico. G F : Gómez Farias, M D : El Madroño, M: machos, H: hembras.

Localidad	Año	Sexo	N	R <sup>2</sup>	a	b	-a/b
G F	2000	M	17	0.748	0.12917	-0.0011	117.427
G F	2000	H	26	0.770	0.13604	-0.00111	122.559
G F	2000	M y H	43	0.747	0.12652	-0.00103	122.835
G F	2001	M	21	0.891	0.13362	-0.0011	121.473
G F	2001	H	25	0.858	0.13403	-0.00113	118.611
G F	2001	M y H	46	0.874	0.13313	-0.00111	119.937
G F	2001-2002	M y H	89	0.838	0.131	-0.001	121.296
M D	2000	M	46	0.818	0.08793	-0.00078	112.731
M D	2000	H	46	0.863	0.07255	-0.00061	118.934
M D	2000	M y H	92	0.825	0.07917	-0.00069	114.739
M D	2001	M	39	0.904	0.09989	-0.00088	113.511
M D	2001	H	55	0.886	0.09788	-0.00086	113.814
M D	2001	M y H	94	0.898	0.09884	-0.00087	113.609
M D	2001-2002	M y H	186	0.862	0.092	-0.001	114.214

**Leyendas de las Figuras**

Figura 1. Relación entre la tasa de crecimiento y la talla de machos y hembras de *Xenosaurus platyceps* para cada localidad de estudio en los años 2000 y 2001. Los estadísticos de las regresiones están resumidos en el cuadro 1.

Figura 2. Relación de la talla y la edad predichas por la trayectoria de Von Bertalaffi (1957). Los cuadrados representan el crecimiento predicho para Gómez Farias y los rombos representan el crecimiento predicho para El Madroño. El modelo está basado en los datos de las regresiones para ambos años y ambos sexos en cada localidad.

Figura 1

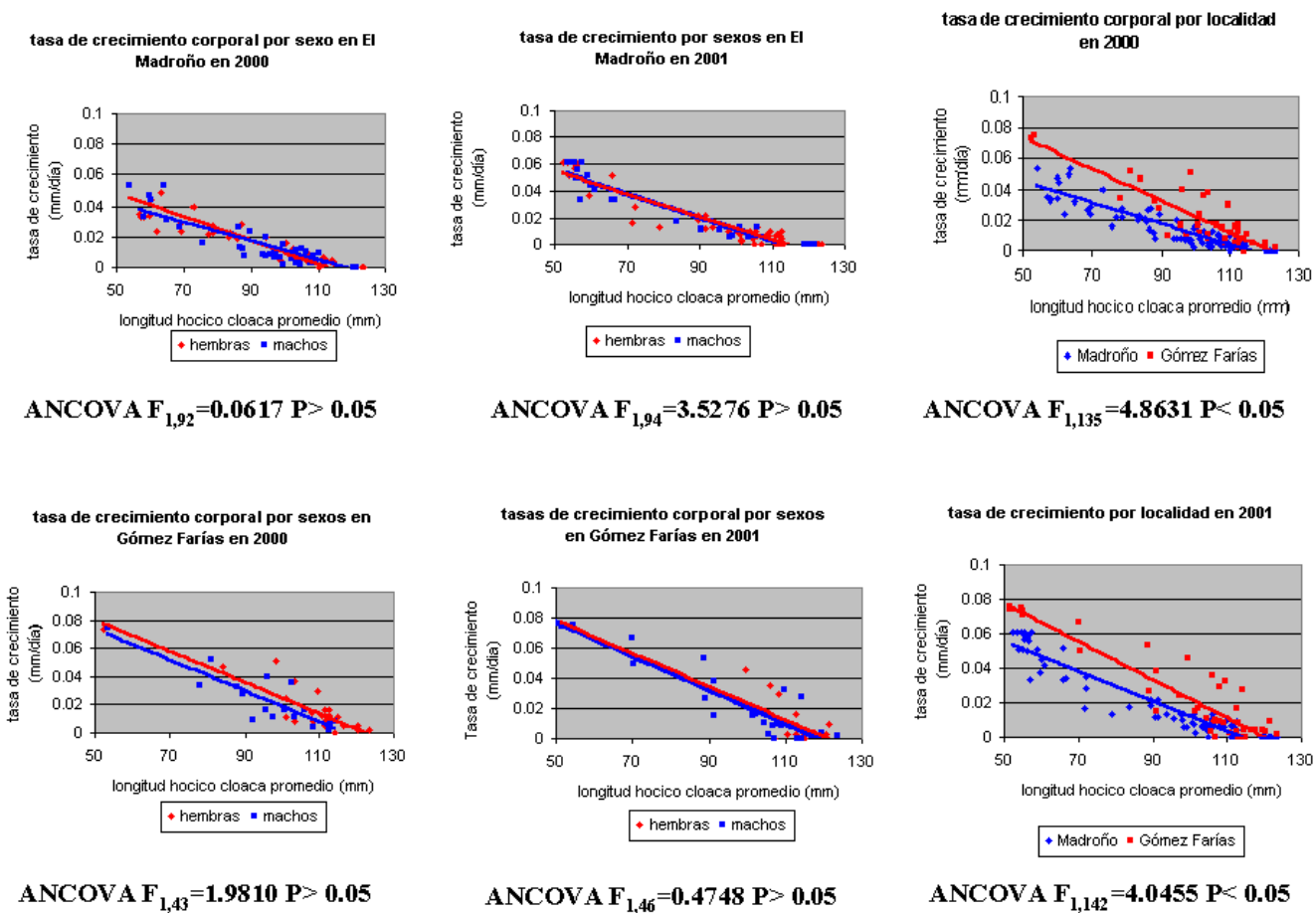
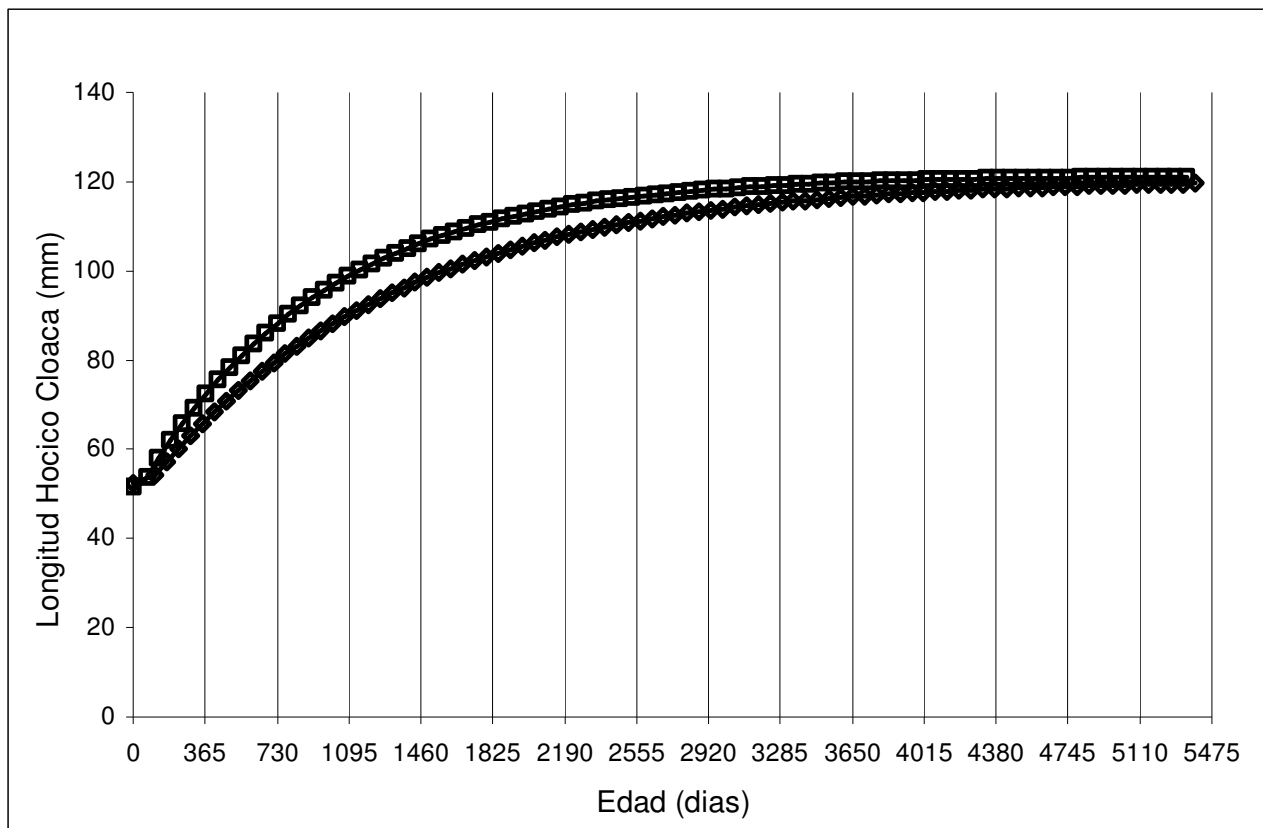


Figura 2





### CAPITULO III

RRH: *Xenosaurus platyceps* crecimiento corporal

#### **Fuentes de variación en las tasas de crecimiento corporal de neonatos de**

#### ***Xenosaurus platyceps*: una evaluación experimental**

R. ISAAC ROJAS-GONZÁLEZ

Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 54090, México

*E-mail autor: isaacrojasg@gmail.com*

Palabras Clave: Crecimiento corporal, comparación tropical-templado, jardín común, norma de reacción, *Xenosaurus platyceps*.

RESUMEN.— Se han registrado diferencias geográficas en las trayectorias de crecimiento de la lagartija *Xenosaurus platyceps*. Con la intención de distinguir si las tasas de crecimiento corporal de neonatos de esta lagartija se ven afectadas por causas próximas cómo la temperatura y el alimento o por causas relacionadas con adaptaciones locales fijadas genéticamente en cada población, se realizó un experimento de jardín común. La disponibilidad de alimento no parece afectar la tasa de crecimiento corporal de estas lagartijas; posiblemente en el diseño experimental la variación en la disponibilidad de alimento no fue suficiente para que las lagartijas exhibieran diferencias. La temperatura tuvo un efecto importante en la expresión de las tasas de crecimiento de los neonatos, registrando las tasas de crecimiento corporal más altas cuando las lagartijas se mantuvieron a mayor temperatura. La evidencia no fué contundente con respecto a la variación atribuible a características genéticas específicas que experimenta cada población, de forma que se propone que la variación geográfica en el crecimiento corporal de esta especie es causada por una compleja combinación de fuentes ambientales y genéticas que experimenta cada población.



## INTRODUCCIÓN

En general, los estudios comparativos sobre variación de historias de vida se enfocan en dos tipos de comparaciones: la variación intraespecífica y la variación interespecífica (Niewiarowski y Roosenburg 1993, Garland y Adolph 1994). En el caso de las comparaciones interespecíficas, por medio del empleo de los métodos comparativos filogenéticos (Harvey 1993), se busca encontrar patrones generales de covariación entre atributos de historia de vida que puedan ser atribuibles a la filogenia y a otras fuentes (i.e. Stearns 1984, Dunham y Miles 1985, Dunham *et al.* 1988, Miles y Dunham 1992). Por otra parte, los estudios sobre variación intraespecífica, pretenden identificar las fuentes ambientales de variación que están asociadas con la variación de historias de vida que se observa (i.e. Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1977, Jones & Ballinger 1987, Ford & Siegel 1989, Niewiarowski y Roosenburg 1993, Smith y Ballinger 1994, Ballinger *et al.* 1996, Tracy 1999).

La variación de historias de vida puede ajustarse con la variación ambiental de dos formas: de una manera proximal influyendo en la expresión fenotípica del genotipo durante la ontogenia; y de una forma última como una fuente de selección sobre el genotipo de historia de vida (Niewiarowski y Roosenburg 1993). Las diferencias entre poblaciones en las características de historia de vida que son inducidas por el ambiente pueden ser entendidas como “puntos” a lo largo de una sola norma de reacción (i.e. la norma de reacción de un genotipo es el grupo completo de fenotipos que ese genotipo puede expresar al interactuar con el grupo completo de ambientes en los que este fenotipo puede sobrevivir: Stearns, 1992), mientras que las diferencias entre poblaciones que son causadas por divergencia genética presentarán normas de reacción

diferentes (Via y Lande 1985, Stearns y Koella, 1986). Actualmente se acepta que la interpretación de la relevancia ecológica y evolutiva de la variación geográfica intraespecífica en la variación de historias de vida requiere de la separación de las fuentes ambientales de las genéticas (Ferguson y Brockman 1980, Ballinger 1983, Berben y Gill 1983, Jones y Ballinger 1987, Ford y Siegel, 1989, Jocksch 1997).

En reptiles, existe evidencia que anota que los atributos de historia de vida, como la tasa de crecimiento corporal, el tamaño y la frecuencia de las puestas, presentan plasticidad fenotípica (Siegel y Ford 1991), de forma tal que la variación geográfica entre poblaciones no refleja necesariamente diferencias genéticas. Particularmente se ha observado que las tasas de crecimiento corporal que presentan las lagartijas pueden ser muy variables, respondiendo a factores como la temperatura y la disponibilidad de alimento (Andrews 1976, Ballinger y Congdon 1980, Stamps y Tanaka 1981, Smith y Ballinger 1994). Además, la variación en las tasas de crecimiento tiene consecuencias directas sobre otros atributos de historia de vida, como la talla corporal adulta, la fecundidad, la edad y el tamaño a la madurez, de forma que se dificulta la interpretación de la variación exhibida en muchos atributos de historia de vida (Sinervo 1990).

Dunham y colaboradores (1989), desarrollaron un marco conceptual en el que explican que los individuos de varias poblaciones presentan diferentes fenotipos de historia de vida con respecto a la asignación de energía, de forma tal que la inversión del total de energía asimilada por un individuo al crecimiento, al mantenimiento, al almacenamiento y a la reproducción está especificado por un grupo de “reglas” de inversión que son heredables (el llamado genotipo de historias de vida) que maximiza el éxito reproductivo de un individuo en un ambiente dado. Sin embargo, para cualquier grupo

de reglas en particular, se requiere que el patrón de inversión no sea invariable, sino que debe variar al presentar diferentes patrones de inversión, lo que permite incrementar el éxito reproductor bajo las diferentes condiciones ambientales a las que puede estar expuesto un organismo a lo largo de su vida. En otras palabras, en la expresión de las reglas de historia de vida puede existir plasticidad fenotípica adaptativa (Via y Lande 1985, Bull 1987, Newman 1988, Grant y Dunham 1990). Dado que la plasticidad fenotípica puede generar variación geográfica en la tasa de crecimiento, la variación geográfica observada puede ser producto de la evolución de diferentes grupos de reglas (genotipos de historias de vida) especificando diferentes inversiones proporcionales en los individuos de cada población. Para distinguir entre estas alternativas, es necesario separar la relevancia ecológica y evolutiva de la variación en las tasas de crecimiento corporal (Lande 1982, Ballinger 1983, Berven y Gill 1983, Ford y Siegel 1989, Niewiarowski y Roosenburg 1993).

Al realizar comparaciones sobre características de historia de vida de la lagartija *Xenosaurus platyceps* (Rojas-González et al. a, b, en prensa y datos no publicados) se observa variación en las características de historia de vida que presentan una población de una zona templada y de una población de una zona tropical. Particularmente en lo que se refiere al crecimiento corporal, se distingue que las lagartijas en el ambiente tropical tienen tasas de crecimiento más altas comparadas con las lagartijas habitantes de ambientes templados. Estas observaciones son coincidentes con la teoría que predice que las lagartijas que habiten ambientes con mayor temperatura presentarán tasas de crecimiento corporal más aceleradas comparadas con aquellas lagartijas que habiten ambientes con temperaturas menores (Grant y Dunham 1998, Sinervo y Adolph 1989, Adolph y Porter 1996). El presente trabajo tiene por objetivo distinguir las fuentes de

variación ambientales de aquellas que corresponden a adaptaciones locales fijadas genéticamente en cada población con respecto a las tasas de crecimiento corporal de neonatos de la lagartija *Xenosaurus platyceps*. Para esto, se diseñó un experimento de jardín común para estimar los efectos relativos de dos posibles fuentes ambientales de variación: la disponibilidad de alimento y la temperatura, y la posibilidad de que existiesen fuentes de variación genéticas específicas de cada población sobre las tasas de crecimiento entre dos poblaciones de *Xenosaurus platyceps* en Tamaulipas, una población de una zona templada y otra población de una zona tropical. El principal interés se basó en determinar si las diferencias que se han registrado entre estas poblaciones (ver capítulo anterior) pueden ser explicadas por las variaciones ambientales que inducen variación plástica en el fenotipo (son diferentes puntos de una misma norma de reacción) o, alternativamente, si ha ocurrido divergencia genética con respecto a las tasas de crecimiento (i.e. cada población presenta una norma de reacción particular).

## MATERIALES Y METODOS

*Obtención de los neonatos.*- Las hembras de las que se obtuvieron los neonatos para este estudio se recolectaron en dos localidades separadas por aproximadamente 60 km en el estado de Tamaulipas, México. El sitio templado se localiza a 1460 m de elevación y corresponde a un bosque de encino y el sitio tropical se localiza a 420 m de elevación y corresponde a un bosque tropical subcaducifolio. A mediados de junio de 2003 se recolectaron 30 hembras grávidas por localidad, aproximadamente un mes antes de que ocurrieran los nacimientos. Estas hembras fueron transportadas al laboratorio y mantenidas en encierros de plástico individuales a 25°C con papel periódico estéril

como sustrato y doblado simulando grietas que siempre fueron ocupadas por las hembras, con agua y alimento (grillos, larvas de escarabajo y de mariposa) *ad libitum* y con un fotoperíodo de 12 horas luz: 12 horas oscuridad. Estos encierros fueron revisados diariamente para identificar a las hembras que hubieran dado a luz y recolectar a sus crías.

Se obtuvo un total de 110 neonatos, 48 de madres provenientes de la localidad tropical y 62 de madres provenientes de la zona templada. Inmediatamente después del nacimiento, con una regla de plástico transparente ( $\pm 1$  mm) se midió la longitud hocico-cloaca de cada cría, la cual fue depositada en un encierro individual idéntico al que alojaba a las hembras, variando las condiciones de mantenimiento dependiendo del tratamiento al que fuera asignada. Aleatoriamente cada una de las crías se asignó a uno de dos tratamientos: temperatura alta (27 °C) o baja (23 °C) con alta o baja disponibilidad de alimento.

*Manipulación de temperatura y alimento.* - Para mantener a las lagartijas en una temperatura constante se construyeron dos cámaras ambientales de madera de 1m<sup>3</sup> forrada de unicel; la temperatura fue provista por placas térmicas de resistencia de 30 x 60 cm que regulaban su encendido y apagado con un pirómetro digital CJ® modelo XMTG-9000, que permite mantener una temperatura constante dentro de las cámaras con un error de  $\pm 1^\circ\text{C}$ . Como no se conoce cuál es la tasa de ingesta de alimento de estas lagartijas, se asignaron dos tratamiento de disponibilidad de alimento que fueron marcadamente diferentes: dos grillos de dos semanas de edad tres veces por semana y dos grillos de dos semanas de edad dos veces por semana, de forma que el tratamiento con baja disponibilidad de alimento es 1/3 menor comparado con el tratamiento con alta

disponibilidad de alimento. De esta forma, como fuentes de variación en el presente experimento se consideraron dos orígenes, dos temperaturas y dos disponibilidades de alimento, con lo cual se tuvieron 8 tratamientos distintos (ver cuadro 1).

Comúnmente las tasas de crecimiento de los reptiles son expresadas como tasas de cambio en la masa o en longitud hocico-cloaca (Andrews 1982). En el presente experimento se empleó la tasa de cambio en la longitud hocico-cloaca en vez de un cambio en la masa, pues se ha reportado que la tasa de cambio en la masa puede evidenciar un cambio en los contenidos estomacales, más que un cambio en el tamaño corporal (Dunham 1978). Existen muchas formas de analizar el crecimiento corporal (ver la revisión de Andrews de 1982). En el presente experimento se analizó un solo aspecto de crecimiento: la tasa de crecimiento diaria promedio,  $TC$ , medida como:

$$TC = \frac{LHC_2 - LHC_1}{Edad}$$

donde la  $LHC_1$  corresponde a la talla al nacer y la  $LHC_2$  la talla a los 2 meses de edad. La edad corresponde al número de días transcurridos entre el nacimiento y los 2 meses de edad. De forma que la tasa de crecimiento tiene por unidad mm/día.

*Análisis estadístico.*- Las tasas de crecimiento fueron analizadas por medio de un análisis de varianza no paramétrico (Kruskall-Wallis), pues las tasas de crecimiento corporal no cumplen con los supuestos de distribución normal ni homogeneidad de varianzas que se requieren para realizar pruebas paramétricas (Sokal y Rohlf 1981). Se utilizó el método *post hoc* de Dunn para realizar comparaciones entre pares de medias de diferentes tratamientos a causa de que los tamaños de las muestras que se

compararon no fueron iguales (Leheman y D'abrera 1975), dando lugar a un total de 28 comparaciones pareadas. Estas comparaciones fueron analizadas poniendo especial atención en la variación registrada cuando una sola de las variables era modificada, por ejemplo, comparando las lagartijas de diferentes orígenes cuando los tratamientos de temperatura y alimento eran los mismos, de forma que para el análisis de este experimento corresponden cuatro comparaciones pareadas para cada una de las fuentes analizadas: el origen, la temperatura y la disponibilidad de alimento, dando un total de 12 comparaciones pareadas sobre las que se basa la discusión.

## RESULTADOS

Se estimaron las tasas de crecimiento corporal para los individuos sometidos a los ocho tratamientos (ver figura 1) y las estadísticas descriptivas se encuentran resumidas en el cuadro 1. Las tasas de crecimiento registradas para estos organismos presentaron una amplia variación (ver figura 1 y cuadro 1) y los promedios registrados de todos los tratamientos caen dentro de la variación natural registrada para estas lagartijas en el campo (ver figura 1).

La prueba de Kruskal-Wallis demuestra que existieron diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de los individuos sometidos a diferentes tratamientos ( $H = 81.95$  con 7 grados de libertad,  $P = 0.001$ ). Las comparaciones pareadas por el método de Dunn demostraron los pares de tratamientos entre los que se encuentran diferencias significativas (ver cuadro 6).

Las comparaciones pareadas que son de interés demostraron que no existieron diferencias significativas entre las tasas de crecimiento según los tratamientos cuando la única condición que variaba era el alimento (ver las siguientes comparaciones pareadas del cuadro 6: trop alta alto vs trop alta bajo, trop baja bajo vs trop baja bajo, temp alta alto vs temp alta bajo ni en la comparación temp baja alto temp baja bajo). Por el contrario, al comparar los pares de tratamientos donde la única condición que se modificaba era la temperatura, todas las comparaciones resultan ser significativas (ver las siguientes comparaciones del cuadro 6: trop alta alto vs trop baja alto, trop alta bajo vs trop baja bajo, temp alta alto vs temp baja alto, temp alta bajo vs temp baja bajo). Las diferencias en la tasa de crecimiento al analizar las comparaciones entre pares de tratamientos donde la única condición que se modificaba era el origen de las lagartijas no fue significativa en tres de las cuatro comparaciones (ver las siguientes comparaciones del cuadro 6: trop alta alto vs temp alta alto, trop baja alto vs temp baja alto y trop baja bajo vs temp baja bajo) y sólo es significativa en una comparación (solo la comparación trop alta bajo vs temp baja bajo del cuadro 6).

## DISCUSIÓN

*Comparación con la variación natural.*- Es interesante anotar que se registró una gran variación en las tasas de crecimiento que los neonatos de *Xenosaurus platyceps* pueden exhibir en las condiciones de mantenimiento a las que fueron expuestas. Esta variación fue mayor que la registrada en el campo, presentando tasas de crecimiento mayores y menores a las registradas en neonatos en el campo, considerado los promedios de las tasas de crecimiento de cada tratamiento, los promedios registrados en el laboratorio para todos los tratamientos se corresponden con la variación natural



registrada en neonatos de ambas zonas de estudio (Rojas-González et al. no publicado), por lo cual podemos suponer que las condiciones de manejo permitieron la expresión del crecimiento que pueden presentar estas lagartijas en condiciones naturales, no sin olvidar que las inferencias que son resultado de este experimento están, en sentido estricto, restringidas a los dos sitios estudiados y a las condiciones experimentales a las que fueron sometidas las lagartijas.

*Disponibilidad de alimento.*- No se encontró que la disponibilidad de alimento fuese un factor importante que diera lugar a diferencias en las tasas de crecimiento de estas lagartijas. Esta situación contradice a las predicciones, ya que en general se reconoce que la disponibilidad de alimento es un factor muy importante que favorece el crecimiento corporal (Ballinger 1977, Andrews 1982, Abts 1987, Lemos-Espinal *et al.* 2003). Una explicación plausible por la cual la disponibilidad de alimento no parece ser un factor que genere variación en las tasas de crecimiento de los neonatos de *Xenosaurus platyceps* es que en el diseño experimental la disponibilidad de alimento que se ofreció está por encima del máximo que pueden ingerir los neonatos de esta lagartija, de forma tal que aunque la diferencia neta entre baja disponibilidad y alta disponibilidad fue de un orden de magnitud de 1/3, esta diferencia fue invisible para las lagartijas, pues estas podían alimentarse hasta saciarse con el tratamiento de baja disponibilidad. Es decir, el tratamiento de baja disponibilidad superaba el umbral de lo que estas lagartijas pueden ingerir, de forma posiblemente en ambos tratamientos (alta y baja disponibilidad de alimento) las lagartijas ingerían la misma cantidad de alimento.

*Temperatura.*- En todas las comparaciones entre los tratamientos en los cuales el único factor que se variaba era la temperatura, las diferencias en la tasa de crecimiento

fueron significativas, encontrando las mayores tasas de crecimiento en el tratamiento de mayor temperatura comparado con el tratamiento de baja temperatura; de forma tal que se propone que la temperatura es un factor importante para explicar la variación de las tasas de crecimiento corporal de las crías de *Xenosaurus platyceps* en Tamaulipas.

Algunos autores (Dunham et al. 1989, Adolph y Porter 1993,1996), han sugerido para otras especies de lagartijas que la temperatura es un factor clave en el crecimiento corporal, ya que la temperatura determina las tasas metabólicas y regula las tasas de digestión y de asimilación del alimento, lo cual puede tener un efecto muy importante en muchos atributos de historia de vida y particularmente sobre el crecimiento corporal. De este modo, no es arriesgado proponer que las diferencias en los regimenes térmicos a las que estas lagartijas están expuestas en el ambiente tropical y en el ambiente templado sean una fuente importante que explique las diferencias en el crecimiento corporal que presentan las poblaciones que habitan estos ambientes.

*Origen.*- Sólo se registraron diferencias en la tasa de crecimiento de una de las cuatro comparaciones donde el origen fue la única variable que se modificó, de forma tal que no es posible asegurar que las respuestas fenotípicas específicas de la población tropical y de la templada en los diferentes tratamientos a los que fueron sometidas tengan una base genética. Así, se puede sugerir que la variación geográfica que presentan estas lagartijas podría ser entendida como diferentes puntos de una misma norma de reacción (Dunham et al. 1989). Sin embargo, el hecho de que una de estas diferencias sea significativa sugiere que las diferencias genéticas pueden contribuir de alguna manera a la variación fenotípica observada en el presente experimento. De este modo, este ensayo proporciona la primera evidencia de que la variación geográfica en las tasas de crecimiento corporal que se registra en *Xenosaurus platyceps* puede reflejar

diferencias genéticas entre algunas poblaciones. Aparentemente, la divergencia genética puede jugar un papel importante en la variación geográfica de las tasas de crecimiento de esta especie, como lo han sugerido otros autores al explicar la variación geográfica lagartija *Sceloporus undulatus* (Ferguson y Brookman 1980, Niewiarowski y Roosenburg 1993).

Los resultados de este experimento auxilian en la interpretación de las diferencias encontradas en las tasas de crecimiento entre la población de la zona tropical y la población de la zona templada. Si las diferencias que se registran naturalmente entre ambas poblaciones pudieran ser explicadas únicamente por plasticidad fenotípica, entonces esperaríamos un incremento significativo en las tasa de crecimiento de las lagartijas originarias de una población templada cuando están sujetas a temperaturas altas y un decremento igualmente significativo en las lagartijas de origen tropical cuando éstas se encuentran sometidas a temperaturas bajas, y ambos efectos fueron observados. Sin embargo, todavía queda la cuestión de que si esta plasticidad fenotípica es resultado de una misma norma de reacción o si cada población tiene una norma de reacción diferente. La evidencia en este aspecto demuestra que posiblemente exista un grado pequeño de divergencia en la forma en que responden las poblaciones a la variación ambiental, sin embargo es necesario aclarar este aspecto, ya sea incrementando el gradiente ambiental al que están sujetas las lagartijas en un experimento de jardín común o realizando experimentos de trasplantes recíprocos, que son una herramienta de análisis muy efectiva para la clara exposición de las fuentes genéticas de variación geográfica (Primak y Antonovics 1981, Aristón 1991, Niewiarowski y Roosenburg 1994).

Este experimento igualmente sugiere que las crías de *Xenosaurus platyceps* tienen el potencial genético para presentar tasas de crecimiento relativamente rápidas a altas temperaturas, por lo cual en un ambiente mucho más favorable para el crecimiento, como en las zonas tropicales, tienen el potencial genético para tomar ventaja. La probable interacción población (genotipo) x ambiente que se sugiere en este experimento apunta a que tanto las diferencias genéticas como las ambientales son responsables de las diferencias observadas en el crecimiento corporal entre ambas poblaciones. Esta interpretación subraya la posibilidad de que los factores responsables de la variación geográfica en la tasa de crecimiento a lo largo del área de distribución de esta especie sean una compleja combinación de fuentes ambientales y fuentes genéticas específicas de cada población.

Por medio de experimentos de jardín común se ha demostrado la base genética de la variación geográfica en atributos de historia de vida para otros vertebrados (Berven 1982, Stearns 1983). Sin embargo, diferentes autores (Primak y Antonovics 1981, Niewiarowski y Roosenburg 1994) han propuesto que las respuestas fenotípicas registradas en un laboratorio no pueden ser comparables con las diferencias que se observan entre poblaciones a causa de que los individuos pueden estar expuestos a condiciones inusuales en el laboratorio que son irrelevantes a las diferencias observadas entre las poblaciones, de forma que estos autores proponen que los experimentos de trasplantes recíprocos, aunque logísticamente más demandantes, representan una mejor herramienta para distinguir las fuentes población específicas de las ambientales. Este enfoque podría explorarse con los miembros del género *Xenosaurus*, debido a su escasa movilidad y a su recaptura es relativamente fácil.

*Agradecimientos.*— Gracias a CONACYT por la beca para realizar sus estudios de doctorado. El laboratorio de herpetología-Vivario de Iztacala amablemente proporcionó el alimento para las lagartijas. Se agradece a H. Mandujano-Alvarez por permitir modificar sus instalaciones para alojar las cámaras ambientales. Un reconocimiento especial a J. A. Lemos-Espinal, E. Morales y F. Méndez de la Cruz, cuyos comentarios permitieron el diseño del presente trabajo y cuyas críticas lo mejoraron notablemente.

#### LITERATURA CITADA

- Abts M.L. 1987. Environment and variation in life history traits of the Chuckwalla *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57: 215-232.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1976. Grow rate in island lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In: Gangs C., & Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia Vol. 13., Physiology*. Academic Press, New York, 273-320.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E. 1983. Life history variations. In: Huey, R.E., E.R. Pianka, and T.W. Shoener, Editors. *Lizard ecology. studies of a model organism*. Harvard Universty Press. Cambridge, Massachusetts. Pp. 241-260.

- Ballinger, R.E. & Congdon D. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1980:921-923.
- Ballinger, R.E., Smith, G.R. & J.W. Nietfeldt. 1996. Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: An experimental evaluation. *Southwestern Naturalists* 41: 179-200.
- Berven, K.A & Gill D.E. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist* 23: 85-97.
- Bull, J.J. 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41: 303-3015.
- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Dunham, A.E. & D.B. Miles.1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effect of size and Phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126:231-257.
- Dunham A. E., Miles D.B., & Reznick D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 16, pp.441-522. Alan R. Liss, New York.
- Ferguson, G.W. & Brockman T. 1980. Geographic differences of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980:259-264.
- Ford, N.B. & Siegel 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from viviparous snake. *Ecology* 70:1768-1774.
- Garland T. Jr. & S.C. Adolph. 1994. Why not to do two-species comparative studies: Limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67: 797-828.

- Grant, B.W. & A.E. Dunham. 1990. Elevational covariation in environmental constraints in life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- Harvey, P.H. 1993. Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology*. 65: 225-263.
- Jocksch, E.L. 1997. Geographic variation and phenotypic plasticity of number of trunk vertebrae in slender salamanders, *Batrachoseps* (Caudata: plethodontidae) *Evolution*, 51: 1966-1982.
- Jones, S.M. and R.E. Ballinger. 1987. Comparative life histories of *Holbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in Western Nebraska
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63:607-615.
- Lehman, E.L. & H.J.M. D'abrera. 1975. *Nonparametrics Statistical Methods Based on Ranks*. McGraw-Hill. USA.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 2003. Variation in growth and demography of Knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*, Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica*35: 240-249.
- Miles, D.B. & A.E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in life history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139: 848-869.
- Newman, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiophus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology*, 1992-2002.

- Primack, R.B. & J. Antonovics. 1981. Experimental ecological genetics in *Plantago*. V. Components of seed yield in the ribwort plantain *Plantago lanceolata* L. *Journal of Ecology* 70: 55-76.
- Siegel, R.A & N.B. Ford. 1991. Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica* 47: 301-307.
- Sinervo, B. 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 78:411-419.
- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*. 78:411-419.
- Smith, G.R. & R.E. Ballinger. 1994. Temporal and special variation in individual growth in the Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1994 4: 1007-1013.
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman. New York, USA.
- Stamps, J.A. & S. Tanaka. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62: 33-40.
- Stearns, S.C. 1983. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in lizards and snakes. *The American naturalist* 123: 56-72.
- Stearns, S.C. & Koella J. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: Predictions for norms of reaction for age- and size- at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Tinkle D.W. & Ballinger R.E. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the interespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.



Tracy C.R. 1999. Differences in body size among chuckwalla (*Sauromalus obesus*) populations. *Ecology* 80: 259-271.

Via S. & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.

Cuadro 1. Tasas de crecimiento corporal promedio (mm/día) de los neonatos de *Xenosaurus platyceps* obtenidas en las ocho condiciones experimentales consideradas.

Origen	Tratamientos		Tasa de crecimiento corporal promedio	Error estándar	n
	Temperatura	Disponibilidad de alimento			
Tropical	Alta	Alta	0.0742	0.0075	12
Tropical	Alta	Baja	0.0680	0.0053	12
Tropical	Baja	Alta	0.0296	0.0044	12
Tropical	Baja	Baja	0.0178	0.0044	12
Templado	Alta	Alta	0.0558	0.0050	16
Templado	Alta	Baja	0.0444	0.0032	15
Templado	Baja	Alta	0.0211	0.0022	15
Templado	Baja	Baja	0.0180	0.0023	16

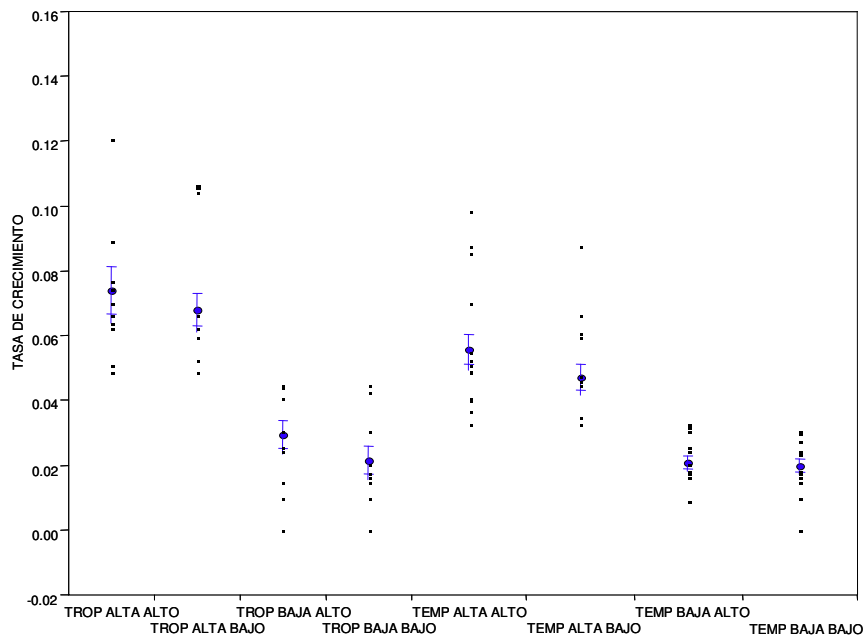
Cuadro 2. Resultados de las comparaciones pareadas de las medias de los tratamientos por el método de Dunn. Los valores positivos corresponden a pares de promedios que presentan diferencias estadísticamente significativas ( $\alpha = 0.05$ ). Las claves para cada tratamiento son los mismos que los explicados en la figura 1.

ORIGEN	TROP	TROP	TROP	TROP	TEMP	TEMP	TEMP
TEMPERATURA	ALTA	ALTA	BAJA	BAJA	ALTA	ALTA	BAJA
ALIMENTO	ALTO	BAJO	ALTO	BAJA	ALTO	BAJO	ALTO
TROP							
ALTA							
ALTO							
TROP							
ALTA	-0.01483						
BAJO							
TROP							
BAJA	0.023567	0.017444					
ALTO							
TROP							
BAJA	0.031655	0.025532	-0.01286				
BAJA							
TEMP							
ALTA	-0.00125	-0.00738	0.006576	0.014664			
ALTO							
TEMP							
ALTA	0.007051	0.000928	-0.00228	0.005804	-0.00986		
BAJO							
TEMP							
BAJA	0.033143	0.027020	-0.01137	-0.01946	0.016230	0.007353	
ALTO							
TEMP							
BAJA	0.034610	0.028487	-0.00991	-0.018	0.017719	0.008837	-0.01725
BAJO							

## Leyendas de Figuras

Figura 1. Tasas de crecimiento corporal (mm/día) registradas para los neonatos de *Xenosaurus platyceps* para cada tratamiento. Los puntos gruesos representan las medias y las líneas un error estándar. Cada tratamiento esta definido primero por el origen (trop = tropical, temp = templado), después la temperatura (alta = 27°C y baja = 23°C) y finalmente la disponibilidad de alimento (alto = alta disponibilidad, bajo = baja disponibilidad).

Figura 1





CAPITULO IV

**Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata:  
Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate  
populations**

R. Isaac Rojas-González<sup>1</sup>, Carissa P. Jones<sup>2,3</sup>, J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>2</sup>, and Julio A.  
Lemos-Espinal<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 54090, México

<sup>2</sup>Evolutionary Ecology Laboratories, Department of Biology, Brigham Young University, Provo, UT, 84602, USA

<sup>3</sup>Correspondence author:

Carissa P. Jones. 401 WIDB, Brigham Young University, Provo, UT, 84602, USA.

E-mail address: kalika@byu.edu

Kind of paper: Article

Running head: *Xenosaurus platyceps* demography

Artículo aceptado en **Amphibia-Reptilia** el de 18 de diciembre de 2007

## Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations

R. Isaac Rojas-González<sup>1</sup>, Carissa P. Jones<sup>\*2</sup>, J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>2</sup>, Julio A. Lemos-Espinal<sup>1</sup>

**Abstract.** There appears to be variation in life-history strategies even between populations of the same species. For ectothermic organisms such as lizards, it has been predicted that demographic and life-history traits should differ consistently between temperate and tropical populations. This study compares the demographic strategies of a temperate and a tropical population of the lizard *Xenosaurus platyceps*. Population growth rates in both types of environments indicated populations in numerical equilibrium. Of the two populations, we found that the temperate population experiences lower adult mortality. The relative importance (estimated as the relative contribution to population growth rate) of permanence and of the adult/reproductive size classes is higher in the temperate population. In contrast, the relative importance for average fitness of fecundity and growth is higher in the tropical population. These results are consistent with the theoretical frameworks about life-historical differences among tropical and temperate lizard populations.

**Keywords:** demographic tactics, lizard life histories, matrix population models, tropical-temperate variation, *Xenosaurus platyceps*.

### Introduction

Demographic and life history traits exhibit variation both between and within species and attempts to understand such variation have resulted in a significant amount of empirical and theoretical literature concerning the evolution of life histories (reviewed in Stearns [1992] and Roff [2002]). Environmental conditions have been shown to affect the expression of demographic and life history traits, always within certain boundaries imposed by physiological, developmental, phylogenetic, and design constraints (Hedderson and Longton, 1996; Sears, 2005; Zamora-Abrego, Zúñiga-Vega and Nieto-Montes de Oca, 2007). Actually, life-historical differences among populations of a single species can have genetic basis that resulted from local adaptations to particular sets

of selective factors (Niewiarowski and Roosenburg, 1993; Díaz et al., 2007; Roff, 2007). When studying the sources of variation in demography and life history traits, particular emphasis has been placed on the lineage Squamata (Du et al., 2005). Lizards and snakes, as well as other ectothermic organisms, are highly dependent upon climatic conditions, and therefore geographic variation is assumed to be highly determined by the environmental regimes that populations experience (Adolph and Porter, 1993, 1996; Shine, 2005).

Tinkle (1969) and Tinkle, Wilbur and Tilley (1970) argued that lizard species and lizard populations inhabiting tropical environments experience longer favorable periods (for reproduction, metabolism, growth, social activities, etc.) in comparison with those inhabiting temperate environments. Furthermore, Adolph and Porter (1993, 1996) proposed that environments with long favorable periods result in higher mortality rates because lizards spend more time active (both daily and yearly) and are therefore at an increased risk of predation than are lizards inhabiting regions with restricted favorable seasons. As a result, life history traits and demographic strategies in the tropics are predicted to be remarkably different than those

1 - Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacalá, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacalá, Tlaxtepan, Estado de México 54090, México

2 - Evolutionary Ecology Laboratories, Department of Biology, 401 WIDB, Brigham Young University, Provo, UT 84602, USA

\*Corresponding author; e-mail: kalika@byu.edu



observed in temperate habitats. In spite of extensive research on lizard life histories (see Clobert, Garland and Barbault [1998] and references therein), most studies have been focused on short-lived species that live in temperate environments. Thus, current conclusions about demographic and life history patterns of lizards species are biased and generalizations are still limited (Widerhecker, 2003; Du et al., 2005; Iverson et al., 2006).

The main objective of this paper is to compare the demographic behavior of one tropical and one temperate population of the long-lived, late-maturing lizard *Xenosaurus platyceps* (King and Thompson, 1968) using a matrix model approach. This species is a flattened knob-scaled lizard that exhibits viviparity and an adult mean snout-vent length (SVL) of 111.7 mm. Its distribution is restricted to the Mexican state of Tamaulipas and it can be found from temperate to tropical forests (Martin, 1958). Like other members of the genus *Xenosaurus*, lizards from this species are thermoconformers and exclusively inhabit rock crevices from which they rarely entirely leave (Lemos-Espinal, Smith and Ballinger, 1997). They are active during the day and exhibit prey chemical discrimination and a sit-and-wait foraging mode (Cooper, Lemos-Espinal and Smith, 1998). *Xenosaurus platyceps* is currently cited as an endemic species under special protection by the Mexican environmental agency (NOM-059-ECOL-2001) due to the scarcity of populations, and for the purposes of this study we were only able to locate one abundant population within each environment type.

### Materials and methods

Two 5 ha study plots were delimited in two contrasting environments separated by approximately 60 km in Tamaulipas, México. The temperate site, referred to here as “El Madroño”, is located in an oak forest at 1460 m of elevation. Mean annual temperature in this region equals 22.9°C and total annual rainfall is 926.4 mm. The tropical site, referred to here as “Gómez Farías”, is located in a sub-perennial tropical forest at 420 m of elevation within

the Biosphere Reserve “El Cielo”. In this site mean annual temperature is 26.1°C and total annual precipitation is 1245.2 mm (“Tamatán” and “Sabinas” weather stations, respectively, both from Servicio Meteorológico Nacional).

### Field methods

From March 2000 to November 2003 we conducted monthly visits to the study sites. Virtually all crevices in the study plot were examined for lizards on every visit. Upon first capture a permanent individual number was assigned to each lizard by toe-clipping. In this and in every subsequent recapture, snout vent length (SVL), body mass, and sex were recorded for every individual. Lizards were then released in the same microhabitat.

### Survival estimates

We calculated survival for three annual transitions at each study site: 2000–2001, 2001–2002, and 2002–2003. Size-specific survival rates were estimated considering only resident lizards (individuals with more than one recapture; Ballinger, 1973). The use of this method for estimating survival probabilities avoids including migratory lizards. The proportion of resident lizards observed in the summer of a given year that were recaptured again in the summer of the following year was considered as an estimate of the annual survival rate. Our confidence on the accuracy of these survival estimates is based upon three main reasons: 1) this method is appropriate for organisms with low mobility or high philopatry such as xenosaurid lizards whose mean distance moved during their whole lifespan is minimal (between 5.47 and 12.26 m) and that remain in the same crevice (or set of three close crevices at the most) during long periods of time (Lemos-Espinal, Smith and Ballinger, 2003; Zamora-Abrego, 2004; Zúñiga-Vega et al., 2007). In consequence, we were able to know with high reliability where to locate individual lizards on each sampling occasion. 2) On each visit to the study plots we extensively sampled virtually all suitable microhabitats (rock crevices) for these lizards which maximized the probability of observing all the individuals alive. 3) After the early stages of our field work every new individual marked was a newborn, which indicated that we have already marked the whole population and that migration is almost null in these lizards; otherwise we would have been frequently finding unmarked juvenile or adult lizards. These exposed facts support the reliability of our survival estimates as it would have been hard to miss resident lizards unless they were actually dead.

To test for differences in mortality between sites we conducted a two-way ANOVA with mortality (calculated as  $1 - \text{survival rate}$ ) as the response variable and site and size class as categorical factors. Since transition probabilities show a binomial distribution, mortalities were transformed to the arcsine of their square root (Zar, 1999). We conducted an additional two-way ANOVA with site and size class as predictors and mortality of adult categories as the response variable. This was done to test for differences in adult mortality between the two contrasting localities.

*Matrix analyses*

The population dynamics and comparative demographics of *X. platyceps* were evaluated through the construction of six four-by-four matrices: one for each population for each of the three annual periods studied (2000-2001, 2001-2002, and 2002-2003). Lefkovich (1965) matrices were used, in which lizards were placed into four categories according to size. The upper limit for the first size class (yearlings) was 72 mm snout-vent length SVL, the size that corresponds to one year of age (Rojas-Gonzalez, unpubl.). The distinction between the second and third categories (juveniles and adults I) was based on the reported size at maturity for these lizards which is 100 mm SVL (Ballinger, Lemos-Espinal and Smith, 2000). Finally, the split of adults in two categories (growing and asymptotic adults) was done using the size at which we began to register zero growth rates (114 mm SVL; Rojas-González, unpubl.).

As with the survival rate, the permanence and growth probabilities of individuals (represented by the main diagonal and subdiagonal of the matrices, respectively) in any given stage class were calculated as the frequency at which lizards in that stage class experienced either survival staying in the same category (permanence or stasis) or survival progressing to the following category (growth) when observed from one year to the next. Each size class (with one exception) had a minimum of 10 individuals from which to calculate matrix transitions. The fecundity estimates, found in the first row of the matrices, represent the average contribution of individuals of adult size classes to yearlings. Fecundity was estimated each year for each site by capturing females near (but not within) the study sites and holding them in captivity until they gave birth. We caught 10, 10, and 23 pregnant females in the tropical site in 2000, 2001, and 2002, respectively, and 10, 12, and 28 in the temperate site in 2000, 2001, and 2002, respectively. As we found a significant effect of female size upon fecundity ( $F_{1,86} = 22.8$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 93$ ; Rojas-González et al., in press), we estimated fecundity entries of the matrices as the litter sizes predicted by the statistical relationship between female SVL and litter size for the average size of lizards within each adult category. From these we got 2.22 and 2.84 newborns per female for adults I and adults II, respectively for El Madroño. For Gómez Farfás the relationship between female SVL and litter size predicted 1.94 and 2.45 newborns per female for adults I and adults II, respectively. We used these fecundity estimates per site in all years as neither year ( $F_{2,86} = 1.4$ ,  $P = 0.26$ ) nor the interaction between year and locality ( $F_{2,86} = 0.2$ ,  $P = 0.81$ ) had a significant effect upon fecundity (Rojas-González et al., in press). In both populations, marking was done before the breeding season so it was unnecessary to multiply the measured fecundities by the adult survival probabilities; this corresponds to a pre-breeding procedure for estimating fecundity according to Caswell (2001).

From each of the six matrices constructed we obtained the finite population growth rate ( $\lambda$ ), the stable size distribution (vector  $\mathbf{w}$ ) and the size-specific reproductive values (vector  $\mathbf{v}$ ) using the power method (Caswell, 2001). Observed size class distributions were compared to those expected under equilibrium (vector  $\mathbf{w}$ ) using chi-squared tests.

Confidence intervals for  $\lambda$  were calculated using the analytical method proposed by Alvarez-Buylla and Slatkin (1991).

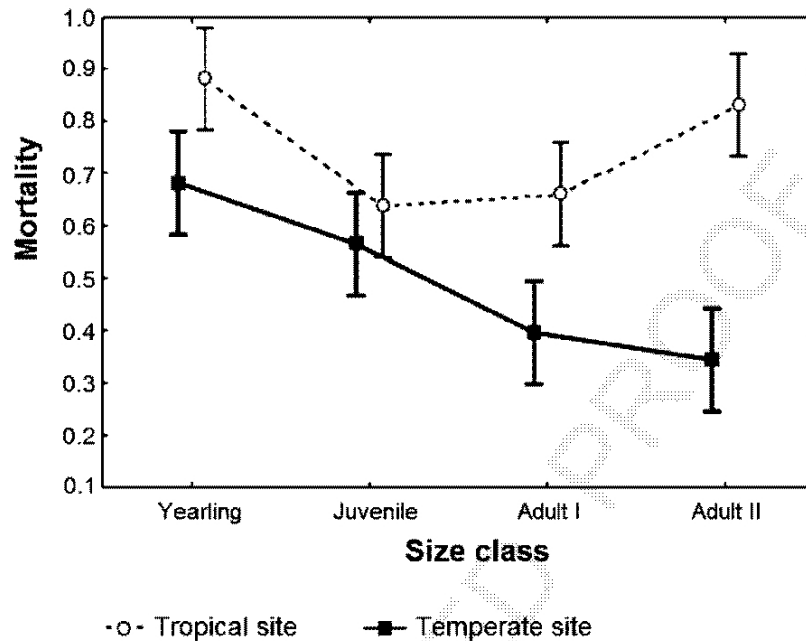
Elasticity matrices were constructed to estimate the relative contribution of each matrix entry to population growth rate. Each elasticity matrix entry was calculated as:

$$e_{ij} = s_{ij}(a_{ij}/\lambda)$$

where  $s_{ij}$  is the absolute sensitivity of  $\lambda$  to changes in  $a_{ij}$  ( $s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij}$ , de Kroon et al., 1986; Caswell, 2001). Because the sum of all elasticity matrix entries equals unity, the elasticity values for each entry, demographic process (i.e., growth, stasis, and fecundity), or size class may be interpreted as indicative of its relative importance to  $\lambda$  (de Kroon et al., 1986; Silvertown et al., 1993; de Kroon, van Groenendael and Caswell, 2000). Each location's elasticity values for the three main demographic processes – growth, stasis, and fecundity – were summed for each year, yielding six described data points. Each point was plotted in a triangular space defined by the three demographic processes – in other words, a demographic triangle (Silvertown et al., 1993). In addition to allowing us to compare the relative elastic value of each demographic process between the temperate and tropical locations, this demographic triangle graphically frames the life history strategies selected for in either environment.

**Results**

There was a significant difference between sites in overall mortality ( $F_{1,16} = 60.92$ ,  $P < 0.001$ ), with the highest mortalities in the tropical site. There was also a significant effect of size class on mortality ( $F_{3,16} = 11.08$ ,  $P < 0.001$ ); yearling mortality was significantly higher than that in the other three size classes (average mortality of yearlings = 0.496, in comparison with juveniles = 0.322, adults I = 0.264, adults II = 0.330). In addition, there was a significant interaction between site and size class ( $F_{3,16} = 6.99$ ,  $P = 0.003$ ), with mortalities in the adult categories of the temperate site being the lowest among all (fig. 1). When comparing only adult mortality between sites, a significant effect was also present ( $F_{1,8} = 86.35$ ,  $P < 0.001$ ), with the tropical locality showing again the highest overall adult mortality rate. Mortality was not different between the two adult categories ( $F_{1,8} = 2.16$ ,  $P = 0.180$ ), although an interaction between site and adult size class was evident ( $F_{1,8} = 7.57$ ,  $P = 0.025$ ), in which mortality of adults II (0.545)



**Figure 1.** Estimated mortality of each size class for both populations. Note that mortality for yearlings, adults I and adults II are significantly higher in the tropical population.

was relatively higher than that in adults I (0.376) in the tropical population. In the temperate there was no difference between adult size classes in mortality.

#### Matrix analyses

The three matrices constructed for El Madroño all projected a population growth rate above unity ( $\lambda_{00-01} = 1.142$ ,  $\lambda_{01-02} = 1.090$ , and  $\lambda_{02-03} = 1.021$ ; table 1). Of the three matrices constructed for Gómez Farías, only one transition matrix projected a population growth rate above unity ( $\lambda_{00-01} = 1.047$ ; table 1) while the other two projected below unity ( $\lambda_{01-02} = 0.973$  and  $\lambda_{02-03} = 0.932$ ; table 1). However, there was not a significant difference between the two populations or within either population from year to year, nor were any population growth rates significantly different from unity (fig. 2).

Projected stable size class distributions (vectors  $\mathbf{w}$  in table 1) were significantly different than the observed population structure in all an-

nual transitions (El Madroño 2000-2001:  $\chi_3^2 = 561.25$ ,  $P < 0.001$ ; 2001-2002:  $\chi_3^2 = 285.33$ ,  $P < 0.001$ ; 2002-2003:  $\chi_3^2 = 241.32$ ,  $P < 0.001$ ; Gómez Farías 2000-2001:  $\chi_3^2 = 113.90$ ,  $P < 0.001$ ; 2001-2002:  $\chi_3^2 = 228.84$ ,  $P < 0.001$ ; 2002-2003:  $\chi_3^2 = 164.72$ ,  $P < 0.001$ ). Adult size classes showed higher reproductive values (vectors  $\mathbf{v}$  in table 1) in comparison with non-reproductive categories in both sites. However, in the temperate site reproductive values of adult size classes are noticeable higher when compared to those observed in the tropical site. In El Madroño reproductive values of adults II were always slightly larger than those of adults I, whereas in Gómez Farías we observed the opposite pattern.

The elasticity matrices constructed (table 2) revealed that the most important size class (in terms of their contributions to population growth rate) for the tropical population was the juvenile class (fig. 3A). Actually, survival with growth of non-reproducing categories were the

AMRE [1.30] 2006/11/21 11:19; Prn:1/02/2008; 16:48

F:amre2540.tex; VTeX/R p. 5 (565-566)

*Xenosaurus platyceps* demography

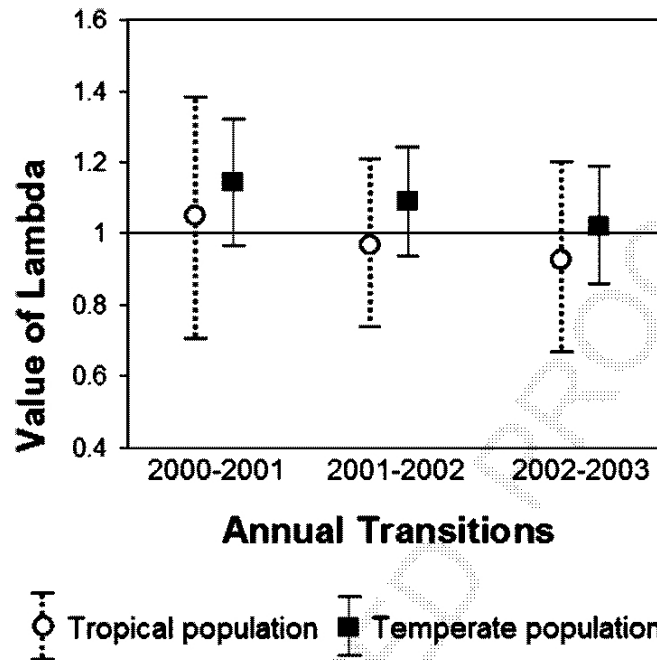
5

**Table 1.** Population projection matrices and main demographic results for the two *Xenosaurus platyceps* populations studied during three annual transitions. Corresponding  $\lambda$  values are shown above each matrix ( $\pm 95\%$  confidence intervals).  $q_x$  = mortality per size class,  $n_x$  = number of resident lizards per size class from which transition probabilities were calculated,  $w$  = projected stable size class distribution,  $v$  = size-specific reproductive values.

El Madroño 2000-2001							$\lambda = 1.142 \pm 0.179$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0.39	0	2.22	2.84	18	0.53	1
Juveniles	0.28	0.64	0	0	39	0.30	2.67
Adults I	0	0.13	0.69	0	58	0.09	10.31
Adults II	0	0	0.21	0.90	10	0.08	11.67
$q_x$	0.33	0.23	0.10	0.10			
El Madroño 2001-2002							$\lambda = 1.090 \pm 0.150$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0.33	0	2.22	2.84	18	0.54	1
Juveniles	0.28	0.58	0	0	59	0.30	2.72
Adults I	0	0.12	0.76	0	84	0.11	11.59
Adults II	0	0	0.10	0.91	11	0.06	15.91
$q_x$	0.39	0.30	0.14	0.09			
El Madroño 2002-2003							$\lambda = 1.021 \pm 0.165$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0.29	0	2.22	2.84	17	0.55	1
Juveniles	0.24	0.57	0	0	46	0.29	3.07
Adults I	0	0.11	0.63	0	63	0.08	12.57
Adults II	0	0	0.16	0.85	13	0.08	16.70
$q_x$	0.47	0.32	0.21	0.15			
Gómez Farfás 2000-2001							$\lambda = 1.047 \pm 0.335$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0	0	1.94	2.45	4	0.45	1
Juveniles	0.50	0.36	0	0	14	0.33	2.09
Adults I	0	0.36	0.09	0	33	0.12	4.00
Adults II	0	0	0.55	0.33	12	0.10	3.42
$q_x$	0.50	0.28	0.36	0.67			
Gómez Farfás 2001-2002							$\lambda = 0.973 \pm 0.236$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0	0	1.94	2.45	12	0.49	1
Juveniles	0.33	0.43	0	0	21	0.30	2.96
Adults I	0	0.29	0.13	0	56	0.10	5.54
Adults II	0	0	0.50	0.52	31	0.11	5.43
$q_x$	0.67	0.28	0.37	0.48			
Gómez Farfás 2002-2003							$\lambda = 0.932 \pm 0.266$
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II	$n_x$	$w$	$v$
Yearlings	0	0	1.94	2.45	13	0.51	1
Juveniles	0.38	0.20	0	0	10	0.27	2.45
Adults I	0	0.30	0.20	0	41	0.11	5.98
Adults II	0	0	0.41	0.52	31	0.11	5.95
$q_x$	0.62	0.50	0.39	0.48			

vital rates (i.e., individual matrix entries) with the highest elasticities in this locality (table 2). For the temperate, highest individual elasticities corresponded to stasis of adult categories, which were the most important size classes in

this locality (fig. 3B). The temperate population placed a much higher emphasis on the reproductive classes than on the non-reproductive classes. On the other hand, elasticity analyses revealed that the non-reproductive classes



**Figure 2.** Projected population growth rates ( $\lambda$ ) for both study sites and for the three annual transitions studied. None of them was significantly different from unity.

have a higher relative importance in the tropical population when compared to the temperate.

The importance of demographic processes (fecundity, growth, and permanence) between the two populations differed. As the demographic triangle shows (fig. 4), fecundity and growth were of higher importance to Gómez Farías and permanence less so. In contrast, permanence was the most important demographic process to the Madroño population and fecundity and growth were de-emphasized. Little interannual variation was observed in these demographic strategies as indicated by the small temporally-induced variation in the positions of the study sites within the triangle (fig. 4).

### Discussion

As we expected, mortality rates were lower in the temperate site. This difference was significant in all size classes except in the juve-

niles (see fig. 1). In temperate regions, the thermal environment places more constraints on ectothermic organisms in comparison with tropical zones (Tinkle, Wilbur and Tilley, 1970; Adolph and Porter, 1993, 1996). The presence and duration of a cold and dry season is common in temperate environments, which reduces the time during the year in which lizards can be active and performing reproductive, social, and foraging activities. Therefore, the amount of time during a year in which lizards are under predation (i.e., mortality) risk is shorter in temperate sites because of the presence of a season of inactivity. Previous studies have shown that mortality in lizards is lower when they are inactive (Rose, 1981).

A shorter activity season in our temperate locality might account for the differences in mortality rates between sites. Climatic information of the studied localities provides evidence that activity (i.e., certain social/reproductive in-

**Table 2.** Elasticity matrices corresponding to each location for each of the three annual transition matrices for the *Xenosaurus platyceps* populations.

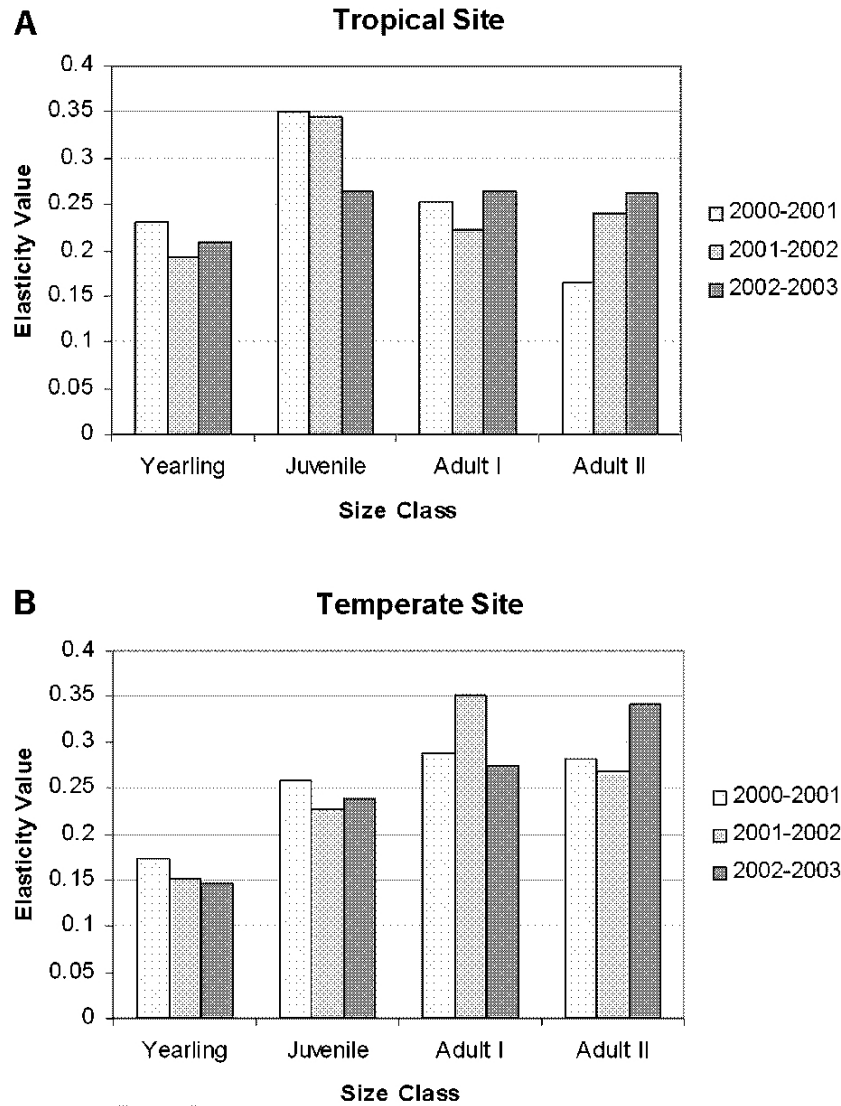
El Madroño 2000-2001				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0.06	0	0.05	0.06
Juveniles	0.11	0.14	0	0
Adults I	0	0.11	0.17	0
Adults II	0	0	0.06	0.22
El Madroño 2001-2002				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0.05	0	0.06	0.04
Juveniles	0.11	0.12	0	0
Adults I	0	0.11	0.25	0
Adults II	0	0	0.04	0.22
El Madroño 2002-2003				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0.04	0	0.05	0.06
Juveniles	0.10	0.13	0	0
Adults I	0	0.10	0.17	0
Adults II	0	0	0.06	0.28
Gómez Farfás 2000-2001				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0	0	0.12	0.11
Juveniles	0.23	0.12	0	0
Adults I	0	0.23	0.02	0
Adults II	0	0	0.11	0.05
Gómez Farfás 2001-2002				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0	0	0.08	0.11
Juveniles	0.19	0.15	0	0
Adults I	0	0.19	0.03	0
Adults II	0	0	0.11	0.13
Gómez Farfás 2002-2003				
	Yearlings	Juveniles	Adults I	Adults II
Yearlings	0	0	0.09	0.11
Juveniles	0.21	0.06	0	0
Adults I	0	0.21	0.06	0
Adults II	0	0	0.11	0.15

teractions and feeding attempts) of *X. platyceps* is somewhat thermally constrained in El Madroño in comparison with Gómez Farfás. For instance, in the former site during the winter minimum temperatures can achieve values below 0°C and snowfall events are relatively common. Furthermore, all throughout the year mean temperatures in El Madroño (mean annual = 22.9°C) are always below mean temperatures in Gómez Farfás (mean annual = 26.1°C), with

the highest (44.5°C) and lowest (-1.0°C) always registered in El Madroño (Servicio Meteorológico Nacional - México). These differences in the environmental regimes between sites, along with the fact that *X. platyceps* is a thermoconformer species without a behavioral mechanism to regulate body temperature (Lemos-Espinal, Smith and Ballinger, 1997), strongly suggest that favorable temperatures are less both daily and yearly in the temperate population, which according to theoretical predictions would result in lower activity and mortality in this site, just as we found here (Rose, 1981; Adolph and Porter, 1993, 1996).

Even though the activity pattern of these thermoconformers and strict crevice-dwelling xenosaurid lizards is different than that of actively thermoregulating species (the former just occasionally go out of their crevices; Lemos-Espinal, Smith and Ballinger, 1997, 2004; Zamora-Abrego, 2004), their reproductive, social, and foraging activities should be maximized during the favorable period of the year. As this favorable period appears to be shorter in the temperate zone, the length of the activity season is reduced and consequently annual mortality rates are lower. The lack of such difference in juveniles might be explained by the fact that individuals in this stage do not need to disperse to obtain a territory as do yearlings, nor do they perform activities associated with reproduction as do the adults (e.g. search for mates; Zamora-Abrego, 2004; Zúñiga-Vega, 2005). Therefore, juveniles go out of their crevices less often in both sites resulting in similar mortality risk independent of the type of environment.

Our demographic results indicated that both populations in all years were in quantitative equilibrium ( $\lambda$  values not significantly different from unity). Maintaining this numerical stability might require different demographic strategies, because of the highly contrasting environmental conditions between sites. Such contrasting conditions might promote differences in selection pressures such as the docu-

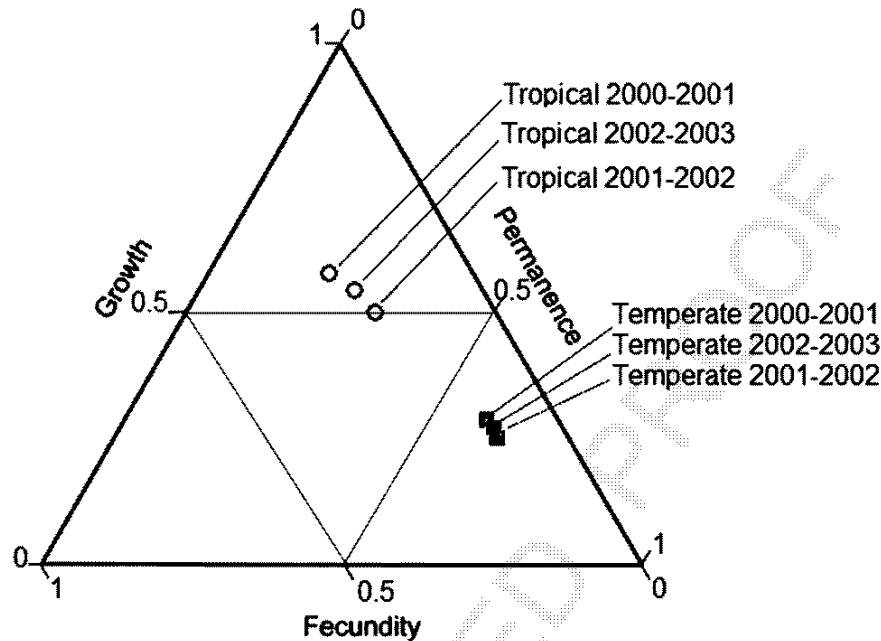


**Figure 3.** Relative importance of each size class on population fitness as determined by elasticity values. Notice that juveniles are the most important size class in the tropical population while adults are the most important in the temperate population.

mented differences in mortality rates, which in turn might have resulted in the evolution of distinct life histories (Stearns, 1992; Roff, 2002).

Among the main theoretical models that aim to explain the evolution of particular sets of life history traits are the  $r - K$  selection model (Dobzhansky, 1950; Mac Arthur and Wilson,

1967) and the “fast-slow” continuum hypothesis (Primislow and Harvey, 1990; Charnov, 1990, 1991). The former suggests that density-dependent mortality and resource availability are two of the main factors that shape the evolution of life history strategies (Boyce, 1984). Unfortunately, our results cannot be discussed



○ Tropical population, Gómez Farías

■ Temperate population, Madroño

**Figure 4.** Ordination in the demographic triangle of both populations for each study year. Fecundity and growth are more important to the tropical population while permanence is more important to the temperate population.

in the context of the  $r - K$  model because we lack appropriate estimates of resource availability. The “fast-slow” continuum hypothesis, however, is based on variation in adult mortality as the main selective factor for the evolution of life history strategies (Harvey and Zammito, 1985; Promislow and Harvey, 1990; Charnov, 1990, 1991), and therefore our results can be discussed in the context of this theoretical model. In the temperate locality both reproductive values and elasticities of reproductive categories were higher in comparison with those observed in the tropical locality. This pattern can be explained by the fact that the low adult mortality observed in the temperate population increases the frequency of reproductive events per individual, which results in the production

of a higher number of offspring per lifetime. In contrast, the tropical population’s higher adult mortality results in a lower frequency of reproductive events and thus in a lower number of offspring produced per lifetime (Roff, 1992; Stearns, 1992). Enhanced adult survival with high reproductive values for adult categories, such as in our temperate site, is usually associated with low body growth rates and delayed maturity (“slow” life cycle), whereas poor adult survival with low reproductive values for adult categories such as in our tropical site is associated with fast body growth and early maturation (“fast” life cycle; Promislow and Harvey, 1990; Blackburn, 1991; Saether and Bakke, 2000). Indeed, individuals of *X. platyceps* in the temperate population grow at slower rates (mean



body growth rate of juveniles  $\pm$  SE =  $0.030 \pm 0.002$  mm/day, mean growth rate of adults =  $0.005 \pm 0.0004$  mm/day) and reach maturity later (at 50 months) in comparison with those in the tropical population (mean growth rate of juveniles =  $0.049 \pm 0.004$  mm/day, mean growth rate of adults =  $0.011 \pm 0.001$  mm/day, age at maturity = 37 months; Rojas-González, unpubl.), which is consistent with the “fast-slow” continuum hypothesis.

The tropical locality exhibited relatively higher elasticities for non-reproductive categories. The high mortality in this site accounts for this pattern because under poor survival probabilities in the adults, survival and growth to maturity of newborns and juveniles contribute more to the population growth rate, balancing the losses of reproductive individuals (Lewontin, 1965). Thus, the observed high adult mortality might have promoted the evolution of a relatively “fast” life cycle in the tropical site, in comparison with the temperate one, by selecting for those non-reproductive individuals with fast body growth rates and early maturity (Rojas-González, unpubl.).

When analyzing elasticities per demographic process and plotting the populations accordingly in the demographic triangle, we observed that the population with the highest adult mortality (the tropical site) showed relatively higher values for growth and fecundity in all years. In contrast, the population with lower adult mortality rates (the temperate site) had the highest elasticity in stasis and lower elasticities for growth and fecundity in all years. These results are consistent with previous evidence on plants (Franco and Silvertown, 1996), birds (Sæther and Bakke, 2000), and mammals (Hep- pell, Caswell and Crowder, 2000; Oli and Dobson, 2003), which demonstrated that species experiencing high adult mortality and associated “fast” life cycles exhibited a relatively high importance of fecundity for average fitness, whereas species with low adult mortality rates and associated “slow” life cycles showed

a relatively high importance of stasis for their average fitness (Benton and Grant, 1999).

We acknowledge that other confounding factors may play a relevant role in explaining the differences in demographic strategies observed between sites. For example, food availability might be higher in the tropical site, thus yielding higher fecundity and faster growth rates. Further and deeper research should take into account additional environmental factors in order to test their effects on the expression of demographic and life history traits in these lizards. We also acknowledge the necessity of including more sample points (i.e., populations within each environmental type) to conduct a more strict test of theoretical models such as the “fast-slow” continuum hypothesis. Unfortunately, as we previously mentioned, the restricted distribution of *X. platyceps* (Smith, Lemos-Espinal and Ballinger, 2000) only allowed us to locate one abundant population per habitat type.

Despite these possibly confounding variables, our results allow us three main conclusions: (1) temperate and tropical environments exhibit different demographic strategies in *X. platyceps*, feasibly through the effect of differences in the duration of the activity season. (2) Differences between the tropical and temperate populations of this long-lived, late-maturing species agree with the well-recognized theoretical predictions for geographic variation in lizard life histories (Tinkle, Wilbur and Tilley, 1970; Adolph and Porter, 1993, 1996). (3) Our results appear to be consistent with the “fast-slow” continuum hypothesis, in which the degree of adult mortality can account for the covariation of life history traits observed in the two studied populations. Finally, based on our evidence, we suggest that for ectothermic organisms such as amphibians and reptiles there might be a relationship between a “fast-slow” continuum of life-history evolution and a gradient of environments ranging from those with long favorable periods (high adult mortality sites) to those with strongly shortened ones (low adult mortality sites). Further

and taxonomically diverse intra- and interspecific demographic studies are necessary to provide stronger support for this suggested relationship.

**Acknowledgements.** We thank J. Johnson for greatly improving an earlier version of the manuscript. Field assistance was provided by H. Mandujano-Alvarez, V. López-Ramírez, and O. Rojas-González. This research was supported in part by DGAPA-UNAM (Project PAPIIT-IN200102), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Project CONACyT-40797-Q), as well as by student grants from CONACyT and DGEP-UNAM. Field work was conducted under permit numbers DOO.02-6049, ERV06/2001, NUM/DGVS/00305 from DGVS-INE and CEVS-SEDUE-Tamaulipas. We also thank G. Smith, G. Perry, and two anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript.

#### References

- Adolph, S.C., Porter, W.P. (1993): Temperature, activity, and lizard life histories. *Am. Nat.* **42**: 273-295.
- Adolph, S.C., Porter, W.P. (1996): Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* **77**: 267-278.
- Alvarez-Buylla, E.R., Slatkin, M. (1991): Finding confidence limits on population growth rates. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 221-224.
- Ballinger, R.E. (1973): Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* **54**: 269-283.
- Ballinger, R.E., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. (2000): Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* **35**: 179-183.
- Benton, T.G., Grant, A. (1999): Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol. Evol.* **14**: 467-471.
- Blackburn, T.M. (1991): Evidence for a "fast-slow" continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Funct. Ecol.* **5**: 65-74.
- Boyce, M.S. (1984): Reconstitution of r and K selection as a model of density dependent natural selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 427-448.
- Caswell, H. (2001): Matrix population models, 2nd Edition. Sunderland, Massachusetts, Sinauer.
- Charnov, E.L. (1990): On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *J. Evolution. Biol.* **3**: 139-144.
- Charnov, E.L. (1991): Evolution of life history variation among female mammals. *P. Natl. Acad. Sci-Biol.* **88**: 1134-1137.
- Clobert, J., Garland, T., Barbault, R. (1998): The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evolution. Biol.* **11**: 329-364.
- Cooper, W.E. Jr., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. (1998): Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* **54**: 409-413.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., Caswell, H. (1986): Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J.M., Ehrlich, J. (2000): Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**: 607-618.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Bauwens, D., Pérez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T., Tellería, J.L. (2007): Reproductive performance of lacertid lizards at the core and the periphery of the species' range. *Biol. J. Linn. Soc.* **92**: 87-96.
- Dobzhansky, T. (1950): Evolution in the tropics. *Am. Sci.* **38**: 209-221.
- Du, X., Ji, X., Zhang, Y., Xu, X., Shine, R. (2005): Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **85**: 443-453.
- Franco, M., Silvertown, J. (1996): Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philos. T. Roy. Soc. B* **351**: 1341-1348.
- Harvey, P.H., Zammuto, R.M. (1985): Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature* **315**: 319-320.
- Hedderon, T.A., Longton, R.E. (1996): Life history variation in mosses: water relations, size and phylogeny. *Oikos* **77**: 31-43.
- Heppe, S.S., Caswell, H., Crowder, L.B. (2000): Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* **81**: 654-665.
- Iverson, J.B., Converse, S.J., Smith, G.R., Valiulis, J.M. (2006): Long term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cychura inornata*): Human disturbance and density dependent effects. *Biol. Conserv.* **132**: 300-310.
- King, W., Thompson, F.G. (1968): A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus*. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences Series* **12**: 93-123.
- Lefkovich, L.P. (1965): The population growth of organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (1997): Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetol. Nat. Hist.* **5**: 181-186.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (2003): Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in Mexico. *Biotropica* **35**: 240-249.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (2004): Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* **25**: 204-210.

AMRE [1.30] 2006/11/21 11:19; Prn:1/02/2008; 16:48 F:amre2540.tex; VTeX/R p. 12 (929-1053)

12

R.I. Rojas-González et al.

- Lewontin, R.C. (1965): Selection for colonizing ability. In: *The Genetics of Colonizing Species*, p. 79-94. Baker, H.G., Stebbins, G.L., Eds, New York, Academic Press.
- MacArthur, R.W., Wilson, E.O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton University Press.
- Martin, P.S. (1958): A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* **101**: 1-102.
- Niewiarowski, P.H., Roosenburg, W. (1993): Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* **74**: 1992-2002.
- Norma Oficial Mexicana (2001): NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Oli, M.K., Dobson, S. (2003): The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *Am. Nat.* **161**: 422-440.
- Promislow, D.E.L., Harvey, P.H. (1990): Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *J. Zool.* **220**: 417-437.
- Rojas-González, R.I., Zúñiga-Vega, J.J., Lemos-Espinal, J.A. (in press): Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *J. Herpetol.*
- Rose, B. (1981): Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* **62**: 706-716.
- Roff, D.A. (1992): *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York, Chapman and Hall.
- Roff, D.A. (2002): *Life History Evolution*. Sunderland, MA, USA, Sinauer Associates Inc.
- Roff, D.A. (2007): Contributions of genomics to life-history theory. *Nat. Rev. Genet.* **8**: 116-125.
- Sæther, B.-E., Bakke, O. (2000): Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**: 642-653.
- Sears, M.W. (2005): Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* **143**: 25-36.
- Shine, R. (2005): Life-history evolution in reptiles. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* **36**: 23-46.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty I., Mendoza, A. (1993): Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* **81**: 465-476.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. (2000): *Xenosaurus platyceps*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* **715**: 1-2.
- Stearns, S.C. (1992): *The Evolution of Life Histories*. New York, USA, Oxford University Press.
- Tinkle, D.W. (1969): The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* **103**: 501-516.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M., Tilley, S.G. (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**: 55-74.
- Widerhecker, H.C., Pinto, A.C.S., Paiva, M.S., Collo, G.R. (2003): *Phyllomedusa* **2**: 9-19.
- Zamora-Abrego, J.G. (2004): Historia natural, biología reproductiva, hábitos alimentarios y área de actividad de una población de *Xenosaurus platyceps*, al noreste del estado de Querétaro, México. Masters thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J., Nieto-Montes de Oca, A. (2007): Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *J. Herpetol.* **41**: 630-637.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th Edition. Upper Saddle River, New Jersey, USA, Prentice-Hall.
- Zúñiga-Vega, J.J. (2005): Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Ph.D. Thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zúñiga-Vega, J.J., Valverde, T., Rojas-González, R.I., Lemos-Espinal, J.A. (2007): Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* **2007**: 324-335.

Received: October 3, 2007. Accepted: December 18, 2007.



## CAPITULO V

**LIZARD COMPARATIVE DEMOGRAPHY:  
RELATIVE IMPORTANCE OF THE LIFE-CYCLE COMPONENTS**

J. JAIME ZÚÑIGA-VEGA<sup>1,5</sup>, R. ISAAC ROJAS-GONZÁLEZ<sup>2</sup>, J. GASTÓN  
ZAMORA-ABREGO<sup>3</sup> & JERALD B. JOHNSON<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México.*

<sup>2</sup>*Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 54090, México.*

<sup>3</sup>*Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal 04510, México.*

<sup>4</sup>*Evolutionary Ecology Laboratories, Department of Biology & Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo, Utah 84602, USA.*

<sup>5</sup>Correspondence: J. Jaime Zúñiga-Vega, same address as above, E-mail:

[jjzunigav@yahoo.com](mailto:jjzunigav@yahoo.com)

Running headline: Lizard comparative demography

Por enviarse a **Journal of Animal Ecology**

## Summary

1. Studies in comparative demography often want to know which vital rates—juvenile and adult survival, growth, or fecundity—contribute most to population growth. Intra and interspecific variation in the relative importance of these life-cycle components is usually related to life history traits such as age at maturity and mortality rates.
2. We used elasticity analysis of population projection matrices to estimate the relative contribution of juvenile survival, adult survival, and fecundity for the population growth rate of 28 lizard species.
3. Based on elasticity patterns we identified four main demographic strategies: 1) early-maturing species which survive more than one year; 2) annual species; 3) medium-sized species that mature after one year of age; and 4) late-maturing, long-lived and large-sized species.
4. The relative importance of the life cycle components showed a weak phylogenetic signal. Distantly related species showed similar relative importance of their life-cycle components and closely related ones exhibited contrasting elasticity patterns.
5. In contrast, elasticity patterns of the studied lizard species were correlated with juvenile and adult mortality, age at first reproduction, mean adult size, and population growth rate. High importance of fecundity was associated with early-maturing, small-sized species which experience high overall mortality and certain potential for population increase. Adult survival appeared to be the fundamental life-cycle component for late-maturing, large-sized species which experience low overall mortality and whose populations are declining or in numerical equilibrium.
6. Our results support the existence of a “fast-slow” continuum in the relative importance of the life-cycle components of lizard species, similar to that previously documented in other taxa such as birds, mammals, and plants.

*Key-words:* demographic triangle, elasticity analysis, fast-slow continuum, life histories, Squamata.

## **Introduction**

Comparative demography aims to find intra and interspecific patterns of covariation in populational characteristics such as age at maturity, mortality rates, and population growth rates. It also explores the possible factors that have caused the convergent evolution of the observed “demographic strategies”. Hence the connection between demography and evolutionary ecology (i.e., life history theory; Roff 2002; Stearns 1992). Common patterns in nature include the evolution of high reproductive investment, early maturity, and short life cycles in species or populations that experience high mortality rates. On the contrary, species or populations with low mortality pressures have shown to evolve low reproductive investment, delayed maturity, and relatively longer life cycles (Gadgil & Bossert 1970; Johnson & Belk 2001; Reznick & Bryant 2007). Actually, this has been the basis for setting up the “fast-slow” continuum hypothesis, with the former sort of populations located at the “fast” extreme and the latter at the “slow” extreme, with a gradient of demographic and life history strategies in the middle (Harvey & Zamuto 1985; Promislow & Harvey 1990; Oli 2004). Another common documented pattern relies on the demographic traits observed under certain numerical population trends. High potential for population growth is usually associated with high fecundity and early maturity, whereas populations in or below equilibrium tend to show lower fecundity rates, high adult survival rates, and delayed maturity (Boyce 1984; Silvertown, Franco & Menges 1996).

In the search for such patterns of covariation in demographic characteristics, evolutionary ecologists have explored statistically the relationships between pairs of traits and they have found certain important associations that arise repeatedly in different taxonomic groups. Among the most relevant are those between mortality (either adult, juvenile or overall) and age at maturity and between mortality and fecundity. Age at maturity is negatively related to mortality and fecundity is positively related to mortality in a wide variety of taxa such as mammals (Promislow & Harvey 1990; Charnov 1991a), birds (Sæther 1988; Sæther & Bakke 2000), fishes (Caswell, Naiman & Morin 1984), plants (Franco & Silvertown 1996), and parasitoid wasps (Blackburn 1991). The slopes of these relationships tend to vary among higher-level taxonomic groups (Charnov & Berrigan 1990; Charnov 1991b, 1993), which indicates certain phylogenetic effects in these patterns of life-history variation. In addition, and based on demographic tools derived from matrix population models, it has recently been shown that the relative importance of the life-cycle components (stasis, growth, and fecundity in plants and juvenile survival, adult survival, and fecundity in animals) for the average fitness of populations can be associated mostly with ecological conditions such as mortality pressures and the type of habitat that populations inhabit rather than to phylogenetic or allometric factors. In general, species or populations with low mortality pressure, independently of size or phylogenetic relationships, show a relatively higher contribution of the permanence of the adults in the population for their average fitness in comparison with growth, juvenile survival or rates of offspring production. In contrast, species or populations with high mortality usually exhibit a higher importance of fecundity, and fast juvenile growth for the long-term persistence of the population in comparison with the rates of adult survival. This sort of variation in the relative importance of the life-cycle components has been recently documented in plants



(Franco & Silvertown 1996), mammals (Heppell, Caswell & Crowder 2000; Oli & Dobson 2003), birds (Sæther & Bakke 2000), and turtles (Cunnington & Brooks 1996).

Lizards have been a common model for demographic studies, mostly due to the abundance and wide distribution of populations of many species. Early evidence with this taxonomic group has demonstrated the existence of relatively well-defined sets of correlated demographic and life-history traits which in general agree with those found in other types of organisms. For instance, early-maturing lizards exhibit high fecundity and short adult life expectancies whereas late-maturing lizards exhibit greater survival rates and low fecundity (Tinkle 1969; Tinkle, Wilbur & Tilley 1970). The observed patterns of life-history variation in lizard species have been explained by ecological, allometric, and phylogenetic factors (Dunham & Miles 1985; Miles and Dunham 1992; Niewiarowski 1994). Nevertheless, interesting contradictory findings such as a “fast-slow” continuum when considering the lizards as a whole suborder (Clobert, Garland & Barbault 1998) in contrast to a rejection of such theoretical model when evaluated at a family level (in Lacertidae; Bauwens & Díaz-Uriarte 1997) impose the necessity of still exploring the causes of variation in the life histories of lizards. Additionally, no formal attempt has been made to quantify the relative importance of life-cycle components of lizard species. As this last approach allows for comparison among species and populations of distinct phylogenetic groups, its implementation appears to be a clear path towards the understanding of the forces that shape the patterns of demographic and life-history strategies in nature, taking into account not only isolated traits such as fecundity or age at maturity but considering and analyzing the life cycle as a whole.

In the present paper we use a matrix model approach to characterize the demographic strategies of 28 lizard species from seven families based on the relative importance of the life-cycle components. As with other animal systems we considered

that the main demographic processes that compose the life cycle are juvenile survival, adult survival, and fecundity (Heppell *et al.* 2000). Specifically, we focused in answering three main questions: 1) what is the relative contribution of each of the life-cycle components for the population growth rate of the analyzed species?; 2) are there phylogenetic effects on these estimates of relative importance?; and 3) what is the relationship between the observed demographic strategies and age at maturity, population growth rate, female size, and the intensity of mortality that populations experience? The predictions based on previous evidence (Franco & Silvertown 1996; Heppell *et al.* 2000; Sæther & Bakke 2000; Oli & Dobson 2003) suggest that higher relative importance of fecundity should be associated with increased mortality rates, potential for population increase and early ages at maturity, whereas higher relative importance of adult survival should be observed in species with low mortality pressure, population growth rates in or below equilibrium, and delayed maturation. In addition, we expected to find no phylogenetic effects on the relative importance of life-cycle components because it has been shown that very distantly related species can show quite similar demographic strategies whereas closely related species, and actually populations of the same species, can exhibit contrasting patterns in the relative importance of the life-cycle components (Heppell *et al.* 2000; Oli & Dobson 2003; Rojas-González, unpublished data).

**Materials and methods**

## RELATIVE IMPORTANCE OF LIFE-CYCLE COMPONENTS

Our study is based on population projection matrices, which are analytical tools that model the population dynamics by summarizing all the possible contributions and transitions from one time step to the following among all the stages in which the life cycle of any particular species can be decomposed (Caswell 2001). From these, it is possible to estimate the finite rate of population growth ( $\lambda$ ), the stable stage structure ( $w$ ), and the stage-specific reproductive value ( $v$ ), as the eigenvalue and right and left eigenvectors, respectively.

We gathered demographic information for 28 lizard species representing seven families (Table 1). For some of them (9) population projection matrices were available, whereas for the rest (19) only age-structured life tables have been published. Thus, we converted these latter to prebreeding, birth pulse Leslie (age-structured; Leslie 1945, Caswell 2001) projection matrices following Heppell *et al.* (2000) and according to the formulae given by Caswell (2001):

$$P_i = \frac{l_{i+1}}{l_i}$$

$$F_i = l_i m_i$$

where  $P_i$  and  $F_i$  represent survival probability and fecundity of individuals in age class  $i$ , respectively,  $l_i$  is the life table parameter that indicates the survivorship of a cohort to age  $i$ , and  $m_i$  is the number of female offspring produced annually by a female aged  $i$ . Notice that the estimate of  $F_i$  includes survival to age 1.

As our main objective was to calculate the relative contribution of adult survival, juvenile survival, and fecundity for population growth rate, we used elasticity analysis of the population projection matrices. Elasticity is a measure of the proportional change

in the finite rate of population growth ( $\lambda$ ) that would result from a similarly proportional change in a vital rate (de Kroon *et al.* 1986; de Kroon, van Groenendael & Ehrlén 2000). Therefore, and also based on the fact that all the elasticities calculated from a projection matrix sum to one (Mesterton-Gibbons 1993), they estimate the relative contribution of each entry in a projection matrix for its derived population growth rate and have been interpreted as measures of the relative importance of demographic rates for the average fitness of the population (Benton and Grant 1999). Using the eigenvalues ( $\lambda$ ) and eigenvectors ( $w$  and  $v$ ) of the projection matrices, we calculated their corresponding elasticity ( $e_{ij}$ ) matrices as follows:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{v_i w_j}{\langle v, w \rangle}$$

where  $a_{ij}$  represent each entry in the original projection matrices and  $\langle v, w \rangle$  is the scalar product of the two eigenvectors (de Kroon *et al.* 1986, 2000).

We identified in both projection and elasticity matrices those sections that represent certain components of the life cycle (Fig. 1). For our particular study system: 1) the top row of the matrices, excluding the columns that represent juvenile categories, include all the fertility rates and therefore represents population fecundity ( $F$ ); 2) the main diagonal and subdiagonals from column 1 to column  $\alpha - 1$ , where  $\alpha$  is the first stage class that includes reproducing females, represent juvenile survival ( $S_j$ ); and 3) the main diagonal and subdiagonals from  $\alpha$  to the last column represent adult survival ( $S_a$ ; Fig. 1; Heppell *et al.* 2000). Hence, we calculated the relative importance of each life-cycle component of the studied species as the sum of the elasticities within each section in the elasticity matrices ( $E-F$  = elasticity of fecundity,  $E-S_j$  = elasticity of juvenile survival, and  $E-S_a$  = elasticity of adult survival). Following Silvertown *et al.* (1993) we plotted the elasticities for these three main life-cycle components in the demographic triangle, which is a three-way proportional graph that provides a visual scheme to

analyze and discriminate among different “demographic strategies” based on which is the life-cycle component with the highest relative contribution for population growth rate. Species with a proportionately higher elasticity value for one component (fecundity, juvenile survival or adult survival) will be located relatively close to the corner of the triangle that corresponds to high elasticity values (i.e., close to unity) of such component (Silvertown *et al.* 1993).

#### PHYLOGENETIC EFFECTS

To test for phylogenetic effects upon the relative importance of life-cycle components, we used a couple of tools that have been developed to detect and quantify the degree of phylogenetic signal (phylogenetic effects, inertia or constraint; Blomberg, Garland & Ives 2003). These methods calculate phylogenetic effect as the proportion of variance explained by phylogenetic similarity, but do so using very different views of the underlying process of phenotypic evolution (Morales 2000, Ord & Martins 2006). We used two phylogenetic comparative methods: Spatial Autoregressive Model (SAM; Cheverud & Dow 1985; Cheverud, Dow & Leutenegger 1985) and a Phylogenetic Generalized Least Square approach (PGLS; Martins & Hansen 1997). Both methods result in the estimation of characteristic parameters that indicate the strength of phylogenetic inertia in the analyzed traits. The SAM  $\rho$  (autocorrelation coefficient) is constrained to fall between 0 and 1 (absolute value), with larger positive values indicating strong influence of phylogeny on interspecific trait variation. The PGLS  $\gamma$  (constraint parameter) ranges from 0 to higher values (about 15 for a phylogeny standardized to a total length of 1), with low values close to 0 indicating a high impact of phylogeny.

To reconstruct the phylogenetic relationships among the studied species needed for conducting the phylogenetic comparative methods we obtained for most of the involved taxa approximately 900 base pairs of mitochondrial gene ND4 and associated tRNA<sup>Hist</sup>, tRNA<sup>Ser</sup>, and tRNA<sup>Leu</sup>. Those species (5) without an existing sequence were removed from this phylogenetic analysis. Sequences were obtained from the GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>; access codes available upon request) and aligned in Clustal X (Thompson *et al.* 1997). Phylogenetic relationships were inferred by maximum-parsimony (MP) analysis (Swofford 2002) with a heuristic tree search and Neighbor-joining (NJ) tree reconstruction (Saitou & Nei 1987). We used the Kimura two-parameter model (Kimura 1980) to estimate sequence divergence for ND4 gene in MEGA version 2.1 (Kumar, Tamura & Nei 1993). The resulting topology and branch lengths were used as a basis for implementing both SAM and PGLS methods and are also available upon request.

#### RELATIONSHIPS WITH MORTALITY, AGE AT MATURITY, POPULATION GROWTH RATE, AND ADULT SIZE

We examined the relationships between elasticity patterns and age at maturity ( $\alpha$ ), finite rate of population increase ( $\lambda$ ), adult snout-vent length (SVLA), and juvenile ( $M_j$ ) and adult ( $M_a$ ) mortality by means of correlation analyses. Estimates of mortality were directly taken from the literature and in those cases where the life table data were the only available, we weighted the means of adult mortality ( $\bar{P}$ ) according to the probability of survival to age  $i$ , following Heppell *et al.* (2000):

$$\bar{P} = \frac{l_{\alpha}P_{\alpha} + \dots + l_{k-1}P_{k-1}}{l_{\alpha} + \dots + l_{k-1}} = \frac{\sum_{i=1}^{k-\alpha} (l_{\alpha+i})}{\sum_{i=0}^{k-\alpha-1} (l_{\alpha+i})}$$

where  $k$  indicates the maximum age. To deal with the proportional nature of elasticities we transformed them to the arcsine of their squared root and used Spearman rank correlation coefficients (Zar 1999). In addition, and for visualization purposes, we plotted the relative contribution of life-cycle components as depicted by the ordination of the species in the demographic triangle against those variables that have shown significant correlations with the observed elasticity patterns.

To test for the effect of the interaction between adult size, age at maturity, population growth rate, and juvenile and adult mortalities (effect variables) upon the relative importance of the life-cycle components, we conducted three stepwise linear regression analyses: one for the elasticity of fecundity, one for the elasticity of juvenile survival, and one for the elasticity of adult survival as response variables. We used the stepwise procedure to select for the set of effect variables with a significant association with each elasticity value (Montgomery, Peck & Vining 2002). Also in this case, elasticities were arcsine-squared root transformed in order to meet regression assumptions.

## Results

### LIZARD ELASTICITY PATTERNS

The studied species vary widely in their elasticities for fecundity, juvenile survival, and adult survival (Table 1). When plotted in the demographic triangle it is clear that species segregate into four distinct “groups” (Fig. 2). 1) Species that mature before one year of age and that survive longer than one year (with reproductive events in at least one subsequent year) are distributed along the fecundity axis of the triangle because they do not exhibit elasticity for juvenile survival. These species however show wide variation in the relative importance of adult survival and fecundity (group 1 in Fig. 2). 2) Species that also mature before one year of age but which do not live longer than one year (annual species) showed a pretty much similar elasticity for both juvenile survival and fecundity with a negligible elasticity for adult survival (group 2 in Fig. 2). 3) Medium-sized species that mature after one year of age are located in the middle of the triangular plot with wide variation in the relative importance of adult survival ( $E-S_a$  values between 0.09 and 0.59), moderate variation in the relative importance of juvenile survival ( $E-S_j$  values between 0.28 and 0.60), and low variation in the relative importance of fecundity ( $E-F$  values between 0.14 and 0.35; group 3 in Fig. 2). 4) *Tiliqua rugosa* (Tru), which in our data set is the only representative of late-maturing, long-lived and relatively large-sized lizards that exhibit strikingly high adult survival probabilities. The average fitness of this species is explained almost entirely by the persistence of reproductive individuals ( $E-S_a = 0.92$ ), with pretty low elasticities for juvenile survival ( $E-S_j = 0.06$ ) and fecundity ( $E-F = 0.02$ ; group 4 in Fig. 2).

In our data set, there are species whose corresponding population growth rates (i.e., average fitness) are mostly determined by one life-cycle component, especially fecundity and adult survival. Such species are located close to the corners of the



demographic triangle (Fig. 2). *Holbrookia propinqua* (Hpr), *Sceloporus variabilis* (Sva), *Uta stansburiana* (Ust), and *Urosaurus ornatus* (Uor) are located in the fecundity corner (i.e.,  $E-F$  values above 0.8) and they share in common adult survival rates  $\leq 10\%$  (Table 1). In contrast, *Tiliqua rugosa* (Tru), which experiences the greatest adult survival among all the analyzed species (90%; Table 1), lies in the adult survival corner (i.e.,  $E-S_a = 0.92$ ). There were no species located in the juvenile survival corner; in other words, no single species had a juvenile survival elasticity above 0.6 (Fig. 2).

### PHYLOGENETIC EFFECTS

Both phylogenetic comparative methods indicated no historical effect upon the elasticities for juvenile survival (SAM  $\rho = 0.06$ , PGLS  $\gamma = 15.0$ ), adult survival (SAM  $\rho = -0.42$ , PGLS  $\gamma = 15.0$ ), and fecundity (SAM  $\rho = 0.19$ , PGLS  $\gamma = 15.0$ ). Several distantly related species showed similar elasticity patterns. For instance, *Basiliscus basiliscus* (Bba; family Corytophanidae) and *Lacerta vivipara* (Lvi; family Lacertidae) were located close to each other in the demographic triangle because of their similar elasticity patterns (highest  $E-S_j$ , followed by moderate  $E-F$  and low  $E-S_a$ ; Fig. 2, Table 1), even though each of these two species represents one of the two main squamate clades that separated from each other 180 million years ago: Iguania (*B. basiliscus*) and Scleroglossa (*L. vivipara*; Vitt *et al.* 2003). The same case applies for *Sauromalus obesus* (Sob; Iguanidae) and *Xenosaurus platyceps* (Xpl; Xenosauridae) which belong to Iguania and Scleroglossa, respectively and show somehow similar elasticity patterns with highest importance of adult survival and medium elasticities for juvenile survival (Fig. 2).

Moreover, all groups (with the obvious exception of “group” 4 which only includes *T. rugosa*) that were defined according to the relative importance of the life-

cycle components (Fig. 2) are composed by species from at least two different families. Group 1 has representatives of families Lacertidae (*Podarcis bocagei*, Pbo) and Phrynosomatidae (species of the genera *Cophosaurus*, *Holbrookia*, *Sceloporus*, *Uta*, *Uma*, and *Urosaurus*). Group 2 has species from families Polychrotidae (*Anolis nebulosus*, Ane) and Phrynosomatidae (*Sceloporus* spp.). Group 3 included members of Corytophanidae (*B. basiliscus*, Bba), Lacertidae (*L. vivipara*, Lvi), Iguanidae (*S. obesus*, Sob), Phrynosomatidae (*Sceloporus* spp.), and Xenosauridae (*Xenosaurus* spp.).

#### RELATIONSHIPS WITH MORTALITY, AGE AT MATURITY, POPULATION GROWTH RATE, AND ADULT SIZE

Juvenile mortality ( $M_j$ ) had a significant negative association with the elasticity for juvenile survival ( $r_s = -0.53$ ,  $P = 0.004$ ) and a significant positive one with the elasticity for fecundity ( $r_s = 0.71$ ,  $P < 0.001$ ; Table 2). When plotting the elasticity values (i.e., the ordination in the demographic triangle) against juvenile mortality (Fig. 3a) it can be shown that, in accordance with the correlations, species with the highest juvenile mortality rates mature before one year of age and therefore show no elasticity for juvenile survival (those species located along the fecundity axis), whereas those species with low juvenile mortality (below 0.5) exhibit relatively low elasticities for fecundity (i.e., those species with a tendency towards the adult survival corner).

Adult mortality ( $M_a$ ) was strongly correlated with the relative importance of adult survival (negative relationship:  $r_s = -0.70$ ,  $P < 0.001$ ) and fecundity (positive relationship:  $r_s = 0.75$ ,  $P < 0.001$ ; Table 2). Species with high adult mortality rates show low elasticity for adult survival and high elasticity for fecundity, whereas on the contrary, species with low adult mortality show high elasticity for adult survival and low elasticity for fecundity. When plotting the ordination of the species in the

demographic triangle against adult mortality this relationship is clear: species with high adult mortality rates tend to be located towards the fecundity corner (high  $E-F$ ) and those species with low adult mortality tend to be located towards the adult survival corner (high  $E-S_a$ ), with a gradient of species in between (Fig. 3b).

Age at maturity ( $\alpha$ ) was positively correlated with the relative importance of adult survival ( $r_s = 0.45$ ,  $P = 0.02$ ) and negatively correlated with the relative importance of fecundity ( $r_s = -0.69$ ,  $P < 0.001$ ; Table 2). Species that mature relatively late have a higher impact of adult survival for their average fitness, whereas for populations with relatively early maturation the persistence of adults is less important. On the contrary, species with delayed maturity show low elasticity for fecundity and species with early maturity exhibit relatively high elasticity for fecundity. This pattern is also clear when examined graphically: there appears to be a gradient of species from those with early maturation that tend to be located towards the fecundity corner (high  $E-F$ ), to those with late maturation that tend to be located towards the adult survival corner (high  $E-S_a$ ; Fig 3c).<sup>8</sup>

Population growth rate ( $\lambda$ ) did not show any significant correlation with the elasticities for the life-cycle components ( $P > 0.05$  in all three cases; Table 2). In contrast, mean size of adult females (SVLA) was positively related to the relative importance of adult survival ( $r_s = 0.60$ ,  $P < 0.001$ ) and negatively related to the relative importance of fecundity ( $r_s = -0.70$ ,  $P < 0.001$ ; Table 2). Larger species exhibit higher elasticity for adult survival and lower elasticity for fecundity, whereas smaller species exhibit the opposite pattern: lower elasticity for adult survival and higher elasticity for fecundity. In this case there is also a continuum of species from those with small female size and high relative importance of fecundity (species in the fecundity corner), to those

with large female size and high relative importance of adult survival (species in or close to the adult survival corner; Fig. 3d).

The results from the stepwise regression analyses showed that both juvenile and adult mortality rates have together a significant effect upon the relative importance of the three life-cycle components ( $P < 0.05$  in all three cases; Table 3). Noticeably,  $\lambda$  values significantly affect the elasticity for adult survival (regression coefficient  $\beta = -0.24$ ,  $P = 0.04$ ) and fecundity ( $\beta = 0.38$ ,  $P = 0.01$ ; Table 3), once juvenile and adult mortality have been included in the regression models. According to the signs of the regression coefficients, populations with high  $\lambda$  values exhibit lower relative importance of adult survival and higher relative importance of fecundity, whereas those with low  $\lambda$  values exhibit higher elasticity for adult survival and lower elasticity for fecundity.

## Discussion

### RELATIVE IMPORTANCE OF THE LIFE-CYCLE COMPONENTS

Lizards, as other higher taxonomic groups, show considerable intra and interspecific variation in their patterns of covariation of life-history and demographic traits (Dunham, Miles & Reznick 1988; Bauwens & Díaz-Uriarte 1997; Clobert *et al.* 1998). The relative contribution of fecundity, juvenile survival, and adult survival to population growth rate vary among species and those with similar elasticity patterns can be considered as sharing similar “demographic strategies”. We identified four: 1) those species that can survive longer than one year with early (less than one year) age at maturity for which juvenile survival make no contribution to average fitness and which show wide variation in the relative importance of adult survival and fecundity. This same strategy has been also identified in mammals (Fig. 1 in Heppell *et al.* 2000) and includes members of distantly related taxonomic groups such as carnivores, rodents, and grazers. 2) Annual species, whose fitness is half-determined by fecundity and half-determined by juvenile survival with no elasticity for the persistence of adults. As in these species individuals reach maturity, reproduce, and die in a short period of time (less than one year), they can be compared to semelparous plant species (Fig. 3a in Silvertown *et al.* 1993). Actually, the “semelparous” strategy in plants also involves negligible values in the elasticity for the permanence of adult individuals, and as juvenile survival in annual lizard species is equivalent to growth in plants because all individuals that survive as juveniles transit to the adult category (i.e., all juveniles “grow” and none persist in the juvenile stage), both tactics rely only on fecundity and growth. 3) Medium-sized species with maturity after one year of age appear to be the group with the widest variation in the relative importance of the life-cycle components although the general pattern is relatively low elasticity values for fecundity (below

0.35). 4) *Tiliqua rugosa* represents a different demographic strategy in which fitness is mostly determined by the survival of reproductive individuals. We strongly believe that large-bodied lizards such as big iguanas and varanids would also fall into this category because all they share high adult survival rates, long lifespans, and delayed reproduction (Buffrénil & Hémary 2002; Pianka & Vitt 2003; Alberts *et al.* 2004) and previous demographic and life history studies have demonstrated that these sort of traits tend to be associated with low contribution of fecundity and juvenile survival to the persistence of the species (Franco & Silvertown 1996; Heppell *et al.* 2000; Sæther & Bakke 2000). Actually, this demographic tactic is analogous to that exhibited by long-lived woody plants for which population growth rates depend almost entirely upon adult survival (Fig. 3d in Silvertown *et al.* 1993).

#### ELASTICITIES HAVE A WEAK PHYLOGENETIC PATTERN

Distantly related species can show similar relative importance of their life-cycle components and closely related ones can exhibit contrasting elasticity patterns. This has been demonstrated in this study with lizard species. For instance, lacertids (*P. bocagei*) and phrynosomatids (*S. jarrovi*) can lie together in the demographic triangle as representatives of the same demographic tactic, whereas two closely related species such as *S. aeneus* and *S. scalaris* (both from family Phrynosomatidae) can exhibit quite different elasticities for juvenile survival, adult survival, and fecundity. The results from the conducted phylogenetic comparative methods provide additional support: there is not a significant effect of phylogenetic inertia upon the elasticity patterns among the lizard species that we examined. Previous evidence in other taxa such as birds (Sæther & Bakke 2000), mammals (Heppell *et al.* 2000; Oli & Dobson 2003), and plants (Silvertown *et al.* 1993; Franco & Silvertown 1996) also agreed with this conclusion.

The fact that elasticities are directly determined by survival and fecundity rates, which in turn may depend upon local conditions and therefore may vary broadly even among populations of the same species, helps in explaining why phylogeny could not reliably indicate which vital rates will make the greatest relative contribution to average fitness.

This result is even more interesting when considering that a certain proportion of the variation among lizard species in key life history traits such as age at maturity, longevity, and number of offspring produced is explained by phylogenetic effects (Dunham & Miles 1985; Dunham *et al.* 1988; Miles & Dunham 1992). In addition, even though the phylogenetic comparative methods that we used here indicated no historical influence, a closer look at the elasticity patterns reveals certain tendencies. For example, most of the species included in group 1, excepting *P. bocagei* belong to the family Phrynosomatidae; the four annual species from group 2 belong to the clade Iguania, which is composed mainly by early-maturing, short-lived species (Pianka & Vitt 2003); the three xenosaurid species are located within the same group (group 3). These observations along with: 1) previous evidence of certain historical effects on life history traits of lizards (Dunham & Miles 1985; Dunham *et al.* 1988; Miles & Dunham 1992), and 2) opposite results when examining the relationships between fecundity and mortality at distinct taxonomic levels (suborder and family; Bauwens & Díaz-Uriarte 1997; Clobert *et al.* 1998) suggest that when analyzing together species from many distinct families the phylogenetic signal upon the relative importance of the life-cycle components appears to be weak but analyzing elasticity patterns within families and genera might give different and contrasting results. To clarify this issue, we emphasize the need for examining the relative importance of life-cycle components at distinct taxonomic levels and with an augmented data base, which means considering representative species of families that were missing in this study such as Agamidae,

Chamaeleonidae, Varanidae, Teiidae and Helodermatidae. For doing so, further detailed demographic studies on these groups are needed.

#### THE RELATIVE IMPORTANCE OF LIFE-CYCLE COMPONENTS IS RELATED TO LIFE HISTORY TRAITS IN LIZARDS

Both theoretical and empirical studies suggest that differences in age- or stage-specific mortality rates can lead to the evolution of divergent life histories (Schaffer 1974; Johnson and Belk 2001; Kaliszewicz et al. 2005). In fact, this age-specific mortality hypothesis is perhaps the best-confirmed explanation for differences in reproductive and demographic strategies within and between closely related species (Gadgil & Bossert 1970; Read & Harvey 1989; Reznick *et al.* 1996). In this sense, and just as we predicted, we found that both juvenile and adult mortality have a relationship with the elasticity patterns of lizard species. Increased mortality in the juvenile stages results in low relative importance of juvenile survival, and the same applies for adult mortality: species that experience high mortality rates in the reproductive categories have diminished relative importance of the persistence of adults. The relationship with fecundity is the opposite: it is a fundamental process for species with high mortality in both juvenile and adult categories. This same pattern of covariation between mortality and the relative importance of life-cycle components has been observed in plants (Franco and Silvertown 1996), birds (Sæther & Bakke 2000), and mammals (Heppell *et al.* 2000).

Nevertheless, we consider relevant to notice that these relationships between mortalities and elasticities are clearer for the case of adult mortality (see Fig. 3b) and a little bit weaker for the case of juvenile mortality (see Fig. 3a), which agrees with theoretical predictions that propose mortality in adult categories as a stronger selective



force in comparison with that in juveniles (reviewed in Stearns 1992 and Roff 2002). Actually, theoretical models such as the “fast-slow” continuum hypothesis base their predictions in adult rather than pre-reproductive mortality rates (Promislow & Harvey 1990; Purvis & Harvey 1995; Franco & Silvertown 1996). However, and just as we have shown here, adult mortality is usually positively correlated with juvenile mortality, and thus, their demographic and life-historical consequences are parallel. Moreover, our results from the stepwise regression analyses show that juvenile mortality explains a significant proportion of the variance in the elasticity patterns of lizards, proportion that is independent of that explained by adult mortality.

Age at maturity also appears to affect the relative contribution of the life-cycle components to population growth rate in the lizard species examined. Fecundity is quite more important for early-maturing lizards than it is for late-maturing ones. In contrast, the relative importance of adult survival for average fitness tends to be less in early-maturing species in comparison with those with delayed reproduction in which population persistence is greatly determined by adult survival. Nevertheless, within the early-maturing group, those species that because of the way we modeled their demographic behavior, lie along the fecundity axis (i.e., those for which we excluded a juvenile category; group 1 in Fig. 2) show wide variation in the relative importance of fecundity and adult survival. This indicates that even though all of them reach sexual maturity early in life, their fitness can be determined by distinct proportional contributions of fecundity and adult survival.

As age at maturity in lizards is strongly correlated with mean adult size (i.e., bigger species mature later; Dunham *et al.* 1988; Clobert *et al.* 1998), just as we also found here ( $r_s = 0.72$ ,  $P < 0.001$ ; Table 2), the effect of size upon elasticity patterns is equivalent to that of age at maturity. Fecundity is more important for the fitness of

small-bodied species and adult survival is more critical for large-bodied species.

Certainly, phylogeny, through its effects upon size (e.g., most members in the family Iguanidae are relatively large-bodied and all xenosaurid lizards are of similar adult size; Pianka & Vitt 2003; Zamora-Abrego, Zúñiga-Vega & Nieto-Montes de Oca 2007) should affect, at least in certain extent, elasticity patterns of lizard species. For instance, it should be expected to find high fecundity elasticities in most members of the family Polychrotidae, which are in general small-sized (Roughgarden 1995). In contrast, high elasticities for adult survival should be observed in species of the family Varanidae, which are in general large-sized (Pianka 1995). Again, testing these predictions requires data for lizard groups which still lack detailed demographic studies.

The pattern of variation among life-history traits and the relative importance of life-cycle components support the existence of a “fast-slow” continuum (Read & Harvey 1989; Promislow & Harvey 1990; Purvis & Harvey 1995). In one end of this continuum lie those species with high mortality (both in juveniles and adults), early maturity, and small size, for which fecundity is critical for their average fitness (“fast” lizards). In our data set, representatives of this “fast” extreme are *Sceloporus variabilis* (Sva), *Holbrookia propinqua* (Hpr), and *Urosaurus ornatus* (Uor), which are located in the fecundity corner of the demographic triangle (Figs 2 and 3). In the other end of the continuum lie species with low overall mortality, delayed maturity, and large size. For these species adult survival is the process that contributes the most for the persistence of populations (“slow” lizards). In our data set, *Tiliqua rugosa* (Tru), located in the adult survival corner of the triangular plot (Figs 2 and 3), is the only representative of this “slow” extreme, mostly because we lack information for other large-bodied, long-lived, late-maturing lizard species (e.g., varanids or large iguanas) for which we predict that will also be included into this “slow” end of the continuum. In the middle, a gradient of

life history and demographic strategies can be observed. This gradient appears to be dependent upon mortality, age at maturity, and adult size. The existence of this “fast-slow” continuum has also been proven through the analysis of the relative importance of the life-cycle components in other taxa as well, such as plants (Franco & Silvertown 1996), birds (Sæther and Bakke 2000), and mammals (Heppell *et al.* 2000; Oli & Dobson 2003).

We predicted high relative importance of fecundity in populations with certain potential for population increase ( $\lambda > 1$ ) and high relative importance of adult survival in declining or stable populations ( $\lambda \leq 1$ ). Population growth rates of the studied species explained a significant proportion of the variance in the elasticities for adult survival and fecundity once the effect of juvenile and adult mortality has been considered. As predicted, fecundity appears to increase in importance when populations tend to increase, whereas under declining conditions survival of adults becomes the process that accounts the most for the persistence of populations. This pattern has proven to be more evident when analyzed at an intraspecific level: growing populations of certain species exhibit higher elasticities for fecundity when compared to those populations of the same species that experience a negative demographic behavior. These latter usually depend a lot more upon the survival of adults (Silvertown *et al.* 1996; Valverde & Silvertown 1998). This pattern of dependency of elasticities upon population growth rate is not as clear when examined among species, just as we did here, as how it should be if it were examined among populations of the same lizard species.

#### IMPLICATIONS FOR CONSERVATION

As elasticities measure the impact on the population growth rate of changes in the vital rates (i.e., in the demographic and life history traits), they have been considered as

estimates of the relative importance of the life-cycle components for the persistence of populations (de Kroon *et al.* 1986, 2000). For this reason, they appear to be useful for identifying those phases of the life cycle of species where conservation or management efforts would render more benefits in terms of effective modifications to the population growth rate (Caswell 2000). Our results show that short-lived, small-sized, early-maturing species that experience high mortality rates (“fast” lizards) would benefit more if conservation actions are centered in early phases of their life cycles, such as improving survival of offspring. Population growth rates of long-lived, large-sized, late-maturing lizard species with low mortality rates (“slow” lizards) would respond better to improved adult survival rates. In this sense, and just as has been suggested for other groups such as mammals (Heppell *et al.* 2000) and turtles (Crouse, Crowder & Caswell 1987), decisions to concentrate management efforts on specific phases of the life cycle should rely on the knowledge of life history and demographic traits, such as age at maturity and annual survival probabilities. Nonetheless, elasticities should be interpreted cautiously, because they are mathematic tools that do not account for unpredictable and undesired correlated changes that may arise in other vital rates different than the ones in which actions are being implemented. In addition, they only identify critic vital rates, they do not estimate how easy is to modify them (Silvertown *et al.* 1996; de Kroon *et al.* 2000).

### **Acknowledgements**

We thank T. Valverde, M. C. Manujano and J. A. Lemos-Espinal for theoretical and methodological advice. C. Cornejo helped with graphs. This study was supported by scholarships granted by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-México and

Universidad Nacional Autónoma de México to J. J. Zúñiga-Vega, R. I. Rojas-González,  
and J. G. Zamora-Abrego.

**References**

- Abts, M.L. (1987) Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs*, **57**, 215-232.
- Alberts, A.C., Carter, R.L., Hayes, W.K. & Martins, E.P. (eds) (2004) *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley.
- Ballinger, R.E. (1973) Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, **54**, 269-283.
- Ballinger, R.E. (1979) Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology*, **60**, 901-909.
- Ballinger, R.E. (1984) Survivorship of the lizard, *Urosaurus ornatus linearis*, in New Mexico. *Journal of Herpetology*, **18**, 480-481.
- Ballinger, R.E. & Congdon, J.D. (1981) Population ecology and life history strategy of a montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in southeastern Arizona. *Journal of Natural History*, **15**, 213-222.
- Bauwens D. & Díaz-Uriarte, R. (1997) Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, **149**, 91-111.
- Bauwens, D., Heulin, B. & Pilorge, T. (1987) Variations spatio-temporales des caractéristiques démographiques dans et entre populations du lézard *Lacerta vivipara*. *Colloque National du Centre National de la Recherche Scientifique, Lyon, 4-6 September, 1986. Biologie des Populations, Institut d'Analyse des Systèmes Biologiques et Socio-Économiques*, pp. 531-536. Université Claude Bernard, Lyon.
- Benabib, M. (1991) *Life history and ecology of Sceloporus variabilis in los Tuxtlas, Veracruz, México*. PhD thesis, University of Georgia, Athens.

- Benton T.G. & Grant, A. (1999) Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 467-471.
- Berry, K.H. (1974) *The ecology and social behavior of the chuckwalla, Sauromalus obesus obesus* Baird. University of California Publication in Zoology, University of California Press, Berkeley.
- Blackburn, T.M. (1991) Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology*, **5**, 65-74.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioural traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717-745.
- Boyce, M.S. (1984) Restitution of r- and K- selection as a model of density dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 427-447.
- Buffrénil, V. de & Hémerly, G. 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology*, **36**, 419-426.
- Bull, C.M. (1987) A population study of the viviparous Australian lizard, *Trachydosaurus rugosus* (Scincidae). *Copeia*, **1987**, 749-757.
- Bull, C.M. (1995) Population ecology of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*, at Mt Mary, South Australia. *Australian Journal of Ecology*, **20**, 393-402.
- Casteñeda-Gaytán, G., Gadsden, H., López-Cerrujedo, H. & Estrada Rodríguez, J.L. (2003) Historia de vida de *Uma parapygas* (Sauria:Phrynosomatidae) en la reserva de la biosfera de Mapimí, Durango. *Acta Zoologica Mexicana*, **89**, 169-184.
- Caswell, H. (2000) Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology*, **81**, 619-627.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland.

- Caswell, H., Naiman, R.J. & Morin, R. (1984) Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. *Aquaculture*, **43**, 123-134.
- Charnov, E.L. (1991a) Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**, 1134-1137.
- Charnov, E.L. (1991b) Pure numbers, invariants and symmetry in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology*, **5**, 339-342.
- Charnov, E.L. (1993) *Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Charnov, E.L. & Berrigan, D. (1990) Dimensionless numbers and life history evolution: age at maturity versus adult lifespan. *Evolutionary Ecology*, **4**, 273-275.
- Cheverud, J.M. & Dow, M.M. (1985) An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of Rhesus Macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, **67**, 113-121.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. & Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335-1351.
- Clobert, J., Garland, T. & Barbault, R. (1998) The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, **11**, 329-364.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B. & Caswell, H. (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, **68**, 1412-1423.
- Cunnington, D.C. & Brooks, R.J. (1996) Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 291-296.



- de Kroon, H., Plaiser, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. (1986) Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, **67**, 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. & Ehrlén, J. (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**, 607-618.
- Dunham A.E. & Miles, D.B. (1985) Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*, **126**, 231-257.
- Dunham, A.E., Miles, D.B. & Reznick, D.N. (1988) Life history patterns in squamate reptiles. *Biology of the Reptilia*, vol. 15 (Eds C. Gans & R.B. Huey), pp. 443-551. Academic Press, New York.
- Franco, M. & Silvertown, J. (1996) Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **351**, 1341-1348.
- Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970) Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*, **104**, 1-24.
- Gadsden H., López-Corrujedo, H., Estrada-Rodríguez, J.L. & Romero-Méndez, U. (2001) Biología poblacional de la lagartija de arena de Coahuila *Uma exsul* (Sauria:Prhynosomatidae): Implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, **9**, 51-66.
- Galán, P. (1999) Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in north-west Spain. *Journal of Zoology*, **249**, 203-218.
- Gennaro, A.L. (1974) Growth, size and age at sexual maturity of the lesser earless lizard *Holbrookia maculata maculata* in eastern New Mexico. *Herpetologica*, **30**, 85-90.

- Harvey P.H. & Zammuto, M. (1985) Patterns of mortality and age at first reproduction in natural population of mammals. *Nature*, **315**, 319-320.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder, L.B. (2000) Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, **81**, 654-665.
- Heulin, B., Osenegg-Leconte, K. & Michel, D. (1997) Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): survival and density characteristics of oviparous populations. *Herpetologica*, **53**, 432-444.
- Johnson, J.B. & Belk, M.C. (2001) Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Oecologia*, **126**, 142-149.
- Jones, S.M. & Ballinger, R.E. (1987) Comparative life histories of *Hoolbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in western Nebraska. *Ecology*, **68**, 1828-1838.
- Judd, F.W. (1976) Demography of a barrier island population of the keeled earless lizard, *Holbrookis propinqua*. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University*, **44**, 1-45.
- Leslie, P.H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.
- Kaliszewicz, A., Johst, K., Grimm, V. & Uchmański, J. (2005) Predation effects on the evolution of life-history traits in a clonal oligochaete. *American Naturalist*, **166**, 409-417.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **16**, 111-120.

- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. (1993) *MEGA: molecular evolutionary genetics analysis. Version 1.02*. Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania.
- Martins E.P. & Hansen, T.F. (1997) Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, **149**, 646-667.
- McCoy, E.D. Hartmann, P.P. & Mushinsky, H.R. (2004) Population biology of the rare Florida scrub lizard in fragmented habitat. *Herpetologica*, **60**, 54-61.
- Mesterton-Gibbons (1993) Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Ecology*, **74**, 2467-2468.
- Miles, D.B. & Dunham, A.E. (1992) Comparative analyses of phylogenetic effects in the life history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist*, **139**, 848-869.
- Montgomery, D.C., Peck, E.A. & Vining, G.G. (2002) *Introducción al análisis de regresión lineal*. Compañía Editorial Continental, México.
- Morales, E. (2000) Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution*, **54**, 475-484.
- Niewiarowski, P.H. (1994) Understanding geographic life-history variation in lizards. *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives* (eds J. Vitt & E.R. Pianka), pp. 31-49. Princeton University Press, Princeton.
- Oli, M.K. (2004) The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 449-463.
- Oli, M.K. & Dobson, S. (2003) The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *American Naturalist*, **161**, 422-440.

- Ord, T.J. & Martins, E.P. (2006). Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, **71**, 1411-1429.
- Ortega-León A.M., Putnam, E.S., Zúñiga-Vega, J.J. & Méndez-de laCruz, F.R. (in press) Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*.
- Ortega-Rubio A. (1986) *Dinámica y estrategias demográficas de dos poblaciones de iguánidos simpátricos en la reserva de la biosfera de la Michilía*. PhD thesis, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Ortega-Rubio A., Barbault, R. & Halffter, G. (1999) Population dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria:Phrynosomatidae) at Durango, México. *Southwestern Naturalist*, **44**, 64-72.
- Parker, W.S. (1994) Demography of the fence lizard, *Sceloporus undulatus*, in northern Mississippi. *Copeia*, **1994**, 136-152.
- Parker, W.S. & Pianka, E.R. (1975) Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia*, **1975**, 615-632.
- Pianka, E.R. (1995) Evolution of body size: varanid lizards as model system. *American Naturalist*, **146**, 398-414.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. (2003) *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. (1990) Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology*, **220**, 417-434.

- Punzo, F. (1997) Life history, demography, diet and habitat association in the southwestern earless lizard, *Cophosaurus texanus scitulus* from northern and southern limits of its geographical range. *Amphibia-Reptilia*, **28**, 65-76.
- Purvis, A. & Harvey, P.H. (1995) Mammal life history evolution—a comparative test of Charnov's model. *Journal of Zoology*, **237**, 259-283.
- Ramírez-Bautista A. (1995) *Demografía y reproducción de la lagartija arborícola Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco*. PhD thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Read, A.F. & Harvey, P.H. (1989) Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology*, **219**, 329-353.
- Reznick, D.N. & Bryant, M. (2007) Comparative long-term mark-recapture studies of guppies (*Poecilia reticulata*): differences among high and low predation localities in growth and survival. *Annales Zoologici Fennici*, **44**, 152-160.
- Reznick, D.N., Butler IV, M.J., Rodd, F.H. & Ross, P. (1996) Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution*, **50**, 1651-1660.
- Roff, D.A. (2002) *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Rodríguez-Romero, F.J. (2004) *Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género Sceloporus (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor*. PhD thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Roughgarden, J. (1995) *Anolis Lizards of the Caribbean. Ecology, Evolution and Plate Tectonics*. Oxford University Press, New York.
- Sæther, B.-E. (1988) Pattern of covariation between life history traits of European birds. *Nature*, **331**, 616-617.

- Sæther, B.-E. & Bakke, Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642-653.
- Saitou, N & Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 406–425.
- Schaffer, W.M. (1974) Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, **55**, 291-303.
- Silvertown, J., Franco, M. & Menges, E. (1996) Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, **10**, 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty I. & Mendoza, A. (1993) Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465-476.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Swofford, D.L (2002) *PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)*, 4.0 Beta. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F. & Higgins, D.G. (1997) The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **24**, 4876-4882.
- Tinkle, D.W. (1969) The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of the life histories of lizards. *American Naturalist*, **103**, 501-516.
- Tinkle, D.W. (1972) The role of environment in the evolution of life history differences within and between lizard species. *University of Arkansas Museum Occasional Papers*, **4**, 77-100.
- Tinkle, D.W. (1973) A population analysis of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus* in southern Utah. *Copeia*, **1973**, 284-296.

- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. (1983) Demography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*, in Central Arizona. *Copeia*, **1983**, 585-598.
- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. (1986) Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, **1986**, 1-18.
- Tinkle, D.W., Dunham, A.E. & Congdon, J.D. (1993) Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long term study. *Ecology*, **74**, 2413-2429.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. (1970) Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, **24**, 55-74.
- Valverde, T. & Silvertown, J. (1998) Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, **86**, 545-562.
- Van Devender, R.W. (1982) Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica*, **38**, 189-208.
- Vicente, L.A. (1989) *Sobre a historia natural dos repteis da ilha Berlenga: a sindroma de insularidade*. PhD thesis, Universidad de Lisboa, Lisboa.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper Jr., W.E. & Schwenk, K. (2003) History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist*, **162**, 44-60.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J. & Nieto-Montes de Oca, A. (2007) Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology*, **41**, 629-636.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zúñiga-Vega, J.J., Valverde, T., Rojas-González, R.I., & Lemos-Espinal, J.A. (2007) Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia*, **2007**, 324-335.

**Table 1.** Summary of demographic and life history traits for 28 lizard species. Species ID = 3-letter key to identify individual species all throughout this paper,  $E-S_j$  = Elasticity for juvenile survival,  $E-S_a$  = Elasticity for adult survival,  $E-F$  = Elasticity for fecundity,  $M_j$  = Juvenile mortality,  $M_a$  = Adult mortality,  $\alpha$  = Age at first reproduction (years),  $\lambda$  = Finite rate of population increase, SVLA = Mean snout-vent length of adult females (mm). *Xenosaurus sp. nov.* refers to a still undescribed species.

Species	Species ID	$E-S_j$	$E-S_a$	$E-F$	$M_j$	$M_a$	$\alpha$	$\lambda$	SVLA	References
<i>Anolis nebulosus</i>	Ane	0.50	0.00	0.50	0.80	0.90	0.58	1.00	39.6	Ramírez-Bautista 1995
<i>Basiliscus basiliscus</i>	Bba	0.60	0.09	0.30	0.83	0.88	1.65	0.50	160.0	Van Devender 1982
<i>Cophosaurus texanus</i>	Cte	0.00	0.24	0.76	0.74	0.60	1.00	1.56	60.3	Punzo 2007
<i>Holbrookia maculata</i>	Hma	0.00	0.49	0.51	0.84	0.53	0.92	0.88	55.0	Gennaro 1974; Jones & Ballinger 1987
<i>Holbrookia propinqua</i>	Hpr	0.00	0.07	0.93	0.77	0.92	1.00	1.13	50.0	Judd 1976
<i>Lacerta vivipara</i>	Lvi	0.54	0.19	0.27	0.62	0.47	2.23	1.27	56.6	Bauwens, Heulin &



										Pilorge 1987; Heulin, Osenegg- Leconte & Michel 1997 Vicente
<i>Podarcis bocagei</i>	Pbo	0.00	0.62	0.38	0.76	0.59	0.90	0.94	57.4	1989; Galán 1999
<i>Sauromalus obesus</i>	Sob	0.28	0.59	0.14	0.36	0.26	3.00	1.00	148.0	Berry 1974; Abts 1987
<i>Sceloporus aeneus</i>	Sae	0.50	0.00	0.50	0.60	1.00	0.66	1.00	47.4	Rodríguez- Romero 2004
<i>Sceloporus bicanthalis</i>	Sbi	0.50	0.00	0.50	0.73	1.00	0.58	1.00	52.10	Rodríguez- Romero 2004
<i>Sceloporus clarki</i>	Scl	0.35	0.30	0.35	0.69	0.52	2.00	1.01	101.0	Tinkle and Dunham 1986
<i>Sceloporus graciosus</i>	Sgr	0.31	0.37	0.31	0.62	0.42	2.00	1.03	57.8	Tinkle 1973; Tinkle, Dunham & Congdon 1993
<i>Sceloporus</i>	Sgm	0.00	0.33	0.67	0.72	0.74	0.63	0.99	55.0	Ortega-

<i>grammicus</i>										Rubio 1986; Ortega- Rubio, Barbault & Halffter 1999
<i>Sceloporus jarrovi</i>	Sja	0.00	0.53	0.47	0.82	0.56	1.00	0.96	68.0	Ballinger 1973, 1979
<i>Sceloporus mucronatus</i>	Smu	0.38	0.30	0.32	0.22	0.22	2.58	1.77	75.2	Ortega-León <i>et al.</i> in press
<i>Sceloporus poinsetti</i>	Spo	0.28	0.43	0.28	0.71	0.36	2.00	0.97	104.0	Ballinger 1973 Ortega- Rubio 1986;
<i>Sceloporus scalaris</i>	Ssc	0.00	0.36	0.64	0.72	0.57	0.75	1.45	54.0	Ballinger & Congdon 1981 Jones &
<i>Sceloporus undulatus</i>	Sun	0.00	0.47	0.53	0.88	0.64	0.80	1.23	63.7	Ballinger 1987; Parker 1994
<i>Sceloporus variabilis</i>	Sva	0.00	0.08	0.92	0.85	0.91	0.83	0.98	60.0	Benabib 1991 McCoy,
<i>Sceloporus woodi</i>	Swo	0.48	0.04	0.48	0.77	0.74	0.58	1.48	51.5	Hartmann &

										Mushinsky
										2004
<i>Tiliqua</i>	Tru	0.06	0.92	0.02	0.38	0.10	4.00	1.01	230.0	Bull 1987,
<i>rugosa</i>										1995
<i>Uma exsul</i>	Uex	0.00	0.37	0.63	0.78	0.54	0.62	1.06	67.0	Gadsden <i>et al.</i> 2001
<i>Uma</i>										Castañeda-
<i>paraphygas</i>	Upa	0.00	0.41	0.59	0.83	0.51	0.60	1.00	62.5	Gaytán <i>et al.</i> 2003
<i>Urosaurus</i>										Tinkle &
<i>ornatus</i>	Uor	0.00	0.20	0.80	0.93	0.90	1.00	0.57	49.0	Dunham 1983;
										Ballinger 1984
<i>Uta</i>										Tinkle 1972;
<i>stansburiana</i>	Ust	0.00	0.07	0.93	0.85	0.93	0.78	0.97	44.7	Parker & Pianka 1975
										Zúñiga-Vega <i>et al.</i> 2007;
<i>Xenosaurus</i>										Zamora-
<i>grandis</i>	Xgr	0.51	0.28	0.21	0.25	0.32	2.67	1.17	113.0	Abrego, Zúñiga-Vega & Nieto-Montes de Oca 2007

---

										Zamora-
										Abrego <i>et</i>
										<i>al.</i> 2007,
<i>Xenosaurus</i>	Xpl	0.40	0.49	0.11	0.40	0.18	3.00	1.02	111.7	Rojas-
<i>platyceps</i>										González
										unpublished
										data
										Zamora-
										Abrego <i>et</i>
<i>Xenosaurus</i>	Xsp	0.44	0.35	0.21	0.33	0.33	2.47	1.14	106.9	<i>al.</i> 2007,
<i>sp. nov.</i>										unpublished
										data

---

**Table 2.** Spearman rank correlation coefficients among pairs of demographic and life history attributes. *P* values are shown within parentheses. Abbreviations for variables are as in Table 1.

Trait	$E-S_a$	$E-F$	$M_j$	$M_a$	$\alpha$	$\lambda$	SVLA
$E-S_j$	-0.39 (0.04)	-0.66 (<0.001)	-0.53 (0.004)	-0.16 (0.42)	0.25 (0.20)	0.21 (0.28)	0.19 (0.33)
$E-S_a$		-0.42 (0.03)	-0.17 (0.40)	-0.70 (<0.001)	0.45 (0.02)	-0.11 (0.56)	0.60 (<0.001)
$E-F$			0.71 (<0.001)	0.75 (<0.001)	-0.69 (<0.001)	-0.14 (0.48)	-0.70 (<0.001)
$M_j$				0.64 (<0.001)	-0.61 (<0.001)	-0.49 (0.009)	-0.46 (0.02)
$M_a$					-0.74 (<0.001)	-0.32 (0.10)	-0.76 (<0.001)
$\alpha$						0.15 (0.43)	0.72 (<0.001)
$\lambda$							0.09 (0.65)

**Table 3.** Results from the stepwise regression analyses. We show the coefficient of determination for each regression model ( $R^2$ ), the independent variables with a significant effect on the elasticities for the life-cycle components (response variables), their corresponding regression coefficients ( $\beta$ ), the  $t$ -values testing the null hypothesis of slopes = 0 (no effect) and associated  $P$ -values. Abbreviations for variables are as in Table 1.

Response variables	Multiple $R^2$	Independent variables	$\beta$	$t$ -value	$P$ -value
$E-S_j$	0.40	$M_j$	-1.36	4.79	<0.001
		$M_a$	0.50	-4.07	<0.001
$E-S_a$	0.80	$M_j$	0.41	2.49	0.02
		$M_a$	-0.99	-9.24	<0.001
		$\lambda$	-0.24	-2.11	0.04
$E-F$	0.69	$M_j$	0.73	3.64	0.001
		$M_a$	0.39	3.03	0.006
		$\lambda$	0.38	2.79	0.01

**Figure legends**

**Fig. 1.** Example of a population projection matrix in which entries corresponding to the distinct life-cycle components are indicated. This matrix corresponds to a population structured in four stages.  $\alpha$  = age (or stage) at maturity,  $S_j$  = entries corresponding to juvenile survival,  $S_a$  = entries corresponding to adult survival,  $F$  = entries corresponding to fecundity.

**Fig. 2.** Demographic triangle showing the ordination of 28 lizard species according to the elasticities for juvenile survival ( $E-S_j$ ), adult survival ( $E-S_a$ ), and fecundity ( $E-F$ ). Species are sorted generally into four groups (see groups descriptions in text). Points close to a corner have high elasticities for that life-cycle component. Species ID are as in Table 1.

**Fig 3.** Ordination of 28 lizard species in the demographic triangle plotted against: (a) juvenile mortality, (b) adult mortality, (c) age at maturity in years, and (d) mean size of adult females in mm snout-vent length.

Figure 1

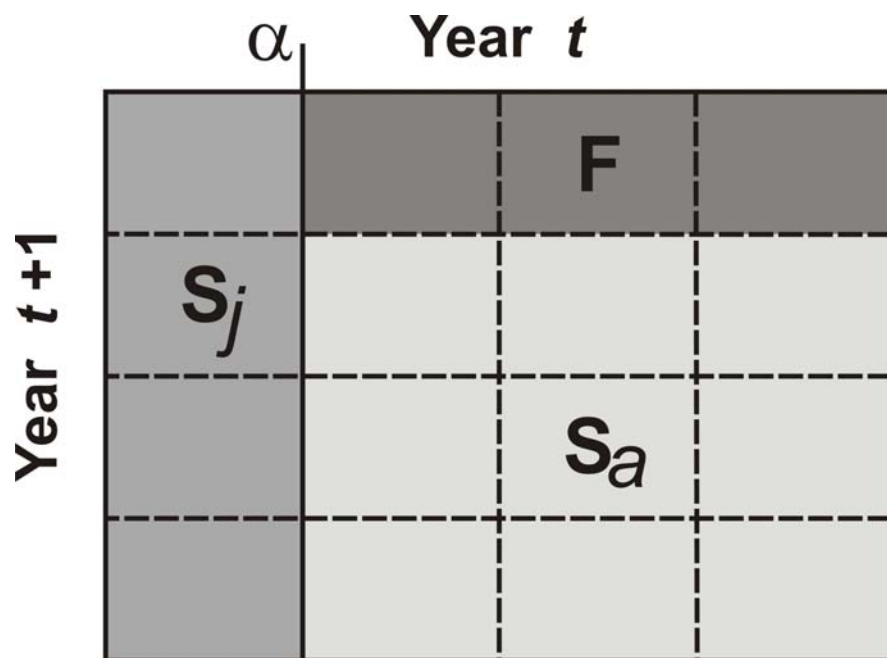




Figure 2

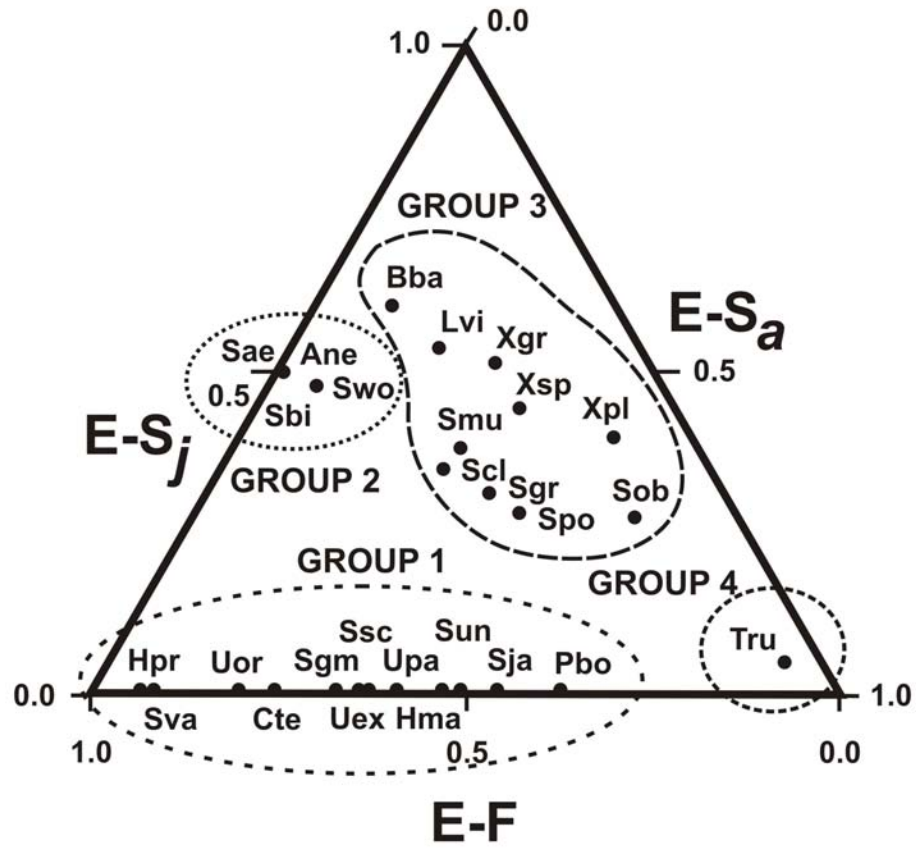
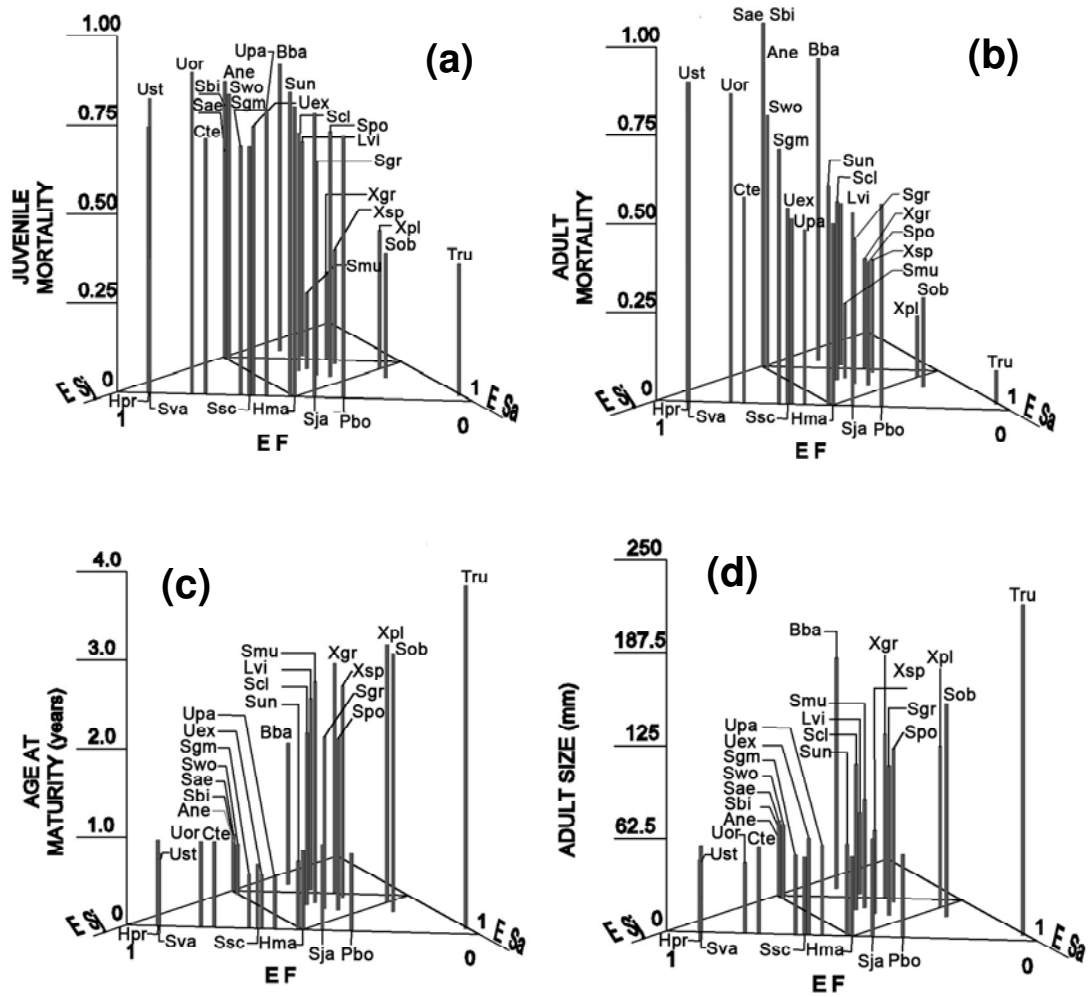


Figure 3



## CAPITULO VI

### DISCUSIÓN GENERAL

La hipótesis que le dio dirección al presente trabajo propone que los atributos de historia de vida de la población de la zona templada serán característicos de una estrategia de historia de vida a “paso lento” comparados con la población de la zona tropical. Esta hipótesis fue analizada considerando básicamente tres características de historia de vida en la lagartija *Xenosaurus platyceps*: la reproducción, el crecimiento y la dinámica poblacional. Con los resultados expuestos en la presente investigación se documenta que las condiciones a la que están expuestas las lagartijas en los dos ambientes analizados presentan diferencias en sus atributos de historia de vida.

En cuanto a la reproducción, la predicción consistió en que las lagartijas de la zona tropical presentaran mayor tamaño de la camada, con crías de tallas corporales menores y un mayor esfuerzo reproductor (i.e. masa relativa de la camada) comparadas con las que habitan la zona templada. Esta predicción está soportada en la evidencia que sugiere que en las zonas tropicales y de baja altitud las lagartijas presentan fecundidades y esfuerzos reproductivos mayores como consecuencia de un mayor riesgo de mortalidad y/o de una mayor disponibilidad de recursos (e.g. mejores regímenes térmicos y altos niveles de recursos alimentarios; Tinkle et al. 1970, Jones et al. 1987, Abell 1999). Sin embargo, los resultados apuntan a un patrón contrario: el tamaño de la camada presentó valores relativamente más altos en las lagartijas de la zona templada, que es el sitio con menor mortalidad adulta y más restringido en disponibilidad de recursos. Una explicación alternativa para la presencia de tamaños de camada grandes

en ambientes restringidos propone que en estos ambientes el periodo favorable es corto, de forma que las lagartijas pueden compensar la reducción de los episodios reproductivos incrementando el número de crías producidas (Taylor et al. 1992, Rocha et al. 2002). Sin embargo, esta explicación solo puede ser cierta en especies que pueden presentar más de un evento reproductivo por año, situación que no ocurre en *X. platyceps* cuya reproducción es anual (Ballinger et al., 2000). De esta forma, se resalta la necesidad de realizar investigación enfocada a explicar cuál es la explicación de la presencia de alta fecundidad y alta masa relativa de la puesta en las hembras de *X. platyceps* habitantes de la zona templada.

En lo que respecta al tamaño de las crías al nacer, llama la atención que este atributo no estuviera relacionado con el tamaño de las madres; igualmente, el hecho de que no se observaron diferencias en las tallas de los neonatos de la localidad templada y la localidad tropical, sugiere que la variación fenotípica de este atributo pudiera estar optimizada o restringida (Shine 1992). De esta forma, se propone que la respuesta a distintos regimenes ambientales en los atributos reproductivos de *X. platyceps* ocurre en el número de crías producidas y no el tamaño de las mismas.

En cuanto al crecimiento corporal, se observó el patrón predicho: las lagartijas de la zona tropical presentaron tasas de crecimiento corporal más altas así como edades a la madurez más cortas comparadas con las lagartijas de la zona templada. Este resultado coincide con la idea de que en las zonas dónde el periodo favorable es mayor, el crecimiento corporal se ve favorecido (Sinervo y Adolph 1989, Adolph y Porter 1993, 1996). Los resultados obtenidos en el presente estudio son consistentes con la relación propuesta entre las tasas de crecimiento corporal y la edad a la madurez (Tinkle

et al. 1970, Adolph y Porter 1996, Berrigan y Charnov 1994, Angilletta 2001, Angilletta 2001, Angilletta et al. 2004), pues las lagartijas habitantes del ambiente tropical presentan las tasas de crecimiento más altas y tienen la oportunidad de alcanzar la edad a la madurez poco más de un año antes que las lagartijas habitantes de la zona templada.

Ante la pregunta de si las diferencias en las tasas de crecimiento registradas entre las lagartijas de las dos localidades bajo estudio pueden atribuirse a causas ambientales (i.e. disponibilidad de alimento y temperatura) o si corresponden a adaptaciones locales fijadas genéticamente en cada población, se realizó un experimento de jardín común con neonatos de *X. platyceps*. Los resultados apuntan a que la disponibilidad de alimento no parece ser un factor importante que genere variación en las tasas de crecimiento corporal de neonatos de *X. platyceps*; sin embargo, esta interpretación puede ser errónea debido a un mal diseño experimental originado por el desconocimiento de las tasas de ingesta de alimento de estas lagartijas. En este análisis resultó evidente que la temperatura es un factor de suma importancia como fuente de variación en la expresión de las tasas de crecimiento de estas lagartijas, encontrando que cuando fueron sometidos a mayor temperatura, los neonatos presentaron las tasas de crecimiento corporal más altas. Por otra parte, no es posible asegurar que las respuestas fenotípicas específicas de la población tropical y de la templada en los diferentes tratamientos a los que fueron sometidas tengan una base genética. Así, se puede sugerir que la variación geográfica que presentan estas lagartijas podría ser entendida como diferentes puntos de una misma norma de reacción (Dunham et al. 1989). La probable interacción población (genotipo) x ambiente que se sugiere en este estudio apunta a que tanto las diferencias genéticas como las ambientales son responsables de las diferencias observadas en el crecimiento corporal entre ambas poblaciones. Esta interpretación subraya la posibilidad de que los

factores responsables de la variación geográfica en la tasa de crecimiento a lo largo del área de distribución de esta especie sean una compleja combinación de fuentes ambientales y fuentes genéticas específicas de cada población.

Con respecto a las tasas de mortalidad, se observa el patrón predicho: Las tasas de mortalidad fueron menores en la localidad templada. Este patrón puede ser explicado por una menor duración del periodo de actividad (i.e. buscar alimento, pareja, etc., lo que incrementa el riesgo de depredación) en la localidad templada comparada con la localidad tropical (Rose 1981, Adolph & Porter 1993, 1996). El análisis de la demografía en los tres años analizados, proyecta que ambas poblaciones se encuentran en equilibrio cuantitativo (los valores de  $\lambda$  no varían significativamente de la unidad). Dado que las dos localidades analizadas son contrastantes en sus características ambientales, mantener el equilibrio numérico puede requerir estrategias demográficas distintas, lo que puede promover la evolución de distintas historias de vida (Stearns 1992, Roff, 2002).

La hipótesis del continuo “rápido-lento” está basada en la variación de la mortalidad adulta como el principal factor selectivo para la evolución de estrategias de historia de vida (Harvey & Zammuto 1985, Promislow & Harvey, 1990; Charnov, 1990, 1991), de forma que los resultados de este trabajo se pueden discutir en el contexto de este modelo teórico. En la localidad templada, tanto los valores reproductivos como los valores de elasticidad de las categorías reproductivas fueron mayores en comparación con las observadas en la localidad tropical. Este patrón puede ser explicado por el hecho de que las bajas mortalidades adultas observadas en la población templada incrementan la frecuencia de eventos reproductivos por individuo, lo que resulta en la producción de

una mayor cantidad de crías a lo largo de la vida. En contraste, las altas tasas de mortalidad adulta en la población de la zona tropical resulta en una frecuencia menor de eventos reproductivos y por lo tanto, en una menor producción de crías a lo largo de la vida. (Roff 1992, Stearns 1992). El enlace de la baja mortalidad adulta con altos valores reproductivos de los adultos, se asocia generalmente con tasa de crecimiento corporal bajas y una madurez tardía (i.e. un ciclo de vida “lento”), mientras que una alta mortalidad adulta, relacionada con valores reproductivos bajos para las categorías adultas, se asocian con tasas de crecimiento corporal rápidas y madurez temprana (ciclos de vida “rápidos”; Promislow & Harvey 1990, Blackburn 1991, Saether and Bakke 2000). Es destacable que los individuos de *X. platyceps* en la población templada presenta tasas de crecimiento corporal menores (tasa de crecimiento promedio de juveniles  $\pm$  SE =  $0.030 \pm 0.002$  mm/día, tasa de crecimiento promedio adultos =  $0.005 \pm 0.0004$  mm/día) y alcanzan la edad a la madurez mas tarde (50 meses) en comparación con los individuos de la población (tasa de crecimiento promedio de juóvenes =  $0.049 \pm 0.004$  mm/día, tasa de crecimiento promedio de adultos =  $0.011 \pm 0.001$  mm/día, edad a la madurez = 37 meses), lo que es consistente con la hipótesis del continuo “rápido-lento”.

La localidad tropical presentó valores de elasticidad relativamente más altos para las categorías no reproductoras. La alta mortalidad en este sitio explica este patrón a causa de que dadas bajas probabilidades de supervivencia de los adultos, la supervivencia y el crecimiento de los recién nacidos y de los juveniles contribuyen más a las tasas de crecimiento poblacional, balanceando las pérdidas de los individuos reproductores (Lewontin, 1965). De esta forma, la alta mortalidad adulta puede promover la evolución de un ciclo de vida relativamente “rápido” en el sitio tropical en

comparación con las lagartijas de la zona templada, favoreciendo a los organismos no reproductivos con tasas rápidas de crecimiento poblacional y madurez temprana.

Es posible que factores distintos a la mortalidad adulta tengan un papel relevante para explicar las diferencias en las estrategias de historias de vida observadas entre los sitios. Por ejemplo, la disponibilidad de alimento puede ser mayor en la localidad tropical, permitiendo así tasas de crecimiento más rápidas. Por esta razón, se sugiere realizar investigación que analice detalladamente la influencia de factores ambientales en la expresión de los atributos demográficos y de historia de vida en estas lagartijas. Igualmente, se reconoce la necesidad de incluir más puntos de muestreo (i.e. más poblaciones dentro de cada tipo ambiental) para realizar una prueba estricta de modelos teóricos como la hipótesis del continuo “rápido-lento”. Desafortunadamente, la distribución restringida de *X. platyceps* (Smith et al. 2000) solo nos permitió localizar una población abundante en cada tipo de hábitat.

Otro objetivo de esta tesis fue el de comparar las estrategias demográficas de las lagartijas, con el especial interés de distinguir si los patrones de la contribución relativa de la supervivencia de los adultos, de la supervivencia de los jóvenes y de la fecundidad a la tasa de crecimiento poblacional pueden ser explicados por la mortalidad adulta, el factor selectivo de la hipótesis del continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida. Se analizaron los patrones de elasticidad de un grupo de 28 especies de lagartijas. En este análisis se encontró que el patrón de variación entre las características de historia de vida apoya la existencia de un continuo “rápido-lento” (Read & Harvey 1989; Promislow & Harvey 1990; Purvis & Harvey 1995). En un extremo de este continuo se encuentran aquellas especies que presentan una alta mortalidad adulta (tanto



de jóvenes como de adultos), madurez temprana, y tallas pequeñas, para las cuales la fecundidad es crítica en su adecuación promedio (lagartijas “rápidas”). En el otro extremo de este continuo se localizan especies con baja mortalidad, madurez tardía, y tallas corporales grandes. En estas especies la supervivencia adulta es el factor con la mayor contribución en su adecuación promedio. En medio de estos extremos, se puede observar un gradiente de estrategias. Este gradiente parece estar determinado por la mortalidad adulta, la edad a la madurez, y el tamaño corporal de los adultos. Al igual que en este análisis, la existencia de este continuo “rápido-lento” por medio del análisis de la importancia relativa de los componentes del ciclo de vida ha sido observada en otros taxa, como plantas, aves y mamíferos (Franco & Silvertown 1996, Sæther & Bakke 2000; Heppell *et al.* 2000; Oli & Dobson 2003).

A pesar de la posibilidad de que otras variables diferentes a la mortalidad adulta determinen los patrones de historias de vida analizados en esta tesis, los resultados permiten tres conclusiones principales:

1.- *Xenosaurus platyceps* exhibe diferentes estrategias de historias de vida en un ambiente tropical y en un ambiente templado, probablemente a causa de los efectos de la duración del periodo anual de actividad.

2.- Las diferencias en los atributos de historia de vida analizados para las lagartijas habitantes de la localidad templada y la localidad tropical de esta especie de lagartija de madurez temprana y de vida larga coinciden con las predicciones teóricas para variaciones geográficas en las historias de vida de lagartijas.

3.- Los resultados de esta tesis parecen ser coincidentes con la hipótesis del continuo “rápido-lento”, que propone que la mortalidad adulta puede explicar la covariación de atributos de historia de vida observados en las dos poblaciones analizadas.

Finalmente, con base en la evidencia, se sugiere que para organismos ectotérmicos; como los anfibios y los reptiles, pudiera existir una relación entre la hipótesis del continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida y un gradiente de ambientes, que va de aquellos con periodos favorables prolongados (sitios de alta mortalidad adulta) a aquellos con periodos favorables extremadamente cortos (sitios de baja mortalidad adulta). Para dar un soporte suficiente a esta aseveración, es necesario realizar estudios de características de historias de vida intra e interespecíficos en una amplia gama de organismos ectotérmicos (i.e. peces, anfibios y otro grupos de reptiles).

#### Literatura citada

- Abell, A. J. 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 3:173-180.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Angilleta M.J. Jr. 2001. Thermal and physiological constraints of energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82:3044-3056.

- Angilletta M.J. Jr., T.D. Steury & M.W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal, and G. R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179-183.
- Berrigan D. & E.L. Charnov. 1994. Reaction norms for age and size at mature in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70: 474-478.
- Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5: 65-74.
- Charnov, E.L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 88: 1134-1137.
- Charnov, E.L. 1991b. Pure numbers, invariants and symmetry in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology*. 5: 339-342.
- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Franco, M. & Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 351: 1341-1348.
- Harvey P.H., & Zammuto, R.M. 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature*. 315: 319-320.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder, L.B. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*. 81 654-665.

- Jones, S. M., R. E. Ballinger and W. P. Porter. 1987. Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. *Oikos* 48:325-335.
- Lewontin, R.C. 1965. Selection for colonizing ability, pp. 79-94. In: *The Genetics of Colonizing Species*. Baker, H.G., Stebbins, G.L., Eds, Academic Press, New York.
- Oli, M.K. & Dobson, S. 2003. The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *American Naturalist*. 161: 422-440.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology*. 220: 417-434.
- Purvis, A. & Harvey, P.H. 1995. Mammal life history evolution—a comparative test of Charnov's model. *Journal of Zoology*. 237: 259-283.
- Read, A.F. & Harvey, P.H. 1989. Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology*. 219: 329-353.
- Rocha, C. F. D., D. Vrcibradic, R. L. Teixeira, and M. G. T. Cuzzuol. 2002. Interpopulational variation in litter size of the skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. *Copeia* 2002:857-864.
- Roff, D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc.: Sunderland, MA, USA.
- Rose, B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- Saether, B.-E., & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.

- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-833.
- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*. 78:411-419.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. 2000. *Xenosaurus platyceps*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* **715**: 1-2.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York, USA.
- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar, and C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. T. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26:443-447.
- Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.

## Literatura citada Introducción

- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- Andrews R.M, & Rand A.S. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- Auffenberg, W. 1981. The behavioural ecology of the Komodo monitor. University Press of Florida. USA.
- Ballinger, R.E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poincetti*). *Ecology* 54:269-283.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E., G.R. Smith and J.A. Lemos-Espinal. 2000. *Xenosaurus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 712: 1-3.
- Bauwens, D. & Díaz-Uriarte R. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalis* 149:91-111.
- Begon, M. J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. *Ecology*. Blackwell Science, Cambridge.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in Los Tuxtlas, Veracruz, México. PhD Dissertation. University of Georgia. Athens, Georgia.

- Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5:64-74.
- Charnov, E.L. 1990. On evolution of age of maturity and the adult life span. *Journal of Evolutionary Biology*. 3: 139-144.
- Charnov, E.L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 88: 1134-1137.
- Charnov, E.L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1990. Dimensionless number and life history evolution: age of maturity versus adult life span. *Evolutionary Ecology* 4: 273-275.
- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1991. Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 332:41-48.
- Clobert, J., Garland T. & Baurbault R. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evol. Biol.* 11:239-264.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life-history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Cooper, W. E. Jr. Lemos-Espinal J.A. & G.R. Smith. 1998. Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* 54: 409-413.
- Dunham, A.E. & D.B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effect of size and Phylogeny reconsidered. *American Naturalist* 126:231-257.

- Dunham A. E., Miles D.B., & Reznick D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 16, pp.441-522. Alan R. Liss, New York.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. No. 76, 76 pp.
- Franco M. & J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the Fast-Slow continuum hypothesis. *Philosophical transaction of the Royal Society of London*, series B. 351: 1341-1384.
- Gaillard J.M. Pontier D., Allainé D., Lebreton J.D., Trouvilliez, J. & Clobert J. 1989. Can we speak in terms of demographic strategies in birds and mammals. *Oikos* 56: 59-76.
- Grant. B.W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizard, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:2323-2333.
- Grant, B.W. & A.E. Dunham. 1990. Elevational covariation in environmental constraints in life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Harvey P.H., Read, A.F. & Promislow D.E.L. 1989. Life history variation in placental mammals: Unifying the data with theory.13-31 pp. In: Harvey P.H. & Partridge L. (Eds.), *Oxford surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 6. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hoddenbach G.A. & Turner F.B. 1968. Clutch size of the lizard *Uta stansburiana* in southern Nevada. *Amer. Midl. Nat.* 80:262-265.
- INEGI. 1997. Anuario estadístico del estado de Tamaulipas.



- James C. & Shine R. 1988. Life history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia* 75: 307-316.
- King, W. & Thompson F.G. 1968. A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 12:93-123.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. Oxford.
- Lemos-Espinal J.A., Ballinger R.E., and Smith G.R. 1998. Comparative demography of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae) on the Iztaccihúatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist* 58:375-379.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997a. Neonate-female associations in *Xenosaurus neumanorum*: A case of parental care in a lizard? *Herpetological Review* 28: 22-23.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997b. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History* 5:181-186.
- MacArthur, R.H. & Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- McCoy, E.D., Hartman, P.P. & Mushinsky, H.R. (2004) Population biology of the rare Florida Scrub Lizard in fragmented habitat. *Herpetologica* 60: 54-61.
- Martin P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 101 :1-102.
- Murphy, G.I. 1968. Pattern in life history and the environment. *American Naturalist* 102: 390-404.

- Nieto-Montes de Oca A., Campbell J.A. & O. Florees-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata:Xenosauridae) from sierra madre del surof Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 57: 32-47.
- Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In: Vitt, L.J. and Pianka E.R. (eds.) *Lizard ecology. Historical and experimental perspectives*. Pp. 30-49. Princenton University press, New Jersey.
- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology*, 1992-2002.
- Oli, M.K. & Dobson F.S. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161: 422-440.
- Ortega-León A.M., Putnam, E.S. Zúñiga-Vega J.J. & F.R. Méndez de la Cruz. In press. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*.
- Partridge, L. & P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life histories evolution. *Science*, 241: 1499-1455.
- Pianka E. & L.J. Vitt. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press. USA.
- Rand, A.S. 1984. Clutch size in Iguana iguana in central Panama. In Seigel R.A., Hunt L.E., Knight J.L. Malaret, L. & Zusanlag N.L. (Ed.), *Vertebrate ecology and Systematics –A tribute to Henry S. Fitch*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Lawrence 115-122.

- Rodríguez-Romero F. J. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis Doctoral. Universidad nacional Autónoma de México.
- Roff, D.A. 1992. The evolution of life histories. Chapman & Hall. New York.
- Roff, D.A. 2002. Life history evolution. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Rojas-González R. I. 1999. Evaluación de las funciones potenciales del sistema quimiorreceptor de la lagartija *Xenosaurus grandis*. Tesis de licenciatura UNAM.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México.
- Saeter, B.E. 1988. Patterns of coevolution between life history traits of European birds. Nature 331: 616-617.
- Saeter E.-B. & Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to population growth rate. Ecology 81: 642-653.
- Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. American Naturalist 108:783-790.
- Shine, E. & Charnov E.L. 1992. Patterns of survivorship, growth and maturation in snakes and lizards. American Naturalist 139: 1257-1269.
- Silvertown, J., & Franco M. 1993. Plant demography and habitat: A comparative approach. Plant Species Biology 8: 67-73
- Smith, G.R., Lemos-Espinal J. & R.E. Ballinger. 1997. Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. Herpetologica 52 :200-205.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. The Quarterly Review of Biology, 51: 3-47.

- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the date. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:145-171.
- Stearns, S.C. 1983. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in lizards and snakes. *American naturalist* 123: 56-72.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476-478.
- Stearns, S.C. & Koella J. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: Predictions for norms of reaction for age- and size- at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 103:501-516.
- Tinkle D.W., Wilbur H. M., & Tilley S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Valiente-Banuet A., González-Medrano, F. & D. Piñero-Dalmau. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* 33:1-36.
- Van Devender, W.R. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-1038.
- Van Devender, R.W. 1982. Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica* 38:189-208.
- Via, S. & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.

- Vitt, L.J. 1982a. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia:Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Can. J. Zool.* 60: 3113-3120.
- Vitt, L.J. 1982b. Sexual dimorphism and reproduction in a microteiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359-366.
- Vitt, L.J. 1986. Reproductive tactics of sympatric Gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of fixed clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- Vitt, L.J. & Congdon J. D. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112:595-608.
- Vitt, L.J. & E.R. Pianka. (eds.). 1994. *Lizard ecology, historical and experimental perspectives*. Princeton University Press New Jersey.
- Vitt L.J. & H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 41:419-423.
- Weiwandt, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. In Burghardt G.M. & Rands A.S. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, New Jersey. Pp 119-141.
- Werner, E.E. & Anholt, B.R. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist*. 142: 242-272.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press. Princeton.
- Zúñiga-Vega. J.J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz.

Zúñiga-Vega. J.J., Valverde, T., Rojas-González R.I. & J.A. Lemos-Espinal. 2007.

Analisisi of the population dynamics o fan endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) trthough the use of projection matrices. *Copeia* 2007: 324-335.

## Literatura Citada Capítulo I

- Abell, A. J. 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 3:173-180.
- Abts, M. L. 1987. Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57:215-232.
- Ballinger, R. E. 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- Ballinger, R. 1983. Life-history variations. In R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, pp. 241-260. Harvard University Press, Cambridge.
- Ballinger R. E., G. R. Smith, and J. W. Nietfeldt. 1996. Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Southwestern Naturalist* 41:179-182.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal, and G. R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179-183.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* 111:242-258.
- Du W.-G., X. Ji, Y.-P. Zhang, X.-F. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85:443-453.

- Fitch, H. S. 1985. Clutch and litter size variation in New World reptiles. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 76:1-76.
- Herrmann, P. A., and H.-W. Herrmann. 2005. Egg and clutch characteristics of the montane chameleon, *Chamaeleo montium*, in Southwestern Cameroon. Journal of Herpetology 39:154-157.
- James, C. D., and W. G. Whitford. 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. Oikos 70:49-56.
- Jones, S. M., R. E. Ballinger and W. P. Porter. 1987. Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. Oikos 48:325-335.
- Lemos-Espinal, J. A., and R. I. Rojas-González. 2000. Observations on neonate size and litter sex ratio of the crevice dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*. Herpetological Review 31:153.
- Mathies, T., and R. Andrews. 1995. Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. Oecologia 104:101-111.
- Niewiarowski, P. H. 1994. Understanding geographic life history variation in lizards. In L. J. Vitt and E. R. Pianka (eds.), Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives, pp. 30-49. Princeton University Press, New Jersey.
- Niewiarowski, P. H., and W. R. Roosenburg. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. Ecology 74:1992-2002.
- Radder, R. S., and B. A. Shanbhag. 2003. Interrelationships among reproductive traits of female lizard, *Sitana ponticeriana* (Cuvier). Current Science 85:89-91.



- Rocha, C. F. D., D. Vrcibradic, R. L. Teixeira, and M. G. T. Cuzzuol. 2002. Interpopulational variation in litter size of the skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. *Copeia* 2002:857-864.
- Rodríguez-Romero F., G. R. Smith, O. Cuellar, and F. R. Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from México. *Journal of Herpetology* 38:438-433.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-833.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.
- Smith G. R., R. E. Ballinger, and B. F. Rose. 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahuan Mountains in Southeastern Arizona, with emphasis on annual variation. *Herpetologica* 51:342-349.
- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar, and C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. T. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26:443-447.
- Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Wapstra, E., and R. Swain. 2001. Geographic and annual variation in life-history traits in a temperate zone Australian skink. *Journal of Herpetology* 35:194-203.
- Zamora-Abrego, J. G., J. J. Zúñiga-Vega, and A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41:629-636.

## Literatura Citada Capítulo II

- Abts M.L. 1987. Environment and variation in life history traits of the Chuckwalla *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57: 215-232.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1976. Grow rate in island lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In: Gangs C., & Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia Vol. 13., Physiology*. Academic Press, New York, 273-320.
- Andrews R.M., Stahl S.J. & Nicoletto P.F. 1989. Intra-population variation in age of sexual maturity of the tropical lizard *Anolis limifrons* in Panama. *Copeia* 1989:751-753.
- Angilletta M.J. Jr. 2001. Termal and physiological constraints of energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82:3044-3056.
- Angilletta M.J. Jr., Ouifiero C.E. & A.D. Leache. 2006. Direct and indirect effects of environment temperature on the evolution of reproductive strategies: An information-teoretic approach. *The American Naturalists* 168: E123-E135.
- Angilletta M.J. Jr., T.D. Steury & M.W. Sears. 2004. Temperature, growyh rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.

- Antonovics, J. & R.B. Primack 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*.  
Journal of Ecology 50:55-75.
- Arendt, J.D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa.  
Quarterly Review of Biology 72: 179-177.
- Arnett, A. E. & N.J. Gotelli. 1990. Geographic variation in life history traits of the antlion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of the Bergman's rule.  
Evolution 53:1180-1188.
- Atkinson D. & R.M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? making sense of a life history puzzle. Trends in Ecology and Evolution 12: 235-239.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. Ecology 58: 628-635.
- Ballinger, R.E. & Congdon D. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria:Iguanidae). Copeia 1980:921-923.
- Ballinger, R.E., Smith, G.R. & J.W. Nietfeldt (1996) Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: An experimental evaluation. Southwestern Naturalists 41: 179-200.
- Ballinger, R.E., Lemos-Espinal J.A & G.R. Smith. 2000b. Reproduction in females of three species of crevice dwelling lizard (genus *Xenosaurus*) from Mexico. Stud. Neotrop. Fauna & Environ. 35:179-783.
- Ballinger, R.E., G.R. Smith and J.A. Lemos-Espinal. 2000a. *Xenosaurus*. Cat. Amer. Amphib. Rept. 712:1-3.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in Los Tuxtlas, Veracruz, México. PhD Dissertation. University of Georgia. Athens, Georgia.

- Berrigan D. & E.L. Charnov. 1994. Reaction norms for age and size at mature in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70: 474-478.
- Berven, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36:962-983.
- Berven, K,A & Gill D.E. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist* 23: 85-97.
- Charnov, E.L. Berrigan. D. 1990. Dimensionless number and life history evolution: age of maturity versus adult life span. *Evolutionary Ecology* 4: 273-275.
- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Ferguson, G.W. & Brockman T. 1980. Geographic differences of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980:259-264.
- Ferguson, G.W. & Talent L.G. 1993. Life history traits of the lizard *Sceloporus undulatus* from two population raised in a common laboratory environment. *Oecologia* 93:88-94.
- Gadgil, M & W.H. Bosert. 1970. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist* 104: 1-24.
- Halliday, T.R. 1992. Sexual selection in amphibians and reptiles: theoretical issues and new directions. In: Adler K.(Ed.). *Herpetology: Current research on the Biology of amphibians and reptiles*. Proceedings of the first world congress of herpetology. Society for the study of amphibians and reptiles. Oxford Ohio. USA. pp. 81-95.

- Huey R.B. & D. Berrigan (2001) Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist* 158: 204-210.
- Lemos-Espinal J.A. & R.E. Ballinger. 1995. Ecology of growth of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano. Puebla, Mexico. *Trans. Nebraska Acad. Sci.* 22:77-85.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 1997. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History* 5:181-186.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 2003. Variation in growth and demography of Knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*, Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35: 240-249.
- Martin P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 101 :1-102.
- Nieto-Montes de Oca, A., Campbell, J.A. & O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from sierra madre del sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 57: 32-47.
- Niewiarowski, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In: Vitt, L.J. and Pianka E.R. (eds.) *Lizard ecology. Historical and experimental perspectives.* Pp. 30-49. Princeton University press, New Jersey.
- Niewiarowski, P.H. 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: Toward an integrative approach to the study of life history variation. *American Naturalist* 157: 421-433.

- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology*, 1992-2002.
- Rojas-González R. I., Zúñiga-Vega J.J. & J.A. Lemos-Espinal. In Press. Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *Journal of Herpetology*.
- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologica*. 78:411-419.
- Smith, G.R., R.E. Ballinger & J.W. Nietfeldt. 1994. Elevational variation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Functional Ecology* 8:215-218.
- Smith, G.R., R.E. Ballinger & Rose B.R. 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahua Mountains in southeastern Arizona, with emphasis on annual variation. *Herpetological* 51: 342-349.
- Stamps, J.A. & S. Tanaka (1981) The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62: 33-40.
- Tinkle, D.W., Wilbur H. M., & Tilley S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- Van Devender W.R. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-1038.
- Van Sluys, M. 1998. Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 32:359-365.
- Von Bertalanffi, L. 1951. Metabolic types and growth types. *Am. Nat.* 85:111-117.

Von Bertalanffi, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. Quarterly review of Biology 32:217-231.

Zúñiga-Vega J.J. Rojas González R.I. Lemos-Espinal J.A. & M.E. Pérez Trejo (2005). Growth Ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. Journal of Herpetology 39: 433-443.

## Literatura Citada Capítulo III.

- Abts M.L. 1987. Environment and variation in life history traits of the Chuckwalla *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57: 215-232.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Andrews, R. M. 1976. Grow rate in island lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In: Gangs C., & Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia Vol. 13., Physiology*. Academic Press, New York, 273-320.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E. 1983. Life history variations. In: Huey, R.E., E.R. Pianka, and T.W. Shoener, Editors. *Lizard ecology. studies of a model organism*. Harvard Universty Press. Cambridge, Massachusetts. Pp. 241-260.
- Ballinger, R.E. & Congdon D. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1980:921-923.
- Ballinger, R.E., Smith, G.R. & J.W. Nietfeldt. 1996. Elevational variation in age at maturity in *Sceloporus jarrovi*: An experimental evaluation. *Southwestern Naturalists* 41: 179-200.
- Berven, K,A & Gill D.E. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist* 23: 85-97.
- Bull, J.J. 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41: 303-3015.



- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Dunham, A.E. & D.B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effect of size and Phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126:231-257.
- Dunham A. E., Miles D.B., & Reznick D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 16, pp.441-522. Alan R. Liss, New York.
- Ferguson, G.W. & Brockman T. 1980. Geographic differences of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980:259-264.
- Ford, N.B. & Siegel 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from viviparous snake. *Ecology* 70:1768-1774.
- Garland T. Jr. & S.C. Adolph. 1994. Why not to do two-species comparative studies: Limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67: 797-828.
- Grant, B.W. & A.E. Dunham. 1990. Elevational covariation in environmental constraints in life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- Harvey, P.H. 1993. Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology*. 65: 225-263.
- Jocksch, E.L. 1997. Geographic variation and phenotypic plasticity of number of trunk vertebrae in slender salamanders, *Batrachoseps* (Caudata: plethodontidae) *Evolution*, 51: 1966-1982.

- Jones, S.M. and R.E. Ballinger. 1987. Comparative life histories of *Holbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in Western Nebraska
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63:607-615.
- Lehman, E.L. & H.J.M. D'abrera. 1975. *Nonparametrics Statistical Methods Based on Ranks*. McGraw-Hill. USA.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith and R.E. Ballinger. 2003. Variation in growth and demography of Knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*, Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35: 240-249.
- Miles, D.B. & A.E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in life history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139: 848-869.
- Newman, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiophus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
- Niewiarowski, P.H. & Roosenburg W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology*, 1992-2002.
- Primack, R.B. & J. Antonovics. 1981. Experimental ecological genetics in *Plantago*. V. Components of seed yield in the ribwort plantain *Plantago lanceolata* L. *Journal of Ecology* 70: 55-76.
- Siegel, R.A & N.B. Ford. 1991. Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica* 47: 301-307.
- Sinervo, B. 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 78:411-419.

- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*. 78:411-419.
- Smith, G.R. & R.E. Ballinger. 1994. Temporal and special variation in individual growth in the Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1994 4: 1007-1013.
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman. New York, USA.
- Stamps, J.A. & S. Tanaka. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62: 33-40.
- Stearns, S.C. 1983. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in lizards and snakes. *The American naturalist* 123: 56-72.
- Stearns, S.C. & Koella J. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: Predictions for norms of reaction for age- and size- at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Tinkle D.W. & Ballinger R.E. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the interespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- Tracy C.R. 1999. Differences in body size among chuckwalla (*Sauromalus obesus*) populations. *Ecology* 80: 259-271.
- Via S. & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.

## Literatura Citada Capítulo IV

AMRE [1.30] 2006/11/21 11:19; Prn:1/02/2008; 16:48

F:amre2540.tex; VTeX/R p. 11 (759-929)

*Xenosaurus platyceps* demography

11

and taxonomically diverse intra- and interspecific demographic studies are necessary to provide stronger support for this suggested relationship.

**Acknowledgements.** We thank J. Johnson for greatly improving an earlier version of the manuscript. Field assistance was provided by H. Mandujano-Alvarez, V. López-Ramírez, and O. Rojas-González. This research was supported in part by DGAPA-UNAM (Project PAPIIT-IN200102), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Project CONACYT-40797-Q), as well as by student grants from CONACYT and DGEP-UNAM. Field work was conducted under permit numbers DOO.02-6049, ERV06/2001, NUM/DGVS/00305 from DGVS-INE and CEVS-SEDUE-Tamaulipas. We also thank G. Smith, G. Perry, and two anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript.

**References**

- Adolph, S.C., Porter, W.P. (1993): Temperature, activity, and lizard life histories. *Am. Nat.* **42**: 273-295.
- Adolph, S.C., Porter, W.P. (1996): Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* **77**: 267-278.
- Alvarez-Buylla, E.R., Slatkin, M. (1991): Finding confidence limits on population growth rates. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 221-224.
- Ballinger, R.E. (1973): Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsettii*). *Ecology* **54**: 269-283.
- Ballinger, R.E., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. (2000): Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* **35**: 179-183.
- Benton, T.G., Grant, A. (1999): Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol. Evol.* **14**: 467-471.
- Blackburn, T.M. (1991): Evidence for a "fast-slow" continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Funct. Ecol.* **5**: 65-74.
- Boyce, M.S. (1984): Reconstitution of r and K selection as a model of density dependent natural selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 427-448.
- Caswell, H. (2001): Matrix population models, 2nd Edition. Sunderland, Massachusetts, Sinauer.
- Charnov, E.L. (1990): On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *J. Evolution. Biol.* **3**: 139-144.
- Charnov, E.L. (1991): Evolution of life history variation among female mammals. *P. Natl. Acad. Sci-Biol.* **88**: 1134-1137.
- Clobert, J., Garland, T., Barbault, R. (1998): The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evolution. Biol.* **11**: 329-364.
- Cooper, W.E. Jr., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. (1998): Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* **54**: 409-413.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., Caswell, H. (1986): Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J.M., Ehrlich, J. (2000): Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**: 607-618.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Bauwens, D., Pérez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T., Tellería, J.L. (2007): Reproductive performance of lacertid lizards at the core and the periphery of the species' range. *Biol. J. Linn. Soc.* **92**: 87-96.
- Dobzhansky, T. (1950): Evolution in the tropics. *Am. Sci.* **38**: 209-221.
- Du, X., Ji, X., Zhang, Y., Xu, X., Shine, R. (2005): Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **85**: 443-453.
- Franco, M., Silvertown, J. (1996): Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philos. T. Roy. Soc. B* **351**: 1341-1348.
- Harvey, P.H., Zammuto, R.M. (1985): Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature* **315**: 319-320.
- Hedderson, T.A., Longton, R.E. (1996): Life history variation in mosses: water relations, size and phylogeny. *Oikos* **77**: 31-43.
- Heppele, S.S., Caswell, H., Crowder, L.B. (2000): Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* **81**: 654-665.
- Iverson, J.B., Converse, S.J., Smith, G.R., Valiulis, J.M. (2006): Long term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cyclura inornata*): Human disturbance and density dependent effects. *Biol. Conserv.* **132**: 300-310.
- King, W., Thompson, F.G. (1968): A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus*. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences Series* **12**: 93-123.
- Lefkovich, L.P. (1965): The population growth of organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (1997): Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetol. Nat. Hist.* **5**: 181-186.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (2003): Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in Mexico. *Biotropica* **35**: 240-249.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. (2004): Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* **25**: 204-210.

AMRE [1.30] 2006/11/21 11:19; Prn:1/02/2008; 16:48

F:amre2540.tex; VTeX/R p. 12 (929-1053)

12

R.I. Rojas-González et al.

- Lewontin, R.C. (1965): Selection for colonizing ability. In: *The Genetics of Colonizing Species*, p. 79-94. Baker, H.G., Stebbins, G.L., Eds, New York, Academic Press.
- MacArthur, R.W., Wilson, E.O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton University Press.
- Martin, P.S. (1958): A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* **101**: 1-102.
- Niewiarowski, P.H., Roosenburg, W. (1993): Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* **74**: 1992-2002.
- Norma Oficial Mexicana (2001): NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Oli, M.K., Dobson, S. (2003): The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *Am. Nat.* **161**: 422-440.
- Promislow, D.E.L., Harvey, P.H. (1990): Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *J. Zool.* **220**: 417-437.
- Rojas-González, R.I., Zúñiga-Vega, J.J., Lemos-Espinal, J.A. (in press): Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *J. Herpetol.*
- Rose, B. (1981): Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* **62**: 706-716.
- Roff, D.A. (1992): *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York, Chapman and Hall.
- Roff, D.A. (2002): *Life History Evolution*. Sunderland, MA, USA, Sinauer Associates Inc.
- Roff, D.A. (2007): Contributions of genomics to life-history theory. *Nat. Rev. Genet.* **8**: 116-125.
- Sæther, B.-E., Bakke, O. (2000): Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**: 642-653.
- Sears, M.W. (2005): Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* **143**: 25-36.
- Shine, R. (2005): Life-history evolution in reptiles. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* **36**: 23-46.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty I., Mendoza, A. (1993): Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* **81**: 465-476.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. (2000): *Xenosaurus platyceps*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* **715**: 1-2.
- Stearns, S.C. (1992): *The Evolution of Life Histories*. New York, USA, Oxford University Press.
- Tinkle, D.W. (1969): The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* **103**: 501-516.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M., Tilley, S.G. (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**: 55-74.
- Widerhecker, H.C., Pinto, A.C.S., Paiva, M.S., Collo, G.R. (2003): *Phyllomedusa* **2**: 9-19.
- Zamora-Abrego, J.G. (2004): Historia natural, biología reproductiva, hábitos alimentarios y área de actividad de una población de *Xenosaurus platyceps*, al noreste del estado de Querétaro, México. Masters thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J., Nieto-Montes de Oca, A. (2007): Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *J. Herpetol.* **41**: 630-637.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th Edition. Upper Saddle River, New Jersey, USA, Prentice-Hall.
- Zúñiga-Vega, J.J. (2005): Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Ph.D. Thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zúñiga-Vega, J.J., Valverde, T., Rojas-González, R.I., Lemos-Espinal, J.A. (2007): Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* **2007**: 324-335.

Received: October 3, 2007. Accepted: December 18, 2007.

## Literatura Citada Capítulo V

- Abts, M.L. (1987) Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs*, **57**, 215-232.
- Alberts, A.C., Carter, R.L., Hayes, W.K. & Martins, E.P. (eds) (2004) *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley.
- Ballinger, R.E. (1973) Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, **54**, 269-283.
- Ballinger, R.E. (1979) Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology*, **60**, 901-909.
- Ballinger, R.E. (1984) Survivorship of the lizard, *Urosaurus ornatus linearis*, in New Mexico. *Journal of Herpetology*, **18**, 480-481.
- Ballinger, R.E. & Congdon, J.D. (1981) Population ecology and life history strategy of a montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in southeastern Arizona. *Journal of Natural History*, **15**, 213-222.
- Bauwens D. & Díaz-Uriarte, R. (1997) Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, **149**, 91-111.
- Bauwens, D., Heulin, B. & Pilorge, T. (1987) Variations spatio-temporales des caractéristiques démographiques dans et entre populations du lézard *Lacerta vivipara*. *Colloque National du Centre National de la Recherche Scientifique, Lyon, 4-6 September, 1986. Biologie des Populations, Institut d'Analyse des Systèmes Biologiques et Socio-Économiques*, pp. 531-536. Université Claude Bernard, Lyon.
- Benabib, M. (1991) *Life history and ecology of Sceloporus variabilis in los Tuxtlas, Veracruz, México*. PhD thesis, University of Georgia, Athens.

- Benton T.G. & Grant, A. (1999) Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 467-471.
- Berry, K.H. (1974) *The ecology and social behavior of the chuckwalla, Sauromalus obesus obesus* Baird. University of California Publication in Zoology, University of California Press, Berkeley.
- Blackburn, T.M. (1991) Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology*, **5**, 65-74.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioural traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717-745.
- Boyce, M.S. (1984) Restitution of r- and K- selection as a model of density dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 427-447.
- Buffrénil, V. de & Hémerly, G. 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology*, **36**, 419-426.
- Bull, C.M. (1987) A population study of the viviparous Australian lizard, *Trachydosaurus rugosus* (Scincidae). *Copeia*, **1987**, 749-757.
- Bull, C.M. (1995) Population ecology of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*, at Mt Mary, South Australia. *Australian Journal of Ecology*, **20**, 393-402.
- Casteñeda-Gaytán, G., Gadsden, H., López-Cerrujedo, H. & Estrada Rodríguez, J.L. (2003) Historia de vida de *Uma paraphygas* (Sauria:Phrynosomatidae) en la reserva de la biosfera de Mapimí, Durango. *Acta Zoologica Mexicana*, **89**, 169-184.
- Caswell, H. (2000) Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology*, **81**, 619-627.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland.

- Caswell, H., Naiman, R.J. & Morin, R. (1984) Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. *Aquaculture*, **43**, 123-134.
- Charnov, E.L. (1991a) Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**, 1134-1137.
- Charnov, E.L. (1991b) Pure numbers, invariants and symmetry in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology*, **5**, 339-342.
- Charnov, E.L. (1993) *Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Charnov, E.L. & Berrigan, D. (1990) Dimensionless numbers and life history evolution: age at maturity versus adult lifespan. *Evolutionary Ecology*, **4**, 273-275.
- Cheverud, J.M. & Dow, M.M. (1985) An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of Rhesus Macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, **67**, 113-121.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. & Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335-1351.
- Clobert, J., Garland, T. & Barbault, R. (1998) The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, **11**, 329-364.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B. & Caswell, H. (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, **68**, 1412-1423.
- Cunnington, D.C. & Brooks, R.J. (1996) Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 291-296.



- de Kroon, H., Plaiser, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. (1986) Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, **67**, 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. & Ehrlén, J. (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**, 607-618.
- Dunham A.E. & Miles, D.B. (1985) Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*, **126**, 231-257.
- Dunham, A.E., Miles, D.B. & Reznick, D.N. (1988) Life history patterns in squamate reptiles. *Biology of the Reptilia*, vol. 15 (Eds C. Gans & R.B. Huey), pp. 443-551. Academic Press, New York.
- Franco, M. & Silvertown, J. (1996) Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **351**, 1341-1348.
- Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970) Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*, **104**, 1-24.
- Gadsden H., López-Corrujedo, H., Estrada-Rodríguez, J.L. & Romero-Méndez, U. (2001) Biología poblacional de la lagartija de arena de Coahuila *Uma exsul* (Sauria:Prhynosomatidae): Implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, **9**, 51-66.
- Galán, P. (1999) Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in north-west Spain. *Journal of Zoology*, **249**, 203-218.
- Gennaro, A.L. (1974) Growth, size and age at sexual maturity of the lesser earless lizard *Holbrookia maculata maculata* in eastern New Mexico. *Herpetologica*, **30**, 85-90.

- Harvey P.H. & Zammuto, M. (1985) Patterns of mortality and age at first reproduction in natural population of mammals. *Nature*, **315**, 319-320.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder, L.B. (2000) Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, **81**, 654-665.
- Heulin, B., Osenegg-Leconte, K. & Michel, D. (1997) Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): survival and density characteristics of oviparous populations. *Herpetologica*, **53**, 432-444.
- Johnson, J.B. & Belk, M.C. (2001) Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Oecologia*, **126**, 142-149.
- Jones, S.M. & Ballinger, R.E. (1987) Comparative life histories of *Hoolbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in western Nebraska. *Ecology*, **68**, 1828-1838.
- Judd, F.W. (1976) Demography of a barrier island population of the keeled earless lizard, *Holbrookis propinqua*. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University*, **44**, 1-45.
- Leslie, P.H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.
- Kaliszewicz, A., Johst, K., Grimm, V. & Uchmański, J. (2005) Predation effects on the evolution of life-history traits in a clonal oligochaete. *American Naturalist*, **166**, 409-417.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **16**, 111-120.

- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. (1993) *MEGA: molecular evolutionary genetics analysis. Version 1.02*. Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania.
- Martins E.P. & Hansen, T.F. (1997) Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, **149**, 646-667.
- McCoy, E.D. Hartmann, P.P. & Mushinsky, H.R. (2004) Population biology of the rare Florida scrub lizard in fragmented habitat. *Herpetologica*, **60**, 54-61.
- Mesterton-Gibbons (1993) Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Ecology*, **74**, 2467-2468.
- Miles, D.B. & Dunham, A.E. (1992) Comparative analyses of phylogenetic effects in the life history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist*, **139**, 848-869.
- Montgomery, D.C., Peck, E.A. & Vining, G.G. (2002) *Introducción al análisis de regresión lineal*. Compañía Editorial Continental, México.
- Morales, E. (2000) Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution*, **54**, 475-484.
- Niewiarowski, P.H. (1994) Understanding geographic life-history variation in lizards. *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives* (eds J. Vitt & E.R. Pianka), pp. 31-49. Princeton University Press, Princeton.
- Oli, M.K. (2004) The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 449-463.
- Oli, M.K. & Dobson, S. (2003) The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *American Naturalist*, **161**, 422-440.

- Ord, T.J. & Martins, E.P. (2006). Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, **71**, 1411-1429.
- Ortega-León A.M., Putnam, E.S., Zúñiga-Vega, J.J. & Méndez-de laCruz, F.R. (in press) Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*.
- Ortega-Rubio A. (1986) *Dinámica y estrategias demográficas de dos poblaciones de iguánidos simpátricos en la reserva de la biosfera de la Michilía*. PhD thesis, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Ortega-Rubio A., Barbault, R. & Halffter, G. (1999) Population dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria:Phrynosomatidae) at Durango, México. *Southwestern Naturalist*, **44**, 64-72.
- Parker, W.S. (1994) Demography of the fence lizard, *Sceloporus undulatus*, in northern Mississippi. *Copeia*, **1994**, 136-152.
- Parker, W.S. & Pianka, E.R. (1975) Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia*, **1975**, 615-632.
- Pianka, E.R. (1995) Evolution of body size: varanid lizards as model system. *American Naturalist*, **146**, 398-414.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. (2003) *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. (1990) Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology*, **220**, 417-434.

- Punzo, F. (1997) Life history, demography, diet and habitat association in the southwestern earless lizard, *Cophosaurus texanus scitulus* from northern and southern limits of its geographical range. *Amphibia-Reptilia*, **28**, 65-76.
- Purvis, A. & Harvey, P.H. (1995) Mammal life history evolution—a comparative test of Charnov's model. *Journal of Zoology*, **237**, 259-283.
- Ramírez-Bautista A. (1995) *Demografía y reproducción de la lagartija arborícola Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco*. PhD thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Read, A.F. & Harvey, P.H. (1989) Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology*, **219**, 329-353.
- Reznick, D.N. & Bryant, M. (2007) Comparative long-term mark-recapture studies of guppies (*Poecilia reticulata*): differences among high and low predation localities in growth and survival. *Annales Zoologici Fennici*, **44**, 152-160.
- Reznick, D.N., Butler IV, M.J., Rodd, F.H. & Ross, P. (1996) Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution*, **50**, 1651-1660.
- Roff, D.A. (2002) *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Rodríguez-Romero, F.J. (2004) *Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género Sceloporus (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor*. PhD thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Roughgarden, J. (1995) *Anolis Lizards of the Caribbean. Ecology, Evolution and Plate Tectonics*. Oxford University Press, New York.
- Sæther, B.-E. (1988) Pattern of covariation between life history traits of European birds. *Nature*, **331**, 616-617.

- Sæther, B.-E. & Bakke, Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642-653.
- Saitou, N & Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 406–425.
- Schaffer, W.M. (1974) Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, **55**, 291-303.
- Silvertown, J., Franco, M. & Menges, E. (1996) Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, **10**, 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty I. & Mendoza, A. (1993) Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465-476.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Swofford, D.L (2002) *PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)*, 4.0 Beta. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F. & Higgins, D.G. (1997) The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **24**, 4876-4882.
- Tinkle, D.W. (1969) The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of the life histories of lizards. *American Naturalist*, **103**, 501-516.
- Tinkle, D.W. (1972) The role of environment in the evolution of life history differences within and between lizard species. *University of Arkansas Museum Occasional Papers*, **4**, 77-100.
- Tinkle, D.W. (1973) A population analysis of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus* in southern Utah. *Copeia*, **1973**, 284-296.

- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. (1983) Demography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*, in Central Arizona. *Copeia*, **1983**, 585-598.
- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. (1986) Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, **1986**, 1-18.
- Tinkle, D.W., Dunham, A.E. & Congdon, J.D. (1993) Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long term study. *Ecology*, **74**, 2413-2429.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. (1970) Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, **24**, 55-74.
- Valverde, T. & Silvertown, J. (1998) Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, **86**, 545-562.
- Van Devender, R.W. (1982) Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica*, **38**, 189-208.
- Vicente, L.A. (1989) *Sobre a historia natural dos repteis da ilha Berlenga: a sindroma de insularidade*. PhD thesis, Universidad de Lisboa, Lisboa.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper Jr., W.E. & Schwenk, K. (2003) History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist*, **162**, 44-60.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J. & Nieto-Montes de Oca, A. (2007) Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology*, **41**, 629-636.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zúñiga-Vega, J.J., Valverde, T., Rojas-González, R.I., & Lemos-Espinal, J.A. (2007) Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia*, **2007**, 324-335.

## Literatura Citada Capítulo VI

- Abell, A. J. 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 3:173-180.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1993. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- Adolph S.C. & Porter W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Angilletta M.J. Jr. 2001. Thermal and physiological constraints of energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82:3044-3056.
- Angilletta M.J. Jr., T.D. Steury & M.W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative Comparative Biology* 44: 498-509.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal, and G. R. Smith. 2000. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179-183.
- Berrigan D. & E.L. Charnov. 1994. Reaction norms for age and size at mature in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70: 474-478.
- Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5: 65-74.
- Charnov, E.L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 88: 1134-1137.
- Charnov, E.L. 1991b. Pure numbers, invariants and symmetry in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology*. 5: 339-342.



- Dunham A.E., B.W. Grant & K.L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Franco, M. & Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B.* 351: 1341-1348.
- Harvey P.H., & Zammuto, R.M. 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature.* 315: 319-320.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder, L.B. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology.* 81 654-665.
- Jones, S. M., R. E. Ballinger and W. P. Porter. 1987. Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. *Oikos* 48:325-335.
- Lewontin, R.C. 1965. Selection for colonizing ability, pp. 79-94. In: *The Genetics of Colonizing Species.* Baker, H.G., Stebbins, G.L., Eds, Academic Press, New York.
- Oli, M.K. & Dobson, S. 2003. The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *American Naturalist.* 161: 422-440.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology.* 220: 417-434.
- Purvis, A. & Harvey, P.H. 1995. Mammal life history evolution—a comparative test of Charnov's model. *Journal of Zoology.* 237: 259-283.

- Read, A.F. & Harvey, P.H. 1989. Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology*. 219: 329-353.
- Rocha, C. F. D., D. Vrcibradic, R. L. Teixeira, and M. G. T. Cuzzuol. 2002. Interpopulational variation in litter size of the skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. *Copeia* 2002:857-864.
- Roff, D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc.: Sunderland, MA, USA.
- Rose, B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- Saether, B.-E., & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-833.
- Sinervo, B. & Adolph S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologica*. 78:411-419.
- Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. 2000. *Xenosaurus platyceps*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* **715**: 1-2.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. New York, USA.
- Taylor, H. L., C. R. Cooley, R. A. Aguilar, and C. J. Obana. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. T. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26:443-447.
- Tinkle D. W., H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.