



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE LA
REPRODUCCION DE LA IGUANA NEGRA
Ctenosaura pectinata (Sauria: Iguanidae)**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

RUBEN CASTRO FRANCO

**Tutor principal
DR. FAUSTO R. MENDEZ DE LA CRUZ
Miembros del Comité Tutorial
DR. JUAN NUÑEZ FARFAN
DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN**

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dr. Isidro Ávila Martínez
 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 23 de Agosto de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CASTRO FRANCO RUBEN** con número de cuenta **86800749** con la tesis titulada: "**Plasticidad fenotípica de la reproducción de la iguana negra *Ctenosaura pectinata* (Sauria: Iguanidae)**", realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente:	DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN
Vocal:	DR. ISAÍAS H. SALGADO UGARTE
Vocal:	DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Vocal:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Secretario:	DR. FAUSTO R. MÉNDEZ DE LA CRUZ
Suplente:	DR. HÉCTOR GADSDEN ESPARZA
Suplente	DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

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

Atentamente
 "POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
 Cd. Universitaria, D.F. a 20 de octubre de 2010.



Dr. Juan Núñez Farfán
 Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS A LAS INTITUCIONES

Al Programa de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por brindarme todas las oportunidades de realizar mis estudios de Doctorado en el Instituto de Biología UNAM, y por su inmejorable apoyo para la gestión y obtención del grado.

Al Programa para el Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) de la Secretaria de Educación Pública del Gobierno Federal de México, por financiar mis estudios de Doctorado con una beca de posgrado.

A la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), y el Centro de Investigaciones Biológicas Dr. J. Félix Frías Sánchez (UAEM) por apoyar con todo lo necesario mis estudios de Doctorado.

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTORAL

A los distinguidos académicos Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz Investigador del Instituto de Biología UNAM, al Dr. Juan Núñez Farfán del Instituto de Ecología UNAM, al Dr. Eduardo Morales Guillaumin de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por dirigir mis estudios de doctorado y esta tesis que sin duda alguna, contiene varias de sus ideas sobre las ctenosauras de México. Un grupo muy importante para los habitantes de las zonas rurales, pero casi completamente desconocido para los científicos.

AGRADECIMIENTOS

A mis ilustres síndos del examen de candidatura Dr. Isaías Azarmabeth Salgado Ugarte de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FES) UNAM, Dr. Juan Núñez Farfán del Instituto de Ecología UNAM, Dr. Eduardo Morales Guillaumin de la CONABIO, Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz de la Facultad de Ciencias UNAM, Dr. Víctor Sánchez Cordero del Instituto de Biología UNAM y Dr. Gustavo Casas Andreu del Instituto de Biología UNAM.

A todos ellos mi más solemne sentimiento de gratitud, por sus siempre atinadas recomendaciones que contribuyeron sustancialmente a mi formación, en este maravilloso y fascinante campo de la ciencia.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales Curador de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología UNAM, por permitir la revisión de ejemplares de *Ctenosaura* bajo su custodia.

A los entusiastas colegas del laboratorio de Ecología de la Reproducción, Departamento de Zoología, Instituto de Biología UNAM cuyo jefe es el Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, con quienes compartí grandes y agradables momentos durante mi estancia en el Instituto de Biología.

A Rocío y Lilia, componente importantes del *staff* administrativo del programa de posgrado por sus múltiples orientaciones y siempre buena disposición para resolver mis múltiples dudas en el largo y sinuoso camino de la gestión administrativa.

DEDICATORIA

A la mejor de mis colegas a la M en C. María Guadalupe Bustos Zagal, Jefa del Laboratorio de Herpetología del Centro de Investigaciones Biológicas, de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, por permitir alejarme un tiempo de las múltiples actividades que se desarrollan en el laboratorio bajo su responsabilidad.

A mi esposa la M en C. María Guadalupe Bustos Zagal y mis hijas Saraí Castro Bustos y Denis Castro Bustos por su paciencia y por entender mis frecuentes ausencias de nuestro núcleo familiar.

¡Muchas gracias por entenderlo!

CONTENIDO

Resumen	7
Abstract	8
Introducción general	9
Variation in parental investment and relative clutch mass of the spiny-tail iguana, <i>Ctenosaura pectinata</i> (Squamata: Iguanidae) in central México	14
Abstract	15
Resumen	16
Introduction	17
Objectives	18
Material and methods	18
Results	20
Discussion	22
Literature cited	27
Variación en las características reproductoras de lagartijas de la familia Iguanidae (Sauria: Squamata)	33
Resumen	34
Introducción	35
Objetivos	36
Materiales y métodos	36
Resultados	38
Discusión	42
Referencias	52
Conclusiones generales	60
Apéndice I	61
Apéndice II	66
Apéndice III	67

RESUMEN

En la introducción general se definen los términos plasticidad y normas de reacción, y se aportan ejemplos de estudios previos sobre plasticidad en reptiles. En el primer capítulo, utilizando datos obtenidos en campo, se examina la variación en el tamaño y masa relativa de la nidada a partir de la medición de 871 huevos frescos obtenidos de 28 nidadas de *Ctenosaura pectinata*. Las iguanas fueron capturadas en un área de bosque tropical seco en el centro de México. La masa relativa de la nidada se relaciona positivamente con el peso promedio del huevo, pero no con el volumen promedio del huevo. A diferencia de lo que usualmente ocurre en lagartijas de tamaño pequeño, donde la longitud del cuerpo determina la producción de huevos; en *C. pectinata* el tamaño de la nidada y el tamaño del huevo no están correlacionados con el peso y la longitud hocico-cloaca de las hembras. Las diferencias observadas revelan variación en el tamaño y peso de los huevos dentro de las puestas individuales. Esto indica que no existe una optimización del huevo en la población estudiada como usualmente ocurre en lagartijas de tamaño pequeño. Esta variación, asociada con el inicio de la temporada de reproducción a mitad de la estación seca, es interpretada como una adaptación para facilitar el ajuste de diferentes fenotipos de las crías en ambientes extremos. En el segundo capítulo, a partir de la revisión de ejemplares de museo y fuentes bibliográficas de 17 especies de iguánidos, se exploran las posibles causas que determinan la variación en las características reproductoras. Por medio de la reconstrucción de los estadios ancestrales en las características reproductoras, se observa que el tamaño de cuerpo y peso de las hembras no tienen efecto sobre el tamaño y masa relativa de la nidada. Las especies grandes producen pocos huevos, con tamaño y masa grande para asegurar la calidad de las crías. La variación es mayor en especies con distribución en ambientes tropicales y menor en especies de ambientes áridos desérticos. Se propone que los ambientes extremos por sequía, inducen valores altos en la masa relativa de la nidada.

ABSTRACT

The general introduction sets out the terms plasticity and reaction norms, and provide examples of previous studies on plasticity in reptiles. In the first chapter, using field data, we examine the variation in the size and relative clutch mass from measurements of 871 fresh eggs obtained from 28 clutches of *Ctenosaura pectinata*. The iguanas were captured in a dry tropical forest area in central Mexico. The relative mass of the clutch is positively related to average egg weight, but not with the average egg volume. Unlike what usually happens in small lizards, where the length of the body determines the production of eggs; in *C. pectinata* clutch size and egg size are not correlated with weight and snout-vent length of females. The variation reveals differences in size and weight of eggs within the individual clutches. This indicates that there is an optimization of the egg in the studied population as usually occurs in small lizards. This variation, associated with the onset of the breeding season in the middle of the dry season, is interpreted as an adaptation to facilitate the adjustment of different phenotypes of offspring in extreme environments. In the second chapter, from the review of museum specimens and literature sources for 17 species of lizards, we were exploring the possible causes that determine the variation in reproductive characteristics. Through the reconstruction of ancestral stages in the reproductive characteristics, it appears that the body size and weight of females have no effect on the size and relative clutch mass. Large species produce few eggs, with larger size and mass to ensure the quality of the offspring. The variation is bigger in species distribution in tropical environments and lower in species of arid desert. It is proposed that drought extreme environments induce high levels in the relative clutch mass.

INTRODUCCION GENERAL

Se llama plasticidad fenotípica a la capacidad de respuesta de un genotipo por medio de la expresión del fenotipo, cuando se presentan cambios en el ambiente (Lessells 1991, Stearns 1992). Las variaciones conductuales, fisiológicas, bioquímicas, morfológicas y distintos niveles de resistencia representan casos concretos de plasticidad fenotípica (Atkinson y Walden 1985, Lessells 1991, Núñez-Farfan *et al.* 2003, Shine 2004).

Las variaciones pueden ser adaptativas si se manifiestan como respuesta a varios ambientes (= *norma de reacción*) o circunstanciales si son producidas por cambios que ocurren al azar (= *plasticidad ruidosa*) (Bradshaw 1965, Getty 1985, Bull 1987, Macmillan y Creelman 1991, Via 1994, Wiley 1994, Getty 1995, 1996).

Las normas de reacción tienen cinco atributos básicos:

1. *Cantidad*, y se refiere a la magnitud de respuesta a un cambio ambiental (grande o pequeño).
2. *Patrón*, la forma de respuesta (incrementos o decrementos).
3. *Rapidez*, la velocidad de respuesta, por ejemplo cambios fisiológicos rápidos contra alteraciones morfológicas lentas.
4. *Reversibilidad*, la capacidad de maniobra entre estados alternativos, por ejemplo la tasa de fotosíntesis de una hoja es reversible, mientras que el diseño no.
5. *Competencia*, la habilidad de desarrollar un sistema de respuesta a los estímulos ambientales *solo* durante “*ventanas*” particulares de tiempo en la trayectoria ontogénica.

Entre los estudios clásicos de *plasticidad* se pueden citar a Bernays (1986) quien estudió las relaciones entre la morfología alimentaria y cambios en la dieta de insectos, Thompson (1992, 1998) demostró plasticidad en la morfología de la cabeza de saltamontes en respuesta a los alimentos duros y suaves.

Recientemente, las ranas han sido utilizadas como modelo de estudio por sus características de reproducción y la rapidez en el desarrollo. Los temas estudiados han sido

selección contra gradientes, características morfométricas, tasas de desarrollo y diferenciación, plasticidad en metamorfosis, desarrollo de plasticidad en ambientes impredecibles, normas de reacción para características metamórficas y cambios en la dieta de omnívoro a carnívoro producida por cambios rápidos en la morfología.

(Berven et al. 1979, Newman 1989, Reques y Tejedo 1997, Pfening 1992a, 1992b).

Los estudios sobre plasticidad en reptiles han sido menos numerosos, y entre ellos se pueden citar a Ford y Seigel (1989) quienes evaluaron las características reproductoras (número de crías y masa de la nidada) de la serpiente vivípara *Thamnophis marcianus*, como función de la disponibilidad de alimento. Años más tarde Seigel y Ford (1991) evaluaron la plasticidad fenotípica de las características reproductoras (tamaño de puesta, masa de la nidada, masa relativa de la nidada) en la serpiente ovípara *Elaphe guttata* mantenidas a diferentes regímenes de energía, y observaron variaciones en los tamaños de puesta, pero no en la masa de los huevos de los dos grupos experimentales, lo que fue interpretado como evidencias de plasticidad fenotípica. Durtsche (2000) estudió la plasticidad ontogénica en los hábitos de alimentación de *Ctenosaura pectinata* como función de los cambios en la morfología del intestino. Un trabajo reciente (Seigel y Ford 2001) puso de manifiesto que la plasticidad fenotípica de las características reproductivas, difiere entre poblaciones dentro de una misma especie; por lo que es necesario investigar cómo funcionan los mecanismos que promueven la plasticidad en unas poblaciones y en otras no.

Bajo este escenario y como un primer acercamiento al estudio de los tres primeros atributos de la plasticidad (cantidad, patrón y rapidez), en este trabajo se estudia la plasticidad fenotípica de la reproducción de *Ctenosaura pectinata*, evaluando particularmente las variaciones en el tamaño y peso del huevo, tamaño y masa relativa de la nidada (MRN) y se proponen las posibles causas que determinan la variación en iguánidos.

Se usa como modelo de estudio a los iguánidos, porque esta familia contiene especies pequeñas y grandes, con longevidad variable, tienen distribución en ambientes tropicales, subtropicales y desiertos; y ésta heterogeneidad permite plantear posibles explicaciones a las variaciones.

En el primer capítulo, utilizando datos de campo, se examina la variación en el tamaño y masa relativa de la nidada, y en el peso y tamaño del huevo a partir de la

medición de 871 huevos frescos y 28 nidadas de *Ctenosaura pectinata* obtenidas en una población que se desarrolla en áreas de selva baja caducifolia en el sur de Morelos.

En el segundo capítulo se usan ejemplares de museo y fuentes bibliográficas, para determinar el tamaño y masa relativa de la nidada de 17 especies de iguánidos y se ponen a prueba tres hipótesis: la primera predice que variación en el tamaño y masa relativa de la nidada, en el peso y tamaño del huevo son determinados por factores morfológicos como el peso y tamaño de las hembras. La segunda predice que la variación es producida por las condiciones del ambiente local donde se desarrollan las especies, y la tercera predice que la filogenia y la interacción con el ambiente son los factores que determinan la variación en las características reproductoras. Al final se discuten las posibles causas que determinan la variación.

LITERATURA CITADA

- Atkinson, B. G. & D. B. Walden. 1985. *Changes in Eukaryotic Gene Expression in Response to Environmental Stress*. Academic Press, London.
- Bernays, E. A. 1986. Diet-induced head allometry among foliage-chewing insects and its importance for graminivores. *Science* 231:495-497.
- Berven, K. A., D. E. Gil & S. J. Smith-Gill. 1979. Counter gradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33:609-623.
- Bull, J. J. 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41:303-315
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Durtsche, R. D. 2000. Ontogenetic plasticity of food habits in the Mexican spiny-tailed iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Oecologia* 124:185-195.
- Ford, N. B. & R. A. Seigel. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70(6):1768-1774.
- Getty, T. 1985. Discriminability and the sigmoid functional response: how optima foragers could stabilize model-mimic complexes. *American Naturalist* 125:239-256.
- Getty, T. 1995. Search, discrimination and selection: mate choice by pied flycatchers. *American Naturalist* 145:145-153.

- Getty, T. 1996. The maintenance of phenotypic plasticity as a signal detection problem. *American Naturalist* 148:378-385.
- Lessells, C. M. 1991. The evolution of life histories. Págs. 32-68. en J. R. Krebs y N. B. Davies eds. *Behavioral Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Macmillan, N. A. & C. D. Creelman. 1991. Detection theory. Cambridge University Press, Cambridge.
- Newman, R. A. 1989. Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* in an unpredictable environment. *Ecology* 70:1775-1787.
- Núñez-Farfán, J., S. A. Careaga, J. Fornoni, L. Ruiz-Montoya & P. L. Valverde. 2003. La evolución de la plasticidad fenotípica. *TIP Rev. Esp. Cienc. Quím. Biol.* 6(1):16-24.
- Pfening, D. W. 1992a. Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionary stable strategy. *Evolution* 46:1408-1420.
- Pfening, D. W. 1992b. Proximate and functional causes of polyphenism in an anuran tadpole. *Functional Ecology* 6:167-174.
- Reques, R. & M. Tejedo. 1997. Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *Journal Evolutionary Biology* 10:829-851.
- Seigel, 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.
- Seigel, R. A. & N. B. Ford. 2001. Phenotypic plasticity in reproductive traits: geographical variation in plasticity in a viviparous snake. *Functional Ecology* 15:36-42.
- Shine, R. 2004. Seasonal shifts in nest temperature can modify the phenotypes of hatchling lizards, regardless of overall mean incubation temperature. *Functional Ecology* 18:43-49.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.
- Thompson, D. B. 1992. Consumption rates and the evolution of diet-induced plasticity in the head morphology of *Melanoplus femurrubrum* (Orthoptera, Acrididae). *Oecologia* 89:204-213.
- Thompson, D. B. 1998. Different spatial scales of natural selection and gene flow: The evolution of behavioral geographic variation and phenotypic plasticity. En S. Foster y J.

Endler eds. *Geographic variation in behavior: Perspectives in evolutionary mechanisms*. Oxford University Press, Oxford.

Via, S. 1994. The Evolution of Phenotypic Plasticity: What Do We Really know?. Págs. 35-57 en L. A. Real, ed. *Ecological Genetics*. Princeton University Press.

Wiley. R. H. 1994. Errors, exaggeration, and deception in animal communication. Págs. 157-189 en L. A. Real, ed. *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Esta sección está ajustada al formato de la *Revista Mexicana de Biodiversidad*

Castro-Franco et al.- Parental investment *Ctenosaura pectinata*

Variation in parental investment and relative clutch mass of the spiny-tail iguana,

Ctenosaura pectinata (Squamata: Iguanidae) in central México

Variación en la inversión parental y masa relativa de la nidada en la iguana de cola espinosa

Ctenosaura pectinata (Squamata: Iguanidae) en el centro de México

Rubén Castro-Franco^{1*}, María Guadalupe Bustos-Zagal¹ and Fausto R. Méndez-De la Cruz²

¹ *Departamento de Biología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Chamilpa 62209, Cuernavaca, Morelos, México.*

² *Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.*

* *Correspondencia:* castro@uaem.mx

Abstract. We measured the length, width, volume, and weight of 871 freshly laid eggs of 28 clutches of *Ctenosaura pectinata*. The iguanas were obtained from a tropical dry forest area in central Mexico. The relative clutch mass was related positively to the average egg weight but not to average egg volume. Unlike what usually occurs in lizards, where the length of the body determines egg production, in *C. pectinata* the clutch size and egg size was not correlated with the females weigh neither snout-vent length. Observed differences reveal variation in the weight and size of the eggs within an individual clutch. Therefore, there is not an optimization of the egg in the studied population of *Ctenosaura*, as usually occurs in small lizards. This variation associated with reproduction takes place in the middle of the dry season, and may be interpreted as an adaptation to facilitate the adjustment of different phenotypes in environments with extreme drought.

Key words: *Ctenosaura pectinata*, México, parental investment, clutch variation.

Resumen. Medimos la longitud, amplitud, volumen, y peso de 871 huevos recién puestos de 28 nidadas de *Ctenosaura pectinata*. Las iguanas fueron obtenidas en un área de bosque tropical seco en el centro de México. La masa relativa de la nidada estuvo relacionada positivamente con el peso promedio de los huevos pero no con el volumen promedio del huevo. A diferencia de lo que ocurre usualmente en lagartijas, donde la longitud del cuerpo determina la producción de huevos, en *C. pectinata* el tamaño de la puesta y el tamaño del huevo no se correlacionan con el peso y tamaño de las hembras. Las diferencias observadas revelan variación en el tamaño y peso de los huevos dentro de las puestas individuales. En consecuencia, no hay una optimización del huevo en la población estudiada de *Ctenosaura*, como usualmente ocurre en lagartijas de tamaño pequeño. Esta variación asociada con la reproducción tiene lugar a mitad de la estación seca, y puede ser interpretada como una adaptación para facilitar el ajuste de diferentes fenotipos en ambientes con sequía extrema.

Palabras clave. *Ctenosaura pectinata*, México, inversión parental, variación en la puesta.

Introduction

Reproductive strategies in reptiles involve variation in clutch size, incubation time, and intra-clutch variation in egg weight and size (Sinervo and Licht, 1990; Craig et al., 1990, Rodríguez-Romero et al., 2004; Wilkinson and Gibbons, 2005). These patterns of variation usually have been considered to be promoted by environmental factors. Within lizards, patterns of variation in clutch and egg size (Van Marken and Albers, 1993; Rand, 1994; Ji and Brana, 2000; Shanbhag et al., 2000) have been attributed, to a variation on climatic conditions among high and low altitudes/latitudes, and their effects on the environment temperature and humidity variations (Fitch, 1985). Within the same population, variation among years is considered to result from responses to food availability, predation intensity, female size, and other local environmental factors (Vitt and Price, 1982; De Marco, 1989; Abell, 1999). Previous studies have shown that in lizards, clutch size variation is related to female size or weight in both oviparous and viviparous species and the pattern is consistent in semelparous and early-maturing iteroparous species (Rodríguez-Romero et al., 2004; Du et al., 2005; Herrman and Herrman, 2005). However, this pattern is less common and not consistent within iteroparous, long-lived and late-maturing lizard species (Shanbhag et al., 2000). According to previous studies among lizards, *Iguana iguana* show unusually large clutches and these are not related to female size (Van Marker and Albers, 1993). Moreover, notable egg size variation within clutches was recorded (Rand, 1994; Alvarado et al., 1995). Variation in clutch size in lizards can also result from the effect of proximate environmental factors and from changes in the physiological condition of females (Dunham

et al., 1989). This lack of a generalized pattern is not only seen in these long-lived lizards, but also in some turtles (i.e., *Gopherus* and *Kinosternon*), lizards (i.e. *Amphibolurus muricatus* Warner et al., 2008) and snakes (*Vipera aspis*, Bonnet et al., 2001) where variation in clutch size was not explained by mother's size or weight (Andrew and Aguirre, 1995; Wilkinson and Gibbons, 2005), and was attributed to such proximate factors as resource availability and the metabolic rate of the mother. The mother may present differences in metabolic rate during follicle recruitment and vitellogenesis (Warner et al., 2008; Bonnet et al., 2001), which can last from fall through spring.

The present paper addresses the study of variation in clutch size and relative clutch mass in the spiny-tail iguana (*Ctenosaura pectinata*). Our results support the fact that iteroparity in large and long-lived lizards is commonly associated with 1) a pattern in which clutch-size variation is related to weight of females instead of snout-vent length, and 2) significant within-clutch variation in the size of eggs depending on the weight of females.

Material and methods

Subjects came from a tropical dry forest with a sub-humid climate in central México, Sierra de Huautla, Morelos (18° 24' N and 99° 03' W; 930 m elevation). The most common plants species of the dry forest are *Ipomoea intrapilosa*, *Pithecellobium dulce*, *Acacia acatlensis*, *Plumeria rubra*, *Acacia cymbispina* and *Ceiba parvifolia*. The driest months are January (10.8 mm), March (0.0 mm) and April (6.3 mm), the hottest months are April (26.2 °C) and May (with 26.3 °C). The average annual temperature in this area is 24.9 °C (23.6-26.3 ± 0.89) and a rainy season between June and October, with maximum rainfall (200 mm) in September.

Gravid females ($n = 28$) were collected during April in different years: 1995 $n = 7$, 2003 $n = 14$, and 2005 $n = 7$. Each female was kept and watched during the last week of gravidity in a plastic box (60 x 40 x 15 cm) with vermiculite (horticulture grade Terra/Lite), moisture between 15 – 20 %, dim light, and temperature between 28 – 30° C. Freshly-laid eggs were measured and weighed and females were returned to their natural habitat.

Data recorded from each female were snout-vent length (SVL), total weight (TW), and clutch size. All the eggs from each clutch were measured with digital calipers (0.01 mm) and weighed on a digital balance (0.1 g). Clutch size was considered as the total count of eggs produced by each female. Volume of each egg was obtained by the equation for an ellipsoid, $V = 4/3 \pi (\frac{1}{2} L) (\frac{1}{2} W)^2$, where L is the longest diameter and W is the shortest diameter. Total volume and total weight of the clutch were obtained by summing these individual measurements for all eggs freshly-laid produced by each female. Relative clutch mass was calculated by the quotient eggs weight/ mass female after laid eggs (Cuellar, 1984; Rodríguez-Romero et al., 2002). The variation of relative clutch mass (RCM) and clutch size was calculated among females, by the other hand the egg size, and egg volume was calculated within the individual clutches. We used the coefficient of variation ($CV = \text{standard deviation}/\text{mean} \times 100 \%$) as a measure of variation considering ($CV < 5\%$ as invariant, and $> 5.1\%$ as variable). To evaluate whether the weight of females might affect their reproductive characteristics, both the female weight and the residuals of the regression of female weight against SVL (which is a measure of female body nutritional condition) were used as the independent variables in separate regressions with number of eggs and average weight of the eggs as dependent variables. Additionally, to analyze whether variation in the volume and weight of eggs was explained by the traits of the females, SVL

and weight of females after oviposition were compared by correlation analyses with CV of volume and weight of freshly-laid eggs.

To analyze if the amount of precipitation might influence reproductive characteristics like clutch size, egg volume, and egg weight, a regression analysis was applied considering the amount of rainfall (May to September) from the previous year. Considering that reproductive season analyzed as vitellogenesis and mating occur from January to February. All analyses were conducted in Statistica 6.0 (StatSoft).

Results

A total of 871 eggs were collected from 28 females with an average size of 289.3 mm SVL (± 23.5 , range of 240.0-340.0) across the three years of the study. Average clutch size was 31.1 eggs (± 11.6 , range of 12.0 – 52.0, CV = 37.5 %), with a mean egg volume of 7.39 cm^3 (± 2.07 range of 3.3 - 17.27, CV = 28.07 %), maximum diameter of 30.9 mm (± 2.2 , range of 18.0 - 40.5, CV = 7.3 %), minimum diameter of 21.16 mm (± 2.4 , range of 16.2 - 32.0, CV = 11.3 %), and a mean weight of 7.46 g (± 1.7 , range of 5.1 - 15.6, CV = 23.48 %). Average relative clutch mass was 0.40 (± 0.09 , range of 0.23 - 0.56, CV = 22.5 %), and was related to average egg weight ($r = 0.411$, $R^2 = 0.168$, $F_{1,26} = 5.07$, $P = 0.033$), and not related to the average egg volume ($r = 0.293$, $R^2 = 0.085$, $F_{1,26} = 2.43$, $P = 0.13$). A positive relationship between clutch size and average egg weight was found ($r = 0.408$, $R^2 = 0.16$, $F_{1,26} = 5.0$, $P = 0.034$). In contrast, clutch size was not related to maximum egg diameter ($r = -0.025$, $R^2 = 0.0006$, $F_{1,26} = 0.01$, $P = 0.899$) nor to average egg volume ($r = 0.040$, $R^2 = 0.0016$, $F_{1,26} = 0.04$, $P = 0.836$). Average egg length was significantly related to female weight (Table 1). Clutch size is not correlated with robustness of female (body condition) (Fig. 1A). Average weight of eggs was not related to female robustness (Fig.

1B). Neither clutch nor egg characteristics were explained by the SVL females (Table 1), Clutch size ($r = 0.250$, $R^2 = 0.062$, $F_{1,26} = 1.68$, $P = 0.206$), average volume ($r = 0.161$, $R^2 = 0.026$, $F_{1,26} = 0.66$, $P = 0.421$) and weight of eggs ($r = 0.142$, $R^2 = 0.020$, $F_{1,26} = 0.51$, $P = 0.478$) were not affected by the rainfall amount of the year previous to reproduction.

TABLE 1. Correlation analysis (r) between reproductive traits and female weight and length of the spiny-tail iguana, *Ctenosaura pectinata*. ns = non significant.

	Clutch Size	Average egg size	Average egg volume	Average egg weight	Relative clutch mass
Weight of females ($n=28$)	0.460 ^{ns}	0.450 ^{ns}	0.223 ^{ns}	0.125 ^{ns}	0.364 ^{ns}
Snout-vent length females ($n=28$)	0.372 ^{ns}	0.332 ^{ns}	0.140 ^{ns}	0.183 ^{ns}	0.080 ^{ns}

Clutch Size and Relative clutch mass $n=28$; Average egg size, Average egg volume and Average egg weight $n= 871$ eggs.

The correlation analyses showed that the coefficient of variation (CV) of weight of freshly laid eggs was neither related to female SVL ($r = 0.163$, $R^2 = 0.026$, $F_{1,26} = 0.71$, $P = 0.404$) nor to female weight ($r = 0.215$, $R^2 = 0.0465$, $F_{1,26} = 1.26$, $P = 0.270$).

Females of *Ctenosaura pectinata* laid clutches with a wide variation in egg size and weight (Fig. 2). Total clutches 75 % showed an average CV of 9.47 (± 3.90 , range of 5.3-21.0), whereas only 25 % produced more evenly sized eggs (CV < 5%). Within-clutch variation of egg volume (measured as CV) was neither related to SVL ($r = 0.239$, $R^2 = 0.488$, $F_{1,26} = 1.57$, $P = 0.219$), nor to female weight ($r = 0.302$, $R^2 = 0.549$, $F_{1,26} = 2.61$, $P = 0.117$).

Discussion

With some exceptions, in general variation in the clutch size of lizards is explained by a positive relationship of clutch size and female snout-vent length (Fitch, 1985). In addition, the egg has been considered to be under a high evolutionary pressure to be relatively *invariant* in size (Shine and Greer, 1991; Shine, 2005). In *Ctenosaura pectinata* clutch size was not found to be related to the weight of females, neither to snout-vent length. The observed substantial variation in the clutch size among females of *Ctenosaura pectinata* is similar to that registered in *Iguana iguana*, *Ctenosaura similis*, several species of *Cyclura*, *Sauromalus*, and *Xenosaurus* (Van Marker and Albers, 1993; Zamora-Abrego et al., 2007).

In turtles the nutritional condition of females determined egg size and was associated with number and position of follicles (Wilkinson and Gibbons, 2005). By the other hand, egg size also varied among the first, second and third clutch due to decrease resource availability. In *C. pectinata*, we found only one clutch per year, but we observed considerable variation in clutch size (12 -52 eggs) and in the size of eggs within a clutch (from 18.06 to 30.92 mm in length). According with Wilkinson and Gibbons (2005) smaller eggs may correspond to those that were incorporated late to the clutch, when the availability of resources from the mother was depleted. The utilization of both endogenous energy stores “*capital*”, and recently acquired food to fuel reproduction ‘*income*’, has been previously observed in agamid lizards (Warner et al., 2008). Vitellogenic follicles of different size were observed in the ovary of *C. pectinata* with platelets of three different sizes and various kinds of morphology (Uribe et al., 1996).

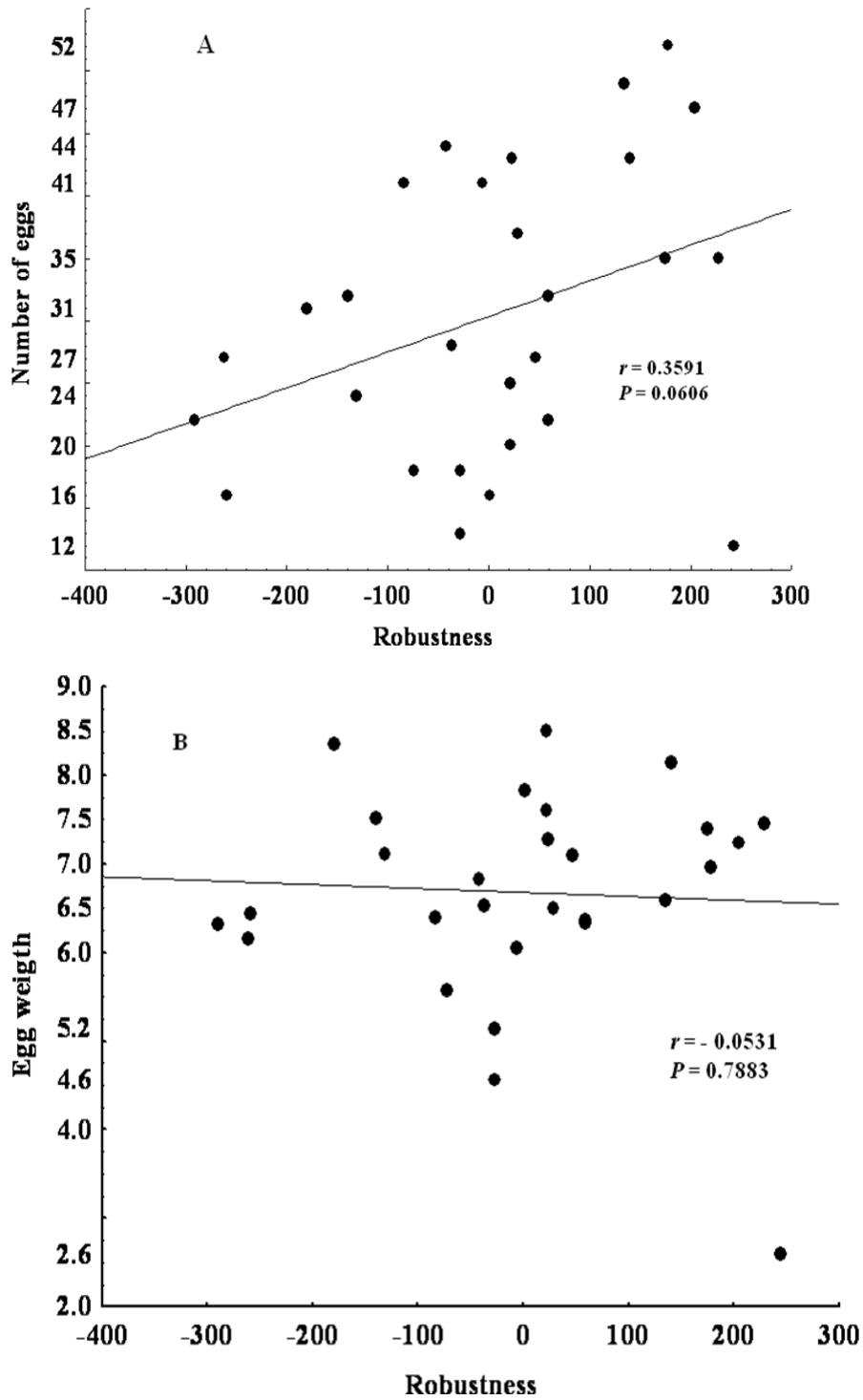


Figure 1. Relationship between the residuals from female weight against female snout-vent length (robustness a measure of body nutritional condition) and (A) the number of eggs produced per female, and (B) the weight of the eggs.

Considerable variation in clutch size of *C. pectinata* has been observed previously in lizards (Uller et al., 2008) and other large reptiles, such as tortoises and crocodiles (Fitch, 1985; Casas-Andreu, 2003; Roosenburg and Dennis, 2005). All these taxa are late-maturing, long-lived, and produce variable large clutches.

Relative clutch mass is considered to be influenced by foraging mode and predator escape tactics (Vitt and Price, 1982), although it does not appear to be consistent. Species with the widely foraging mode usually show low relative reproductive outputs, whereas sit-and-wait species show higher values (Vitt et al., 2003). Therefore, *C. pectinata* may be considered like a sit and wait forager (Vitt and Congdon, 1978) considering its feeding habits with high adaptations to herbivore (Iverson, 1982) and that it shows a high relative reproductive output of 0.40 with a high CV = 24.68.

Relative clutch mass and its variability are directly related in lizards. Several members of the genera *Anolis*, *Tropidurus*, *Niveoscincus*, *Sceloporus*, *Calotes* and *Tiliqua* exhibit low mean RCM values as well as low variability in this trait (less than 10 %, Feria et al., 2001; Chapple et al., 2002; Ji et al., 2002; Milne and Bull, 2002; Wiederhecker et al., 2002; Rodríguez-Romero et al., 2004; Vitt and Zani, 2005). On the other hand, lizards with moderate reproductive output exhibit moderate variation in RCM index (11.0-17.0 %), for example *Oedura lesuerii*, *Aspidoscelis lineatissima*, and *S. aeneus* (Doughty, 1997; Ramírez-Bautista et al., 2000; Rodríguez-Romero et al., 2002). Finally, Xenosaurid and Iguanid lizards, Australian skinks, *Ctenophorus fioni* and *S. bicantalis* (Johnston, 1999; Rodríguez-Romero et al., 2002, Knapp and Shedd, 2003; Zamora-Abrego et al., 2007) invest the highest values of RCM and show the highest variation (from 20.0 to 42.0 %).

Lizards that show the highest values are not phylogenetically close, but all of them occur in extreme environments (high altitude or desert conditions), which suggests that

high values of RCM and its variability might be selected in severe environments, as an adaptive mechanism.

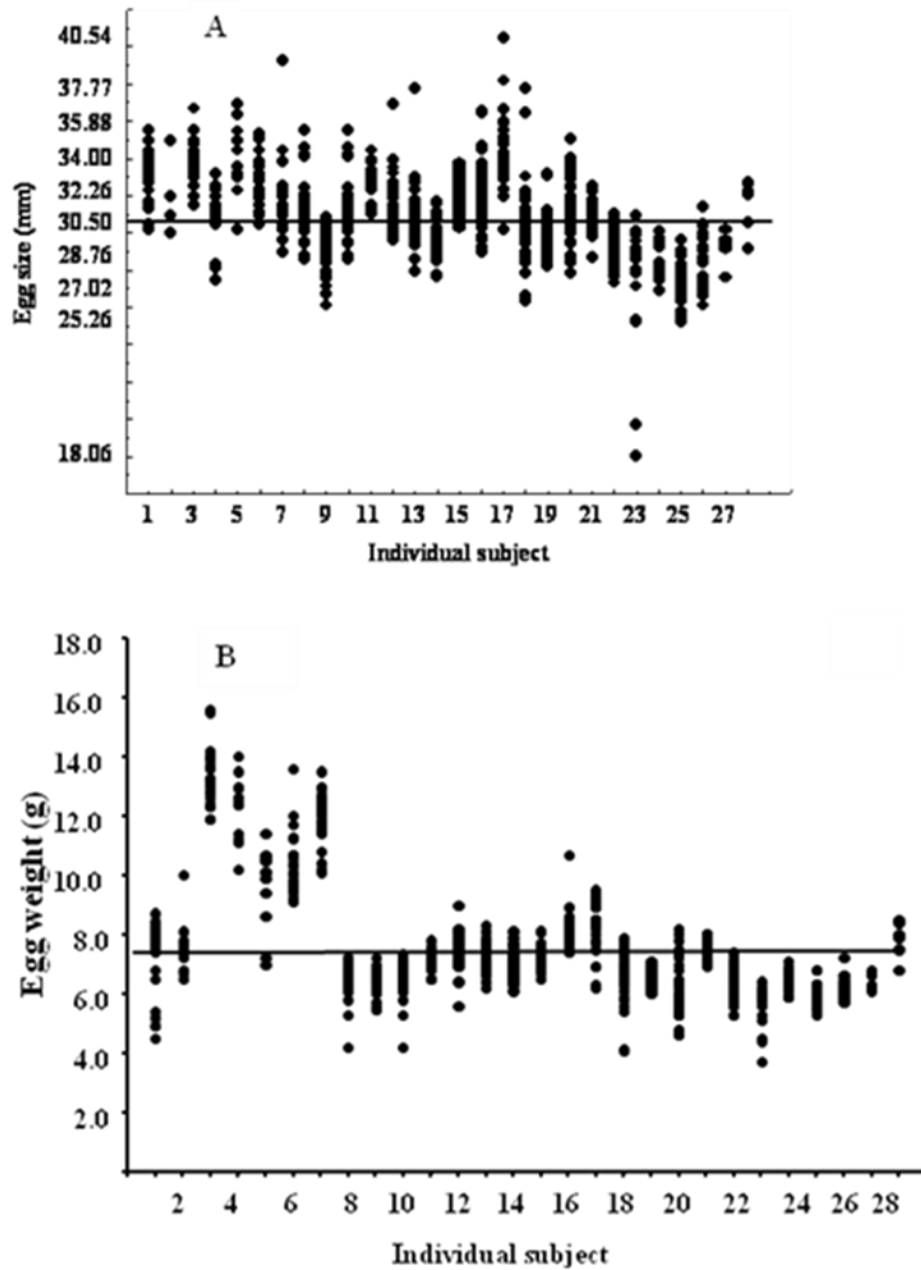


Figure 2. Within clutch variation in egg size (A), and weight (B) of freshly-laid eggs of *Ctenosaura pectinata*. The horizontal lines show average size (30.92 mm) and weight (7.72) of eggs for all females.

The environment that *Ctenosaura pectinata* inhabits may be considered a harsh environment because of the dry conditions (when the laying period occurs) that last 8 months (from October to May). The RCM and the variation of it in *C. pectinata* are relatively high and may be as a consequence of the environment, specifically during the reproductive season. Within-clutch variation in *Ctenosaura pectinata* could have been selected to facilitate fitness of different phenotypes in changing and unpredictable conditions. Long-lived iteroparous species (i.e., iguanas) have more chances to test different reproductive outputs and phenotypes during longer periods of time. This variability has been interpreted in terms of a plasticity model, considering that the same genetic load may respond to differences in environmental opportunities (Wilkinson and Gibbons, 2005).

Low values of relative clutch mass are associated with low variation in the size and weight of eggs. Low variation implies either an optimization of the individual egg or an evolutionary restriction (Harvey and Pagel, 1991). In contrast, high values of RCM are related with high variation in the size and weight of eggs. In general, large species are associated with long life spans, high values of RCM, and considerable variation in egg size as a strategy to produce variation in their progeny. Differences in the size and weight of the progeny within the same clutch, as in turtles and iguanas, may be interpreted in terms of the highest chances of hatchling survivorship, while facing extreme or unpredictable environments (Roff, 1982; Charnov, 2002). High values of annual juvenile survival (0.47-0.81) were observed previously in several species of turtles (Pike, et. al., 2008). We consider that *Ctenosaura pectinata* represents a good model to test this theory in iguanas, considering that its eggs show extensive variation in size and weight, in opposition to species that lay eggs optimized in size and weight, i.e., with restricted variation.

Acknowledgments

This study was supported by research grants from the Programa de Mejoramiento de Profesores (PROMEP) and the PROMEP-UAEMOR/08/ of the Secretaría de Educación Pública - México, the Centro de Investigaciones Biológicas - Universidad Autónoma del Estado de Morelos and the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas - Universidad Nacional Autónoma de México. The permit for collecting lizards was provided by SEMARNAT - México (No. SGPA/DGVS/03490). Jaime Zúñiga-Vega, Maricela Villagrán Santa Cruz from UNAM, and Stanley F. Fox from Oklahoma State University, provided helpful comments that considerably improved the manuscript.

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* 33:173-180.
- Alvarado, J., L. Ibarra, I. Suazo, G. Rodríguez, and R. Zamora. 1995. Reproductive characteristics of a green iguana (*Iguana iguana*) population of the west coast of Mexico. *Southwestern Naturalist* 40:234-237.
- Andrew, A. G., and L. G. Aguirre. 1995. Natural and life history of the Bolson Tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. *Publicaciones de la Sociedad Herpetologica Mexicana* 2:1-5.
- Bonnet, X., G. Naulleau, R. Shine, and O. Lourdais. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* 92, 297–308.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México. *Acta*

- Zoológica Mexicana (n.s.) 89:111-128.
- Chapple, D. G., C. J. McCoull, and R. Swain. 2002. Changes in reproductive investment following caudal autotomy in viviparous skink (*Niveoscincus metallicus*): lipid depletion or energetic diversion?. *Journal of Herpetology* 36:480-486.
- Charnov, E. L. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit–cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4:749–758
- Craig, D., J., and W. G. Whitford. 1994. An experimental study of the phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos* 70:49-56.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of the optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* 111:242-258.
- De Marco, V. G. 1989. Annual variation in the seasonal shift in egg size and clutch size in *Sceloporus woodi*. *Oecologia* 80:525-532.
- Doughty, P. 1997. The effects of “fixed” clutch sizes on lizards life-histories reproduction in the Australian velvet gecko, *Oedura lesueurii*. *Journal Herpetology* 31:266-272.
- Du W., X. Ji, Y. Zhang, X. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionales*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85:443-453.
- Dunham, A. E., B. W. Grant, and K. L. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 620:335-355.
- Feria, O. M., A. Nieto-Montes de Oca, and I. H. Salgado. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata:

- Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104-112.
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. *Miscellaneous Publication University of Kansas Museum of Natural History* 76:1-75.
- Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary Biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford Univ. Press. 239 p.
- Herrman, P. A., and H. W. Herrman. 2005. Egg and clutch characteristics of the mountain chameleon, *Chameleo montium*, in southwestern Cameroon. *Journal of Herpetology* 39:154-157.
- Iverson, J. B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. *In Iguanas of the World their Behaviour, Ecology, and Conservation*, Burghardt, G. M., and A. S. Rand (eds.). Noyes Publications, New Jersey, USA.
- Ji, X. A., and F. Brana. 2000. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall Lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of northern Spain. *Journal of Herpetology* 34:54-60.
- Ji, X., Q. B. Qui, and D. C. Hoong. 2002. Sexual dimorphism and female reproductive characteristics in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor*, from Hainan, Southern China. *Journal of Herpetology* 36:1-8.
- Johnston, G. 1999. Reproductive biology of the Peninsula dragon lizard, *Ctenophorus fionni*. *Journal of Herpetology* 33:694-698.
- Knapp, C., and J. G. Shedd. 2003. Andros iguana (*Cyclura cyclura cyclura*) and Exuma Islands iguana (*C. cyclura figginsi*). *Iguana Specialist Group Newsletter* 6:23-29
- Milne, T., and C. M. Bull. 2002. Characteristics of litters and juvenile dispersal in the endangered Australian skink *Tiliqua adelaidensis*. *Journal of Herpetology* 36:110-112.

- Pike, D. A., L. Pizzatto, B. A. Pike, and R. Shine. 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: The myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* 89(3): 607-611.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia, and L. J. Vitt. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000:712-722.
- Rand, A. S. 1994. Clutch size in *Iguana iguana* in Central Panama. In *Vertebrate Ecology and Systematic-a tribute to Henry S. Fitch*, Seigel, R. A. E. J. Hunt, L. Knight, L. Malaret, and N.L. Zuschlag (eds.). Museum Natural History University Kansas, Lawrence.p.115-122
- Rand, W. L., and G. J. Whitfield. 2005. Patterns of reproductive allocation: clutch and egg size variation in three freshwater turtles. *Copeia* 2005:868-879.
- Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez de la Cruz, R. García-Collazo, and M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria:Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 85:181-188.
- 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 Mexico. *Journal of Herpetology* 38:438-443.
- Roff, D. A. 1982. *The evolution of life histories: Theory and analysis*. New York, Chapman and Hall. 535 p.
- Roosenburg, W. M., and T. Dennis. 2005. Egg component comparisons within and

- among clutches of the diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin*. *Copeia* 2005:417-423.
- Shanbhag, B. A., R. S. Radder, and S. K. Saidapur. 2000. Maternal size determines clutch mass, whereas breeding timing influences clutch and egg size in the tropical lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Copeia* 2000:1062-1067.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 36:23-46.
- Shine, R., and A. E. Greer. 1991. Why are clutch sizes more variable in some species than in others?. *Evolution* 45:1696-1706.
- Sinervo, B., and P. Licht. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effect on offspring performance. *Evolution* 44:279-294.
- Uller, T. , G. M. While, E. Wapstra, D. A. Warner, B. A. Goodman, L. Schwarzkopf, T. Langkilde, P. Doughty, R. S. Radder, D. H. Rohr, C. M. Bull, R. Shine, and M. Olsson. 2009. Evaluation of offspring size–number invariants in 12 species of lizard. *Journal Evolutive Biology* 22:143–151.
- Uribe, A. M. C., G. L. Portales, and L. J. Guillete Jr. 1996. Ovarian folliculogenesis in the oviparous Mexican lizard *Ctenosaura pectinata*. *Journal of Morphology* 230:99-112.
- Van Marker L. W. D., and K. B. Albers. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. *Copeia* 1993:790-798.
- Vitt, L. J., and H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-255.
- Vitt, L. J., and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112:595-608.

- Vitt, L. J., and P. A Zani. 2005. Ecology and reproduction of *Anolis capito* in rain forest of southeastern Nicaragua. *Journal of Herpetology* 39:36-42.
- Warner, D. A., X. Bonnet, K. A. Hobson, and R. Shine. 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *Journal of Animal Ecology* 77: 1242–1249.
- Wiederhecker, H. C., A. C. Pinto, and G. R. Colli. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the high seasonal cerrado Biome of central Brazil. *Journal of Herpetology* 36:82-91.
- Wilkinson, L. R., and J.W. Gibbons. 2005. Patterns of reproductive allocation: clutch and egg size variation in three freshwater turtles. *Copeia* 2005:868-879.
- Zamora-Abrego, J.G., J. J, Zuñiga-Vega, and A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits within the lizards genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41:630-637.

Esta sección está ajustada al formato de la *Revista Acta Zoologica (Stochkolm)*

**Variación en las características reproductoras de lagartijas de la familia Iguanidae
(Sauria: Squamata)**

Rubén Castro-Franco¹, Fausto R. Méndez de la Cruz² y María Guadalupe Bustos Zagal¹

¹ Departamento de Biología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Chamilpa 62209, Cuernavaca, Morelos, México. RCF castro@cib.uaem.mx, MGBZ bustosgu@cib.uaem.mx

² Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
faustor@ibiologia.unam.mx

Running head. Variation, reproductive characteristics, lizards, family iguanidae.

Resumen

Con el objeto de explicar la variación en las características reproductoras de lagartijas de la familia iguanidae, a partir de ejemplares de museo y fuentes bibliográficas, se integró una base de datos con información de diecisiete especies cuya distribución incluye ambientes tropicales, subtropicales y árido-desérticos. Se pusieron a prueba tres hipótesis: (1) la variación en los caracteres tamaño y masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo está determinada por factores morfológicos como el peso y tamaño de las hembras. (2) La variación es producida por las condiciones del ambiente local donde se desarrollan las especies. (3) La filogenia y la interacción con el ambiente son los factores que determinan la variación en las características reproductoras. El análisis de los datos reveló que el tamaño de cuerpo y peso de las hembras no tienen efecto sobre el tamaño y masa relativa de la nidada, y en consecuencia la primera hipótesis de tipo morfológico no puede explicar la variación. La segunda hipótesis de carácter ambiental explica parcialmente la variación. Existe mayor variación en las características reproductoras de iguanas con distribución en ambientes tropicales, y menor variación en especies de ambientes áridos desérticos. Las especies grandes con distribución insular producen pocos huevos, con tamaño y masa grande para asegurar la calidad de las crías. La variación en función de la filogenia y interacción con el ambiente (tercera hipótesis) es la más consistente, debido a las notables adaptaciones de los distintos géneros de iguánidos. La variación es un patrón común en iguánidos y existen básicamente dos formas de inversión reproductiva; una muy variable en especies de ambientes tropicales, y otra menos variable en especies de ambientes áridos desérticos.

Palabras clave: Variación, características reproductivas, iguánidos, ambientes extremos.

Introducción

La variación en las características reproductoras tamaño y masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo, es un fenómeno recurrente en varias especies de reptiles, para el que se han propuesto explicaciones de tipo morfológico, ecológico, geográfico, evolutivo y filogenético (Vitt y Congdon 1978, Vitt y Price 1982, Fitch 1970, Fitch 1985, Dunham y Miles 1985, Barbault 1988, Dunham *et al.* 1988, Niewiarowski 1994). En especies de tamaño pequeño y vida corta, usualmente se ha observado que el tamaño de la nidada y el tamaño del huevo o cría, varían en función del peso y tamaño de cuerpo de las hembras (Du *et al.* 2005, Galán 2003, Herrman y Herrman 2005, Rodríguez-Romero *et al.* 2004). Sin embargo, existen especies pequeñas como los geckos de la familia Eublepharidae con tamaño de nidada fijo, donde el tamaño de la hembra solo tiene efecto sobre el tamaño del huevo (Kratovichil y Frinta 2006). En contraste, en especies relativamente grandes de vida larga como *Iguana iguana* el tamaño y la masa de la nidada y el peso individual de los huevos están positivamente relacionados con la masa de las hembras (Van Marken y Albers 1993).

Por otro lado, también se ha observado variación entre especies de un mismo género y entre poblaciones de una misma especie (*Urosaurus bicarinatus* Ramírez-Bautista y Vitt 1998, *Takydromus septentrionales* Du *et al.* 2005, *Podarcis muralis* Ji y Brana 2000), lo que ha sido explicado usualmente por la interacción de la historia filogenética, las características del ambiente local, la demografía y ecología (Ballinger 1983, Dunham y Miles 1985, Dunham *et al.* 1988, Dunham *et al.* 1989, Adolph y Porter 1993, Schwarzkopf 1994). Bajo este escenario, se observa que hay varias alternativas para explicar la variación en las características reproductoras de lagartijas, sin una teoría general consistente.

En consecuencia de lo anterior, en este trabajo se ponen a prueba las siguientes hipótesis: la primera predice que variación en los caracteres tamaño y masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo está determinada por factores morfológicos como el peso y tamaño de las hembras. La segunda predice que la variación es producida por las condiciones del ambiente local donde se desarrollan las especies, y la tercera predice que la filogenia y la interacción con el ambiente son los factores que determinan la variación en las características reproductoras.

Para explorar la validez de las distintas hipótesis, se utilizan datos de lagartijas de la familia iguanidae, porque esta familia contiene especies pequeñas y grandes, diferente longevidad, se distribuyen en ambientes tropicales húmedos, tropicales secos y zonas áridas desérticas. Adicionalmente el grupo tiene una filogenia conocida, lo que constituye un buen modelo para explorar las distintas causas de la variación

Materiales y Métodos

Nuestros datos fueron obtenidos de ejemplares preservados en las colecciones de Herpetología del Instituto de Biología, UNAM; el Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEM y de fuentes bibliográficas. Obtuvimos datos de longitud hocico-cloaca (LHC), peso de las hembras (P), tamaño de nidada, tamaño y peso individual de huevos de las siguientes diecisiete especies *Amblyrhynchus crystatus* ($n = 18$), *Conolophus pallidus* ($n = 5$), *Ctenosaura clarki* ($n = 9$), *Ctenosaura hemilopha* ($n = 6$), *Ctenosaura pectinata* ($n = 28$), *Ctenosaura similis* ($n = 10$), *Cyclura carinata* ($n = 11$), *Cyclura ricordi* ($n = 8$), *Cyclura cyclura cyclura* ($n = 4$), *Cyclura nubila* ($n = 2$), *Cyclura cornuta* ($n = 6$), *Cyclura stejnegeri* ($n = 9$), *Dipsosaurus dorsalis* ($n = 4$), *Iguana iguana* ($n = 14$), *Sauromalus obesus* ($n = 3$), *Sauromalus hispidus* ($n = 6$) y *Sauromalus varius* ($n = 5$) (ver apéndice I).

Solo los huevos con desarrollo completo en *I. iguana*, *Ctenosaura clarki*, *Ctenosaura hemilopha*, *Ctenosaura pectinata* y *Ctenosaura similis* fueron medidos con un vernier de 0.01 m de precisión, y pesados en una balanza digital de 0.1 g de aproximación. El tamaño de la nidada fue calculado a partir del número total de huevos producidos por hembra. La masa relativa de la nidada (MRN) por hembra, fue calculada con el cociente masa total de la nidada sobre la masa absoluta del cuerpo (Shine 1992). La masa absoluta del cuerpo es el peso en gramos de cada hembra después de haber obtenidos los huevos (Cuellar 1984, Rodríguez-Romero *et al.* 2002). La variación de las características reproductoras fue calculada con el coeficiente de variación (CV), que divide la desviación estándar entre el promedio por 100. Un $CV > 5 \%$ fue considerado como indicador de variación.

Para determinar el efecto de la longitud hocico-cloaca (LHC) y peso de las hembras, sobre las variables dependientes tamaño de la nidada, masa relativa de la nidada, peso y tamaño promedio de los huevos, se usaron análisis de correlación.

Las diferencias en las características reproductoras de las especies que viven en ambientes de selva tropical húmeda, selva tropical seca y ambientes árido desérticos (ver datos del apéndice I), fueron determinadas con un ANDEVA de una vía y pruebas *post hoc* de Tukey (Zar 1999).

Para estimar el efecto de la filogenia y la interacción con el ambiente, se hizo una reconstrucción de los estadios ancestrales de los siguientes caracteres: tamaño y masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo, estimada a partir de una matriz con características reproductoras de las diecisiete especies (ver apéndice II), y una filogenia construida a partir de la propuesta de varios autores (Etheridge y Queiroz 1988, Frost y Etheridge 1989, Kooler *et al.* 2000, Hollingsworth (2004) que considera las relaciones entre los distintos géneros y especies de iguanas. Como grupo externo se usaron datos de

Basiliscus vittatus (Corytophanidae). Toda la información fue procesada con análisis de parsimonia usando el software *Mesquite* (Maddison y Maddison 2008).

Resultados

La información reunida representa el 50.0 % del total de especies de iguanas conocidas ($n = 34$), del 50 % restante no existe información disponible. El tamaño de la nidada, masa relativa de la nidada (MRN) y la longitud promedio de los huevos, tuvieron mucha variación en las especies examinadas (Fig. 1).

El valor más bajo (CV = 24.9 %) de la variación en el tamaño de la nidada fue observado en *Ctenosaura clarki*, y el valor más alto (CV = 69.9 %) en *Cyclura ricordi*. La MRN también mostró variaciones notables en un intervalo que va desde un CV= 9.5 % en *Ctenosaura hemilopha* hasta un CV= 42.8 % en *Cyclura cyclura cyclura* (Fig. 1). Un coeficiente de variación notablemente bajo con valor de 0.24 % en la MRN, fue observado en *Ctenosaura clarki*. El promedio de la longitud del huevo, fue el único carácter con una variación por abajo del 5.0 %, en *Ctenosaura pectinata* y las tres especies de *Sauromalus* (Fig. 1). En *I. iguana*, *Ctenosaura similis* y *Cyclura cyclura cyclura*, los valores del CV se ubicaron por arriba, pero muy cerca de la línea del 5.0 %.

Efecto de la longitud hocico-cloaca y el peso de las hembras sobre las características reproductoras.- La longitud hocico-cloaca y el peso de las hembras, no mostraron relaciones significativas sobre el tamaño de la nidada, ni sobre el peso y tamaño de los huevos como normalmente ocurre en lagartijas de tamaño pequeño (Tabla 1); esto mismo ocurrió en los análisis de la LHC y peso de las hembras sobre la variación de las características reproductoras. Solo se observó una relación significativa con valor bajo entre la LHC y la masa relativa de la nidada (MRN) ($r = 0.519$, $F_{1,15} = 5.53$, $P = 0.032$) (Tabla

1). La LHC de las hembras solo permite explicar el 26.9 % de los valores de la MRN, y obviamente el 20.8 % de la variación en este carácter. Por otro lado, el peso de las hembras solo explica el 15.3 % de la MRN y el 20.8 % del peso del huevo.

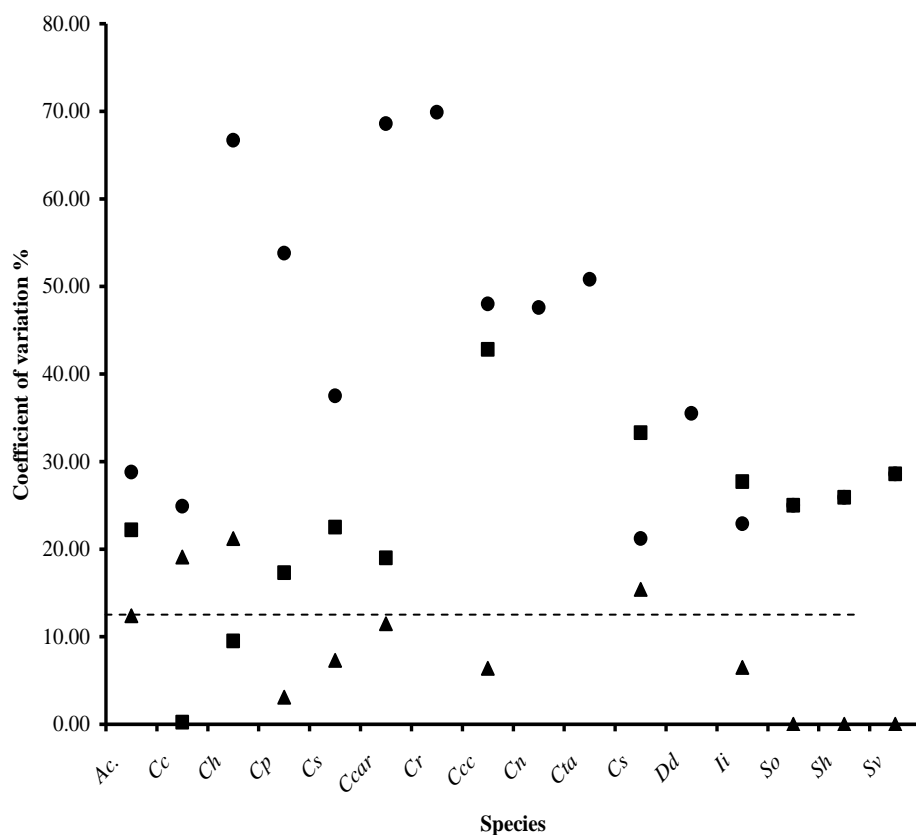


Fig.1. Variación en las características reproductoras de iguanas. Los círculos representan el tamaño de la nidada, los cuadros la masa relativa de la nidada (MRN), y los triángulos el promedio de la longitud del huevo. (Ac) *Amblyrhynchus cristatus*, (Cc) *Ctenosaura clarki*, (Ch) *Ctenosaura hemilopha*, (Cp) *Ctenosaura pectinata*, (Cs) *Ctenosaura similis*, (Ccar) *Cyclura carinata*, (Cr) *Cyclura ricordi*, (Ccc) *Cyclura cichlura cichlura*, (Cn) *Cyclura nubila*, (Cta) *Cyclura cornuta*, (Cs) *Cyclura stejnegeri*, (Dd) *Dipsosaurus dorsalis*, (Ii) *Iguana iguana*, (So) *Sauromalus obesus*, (Sh) *Sauromalus hispidus*, (Sv) *Sauromalus varius*. La línea punteada horizontal muestra el límite del Coeficiente de Variación (CV) mayor al 5 % que fue considerado como variable.

Tabla 1. Análisis de correlación (r) y coeficientes de determinación (R^2) del efecto de la longitud hocico-cloaca (LHC) y peso de las hembras, sobre las características reproductoras tamaño de la nidada, masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo y sus coeficientes de variación en lagartijas de la familia Iguanidae. El asterisco indica una relación de tipo significativo.

Características reproductoras	Caracteres morfológicos de las hembras			
	LHC (mm)	Prueba	Peso (g)	Prueba
Tamaño de la nidada	$r = 0.369$ $R^2 = 0.136$	$F_{1,15} = 2.37$ $P = 0.144$	$r = 0.229$ $R^2 = 0.052$	$F_{1,15} = 0.83$ $P = 0.374$
Coefficiente de variación del tamaño de la nidada	$r = 0.360$ $R^2 = 0.129$	$F_{1,15} = 2.23$ $P = 0.155$	$r = 0.335$ $R^2 = 0.112$	$F_{1,15} = 1.89$ $P = 0.188$
Masa relativa de la nidada	$r = 0.519^*$ $R^2 = 0.269$	$F_{1,15} = 5.53$ $P = 0.032$	$r = 0.391$ $R^2 = 0.153$	$F_{1,15} = 2.71$ $P = 0.120$
Coefficiente de variación de la masa relativa de la nidada	$r = 0.456$ $R^2 = 0.208$	$F_{1,15} = 3.94$ $P = 0.065$	$r = 0.155$ $R^2 = 0.024$	$F_{1,15} = 0.37$ $P = 0.551$
Promedio del peso del huevo	$r = 0.048$ $R^2 = 0.002$	$F_{1,15} = 0.03$ $P = 0.853$	$r = 0.457$ $R^2 = 0.208$	$F_{1,15} = 3.96$ $P = 0.065$
Promedio del coeficiente de variación del peso del huevo	$r = 0.048$ $R^2 = 0.002$	$F_{1,15} = 0.03$ $P = 0.854$	$r = 0.185$ $R^2 = 0.034$	$F_{1,15} = 0.53$ $P = 0.476$
Promedio del tamaño del huevo	$r = 0.295$ $R = 0.087$	$F_{1,15} = 1.43$ $P = 0.249$	$r = 0.210$ $R = 0.044$	$F_{1,15} = 0.69$ $P = 0.418$

Análisis de la variación de las características reproductoras entre los distintos ambientes.- El ANDEVA que compara la variación de las características reproductoras por tipo de ambiente, mostró que la variación es estadísticamente diferente entre los distintos ambientes. La variación más alta fue observada en especies con distribución en ambientes tropicales húmedos, y la menor en especies con distribución en ambientes áridos desérticos (Tabla 2).

Tabla 2. Variación en las características reproductoras de iguánidos con distribución en ambientes tropicales húmedos, tropical seco y ambientes áridos desérticos. Los números entre paréntesis son el intervalo, arriba el promedio y abajo la desviación estándar. El asterisco indica diferencias significativas.

Coeficientes de variación de las características reproductoras	Tipo de ambiente			ANDEVA
	Tropical húmedo	Tropical seco	Árido desértico	
Coeficiente de variación del tamaño de la nidada	47.0 (21.2 - 69.9) ± 19.37	40.0 (28.8 - 53.8) ± 12.69	34.43 (24.9 - 66.7) ± 16.3	$F_{1,2} = 76.41^*$ $P = 0.000$
Coeficiente de variación de la masa relativa de la nidada	30.7 (19.0 - 42.8) ± 9.98	20.66 (17.3 - 22.5) ± 2.91	22.25 (9.5 - 28.6) ± 8.6	$F_{1,2} = 96.35^*$ $P = 0.000$
Coeficiente de variación del promedio del tamaño del huevo	11.1 (6.4 - 15.4) ± 4.51	7.6 (3.1 - 12.4) ± 4.65	15.15 (9.1 - 21.2) ± 8.6	$F_{1,2} = 77.02^*$ $P = 0.000$

Reconstrucción ancestral de las características reproductoras. Aunque el estadio ancestral sugiere nidadas de tamaño pequeño, como las observadas en *Dipsosaurus dorsalis* ($x= 5.6$ huevos); *I. iguana* de ambientes tropicales húmedos ($x= 32.86$ huevos) y *Ctenosaura similis* de ambientes tropicales secos ($x= 31.10$ huevos) tienen las nidadas más grandes de todos los iguánidos aquí examinados (Fig. 2A). Inesperadamente las iguanas de mayor tamaño como *Conolophus pallidus* (LHC= 440.0 mm) y *Cyclura c. cyclura* (LHC= 405.0 mm), tuvieron tamaños de nidada promedio de 10 y 8.75 huevos respectivamente. La mayor variación en la misma característica fue observada en *Ctenosaura hemilopha* (CV=66.7 %) de ambientes tropicales secos, *Cyclura ricordi* (CV=69.9 %) y *Cyclura carinata* (CV=68.6%) de ambientes tropicales húmedo) (Fig. 2B). La masa relativa de la nidada con el valor mas alto fue observada en *I. iguana* (Fig.3A) y la variación más grande en este mismo carácter fue en *Cyclura c. cyclura* (Fig.3B). Los valores más altos en el peso del huevo con una variación alta fueron, observados en *Cyclura stejnegeri* ($x= 115.0$ g, $82-159 \pm 39.66$, CV=34.4 %). Similarmente, los huevos más grandes los producen *Cyclura stejnegeri* ($x= 81.66$ mm, $70-95 \pm 12.58$, CV= 15.4 %) de ambientes tropicales húmedos; y *Amblyrhynchus cristatus* ($x= 90.33$ mm, $78-100 \pm 11.2$, CV=12.4) de ambientes tropicales secos (Fig. 4).

Discusión

Las relaciones entre el esfuerzo reproductor de las especies define las estrategias que presentan los organismos. Estas estrategias se ha propuesto que tienen una fuerte inercia filogenética o bien están en función de su ambiente (Vitt y Congdon 1978, Vitt y Price

1982, Dunham y Miles 1985, Dunham *et al.*1988). Nuestros datos revelan que existe variación en las características reproductoras de los iguánidos.

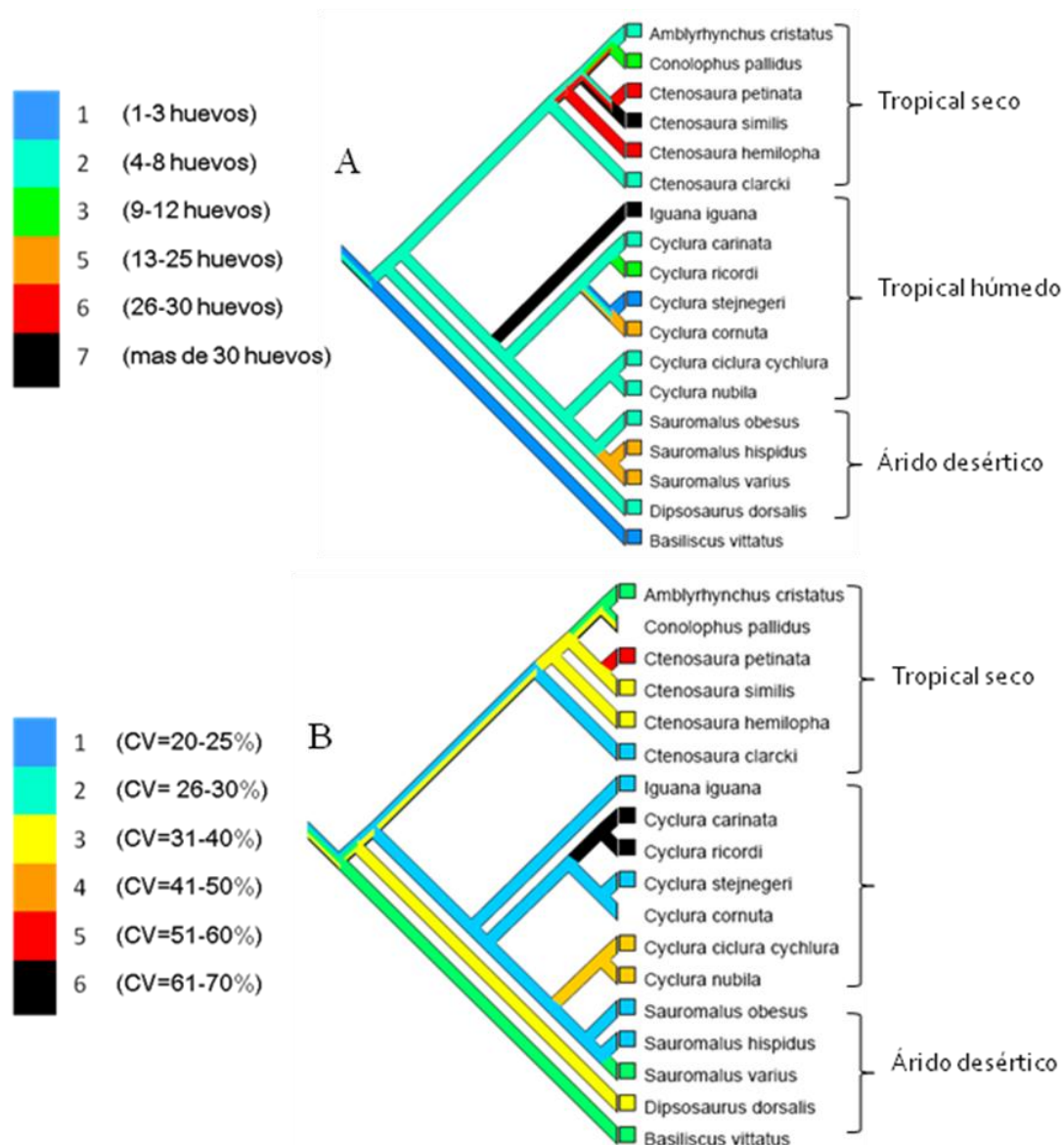


Fig. 2. A Reconstrucción de los estadios ancestrales en el tamaño de la nidada. **B** Reconstrucción del estadio ancestral de la variación del tamaño de la nidada.

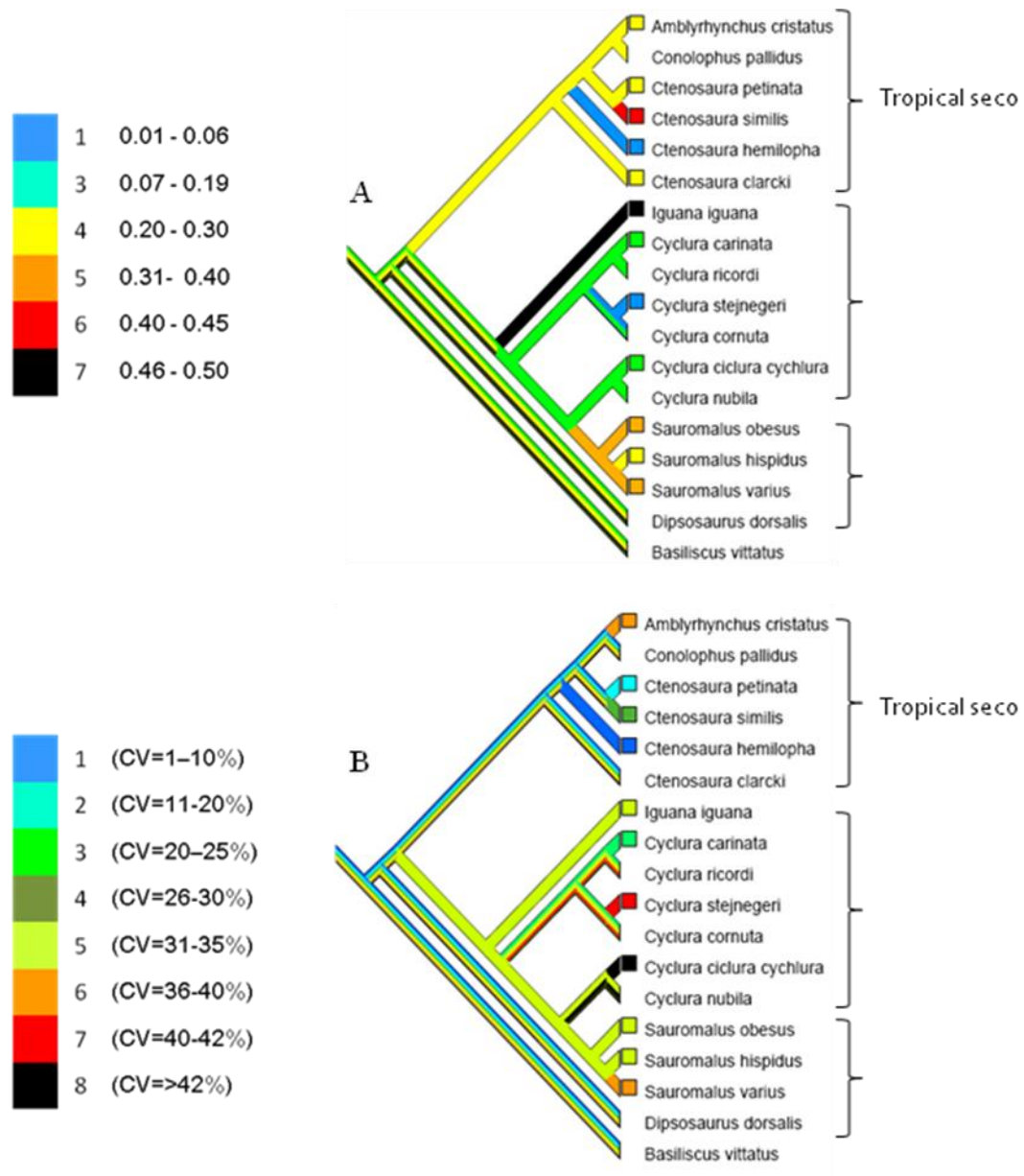


Fig. 3. **A** Reconstrucción de los estadios ancestrales en la Masa Relativa de la Nidada (MRN). **B** Reconstrucción de los estadios ancestrales en la Variación en la Masa Relativa de la Nidada.

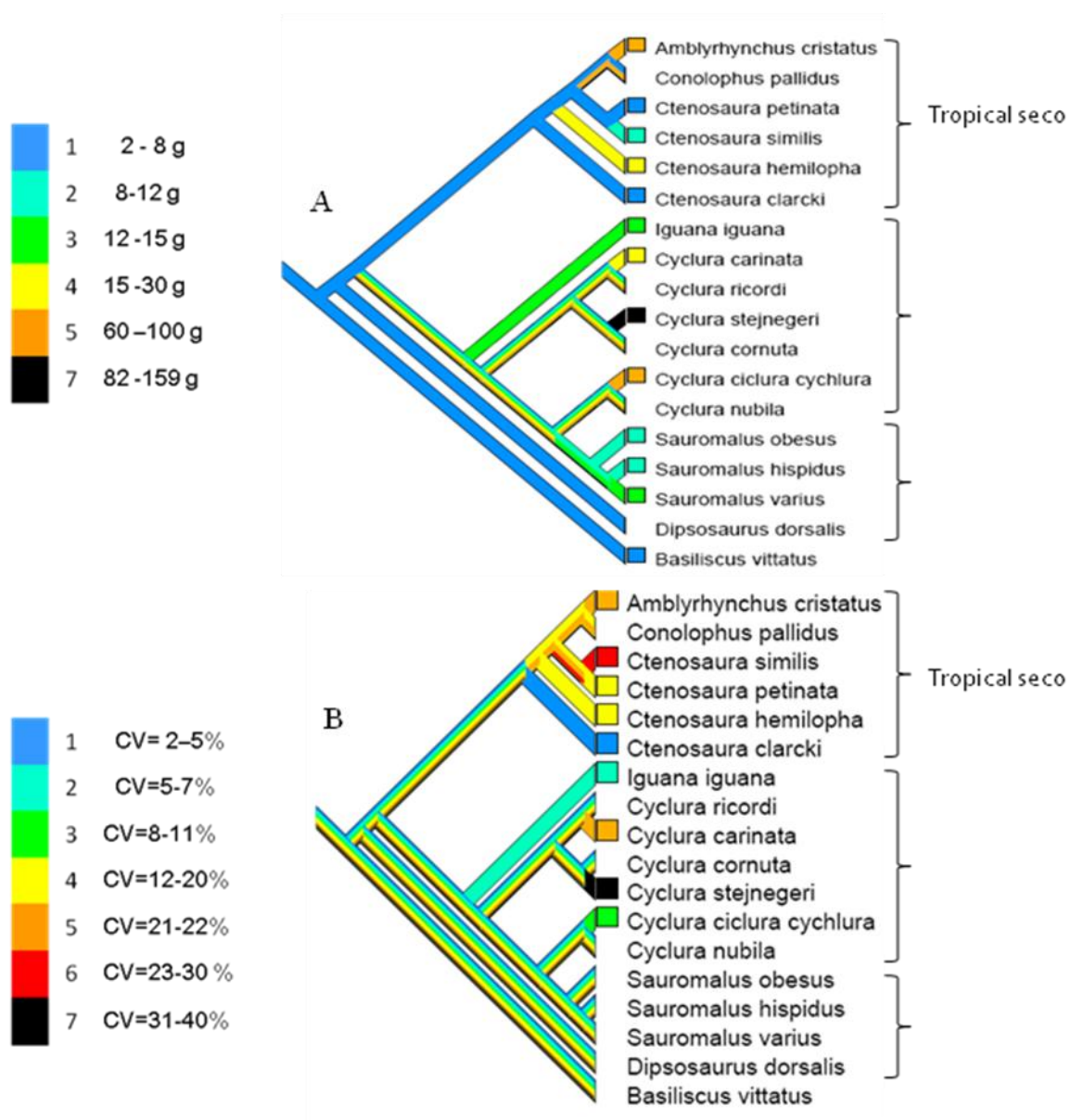


Fig. 4. A Reconstrucción de los estadios ancestrales en el peso del huevo. **B** Reconstrucción de los estadios ancestrales en la variación del peso del huevo.

El tamaño de la nidada de las especies, el peso y tamaño del huevo, y la variación en estos caracteres, no están correlacionados con la LHC, ni con el peso; excepto la masa relativa de la nidada, que mostró una relación significativa con la LHC promedio de las hembras. Inesperadamente, y a diferencia de lo aquí observado, poblaciones de *I. iguana* de Curaçao y Panamá, tienen un patrón con características reproductoras diferentes, donde existe una relación positiva entre el tamaño de la nidada, y el peso individual de los huevos con el peso de las hembras (Van Marken y Albers 1993).

Variaciones similares donde el tamaño de la puesta, masa total de huevos y MRN no se correlacionan con la LHC y peso de las hembras, han sido observadas previamente en otras lagartijas (*Sceloporus pyrocephalus* Ramírez-Bautista y Olvera-Becerril 2004). También hay casos donde la LHC no se correlaciona con el tamaño de puesta, pero si con la masa total de huevos (*S. horridus*, *S. spinosus* Valdéz-González y Ramírez-Bautista 2002, *S. gadoviae*, *S. jalapae* Ramírez-Bautista *et al.* 2005). Incluso hay especies donde la masa total de los huevos se correlaciona con la LHC, pero no hay correlación alguna con la MRN (*Aspidoscelis deppii*, *A. guttata* Mata-Silva y Ramírez-Bautista 2005).

Lo anterior es diferente de lo que ocurre en otras especies de tamaño relativamente pequeño (*Urosaurus bicarinatus* Ramírez-Bautista y Vitt 1998, *Lacerta agilis* Amat *et al.* 2000, *Cnemidophorus lineatissimus (sic)* Ramírez-Bautista *et al.* 2000, *C. communis (sic)* Ramírez-Bautista y Pardo de la Rosa 2002, *Podarcis hispanica* Galán 2003, *Sceloporus bicanthalis* Rodríguez-Romero *et al.* 2004, *Takydromus septentrionales*, Du *et al.* 2005, *Chameleo montium* Herrman y Herrman 2005), donde usualmente existe una relación positiva entre tamaño de puesta y MRN con la LHC de las hembras.

Esto sugiere que las variables de tipo morfológico, LHC y peso de las hembras, no determinan las características reproductoras y la subsecuente variación de todas las especies de la familia iguanidae.

En los análisis de la reconstrucción ancestral de las características reproductoras, *I. iguana* destaca entre las demás especies por su nidada de tamaño grande, y por el valor alto en la masa relativa de la nidada, pero no por su tamaño y peso. Las iguanas de mayor tamaño fueron *Conolophus pallidus* ($x= 440.0$ mm LHC, 10 huevos) y *Cyclura c. cyclura* ($x= 405.0$ mm LHC, 8.75 huevos) con tamaños de nidada relativamente pequeños, y las de mayor peso, *Cyclura stejnegeri* ($x= 4,516.0$ g), *Cyclura cornuta* ($x= 3,745.6$ g) y *Conolophus pallidus* ($x= 4,300.0$ g) (ver apéndice 1).

En consecuencia de lo anterior, la primer hipótesis de tipo morfológico (efecto del peso y tamaño de las hembras sobre las características reproductoras), solo podría explicar lo que ocurre en otras lagartijas de tamaño pequeño, incluyendo las de maduración temprana, y con tamaño de nidada fijo (Kratochvil y Frinta 2006), que tienen la necesidad de alcanzar la madurez en corto tiempo y dejar progenie en un período no mayor a un año y medio, pero no con las especies de la familia iguanidae.

Por otro lado y con el objeto de incrementar la precisión de trabajos futuros para reunir información más homogénea, se sugiere utilizar el efecto combinado de la LHC y peso de las hembras, por medio del índice de condición física ($CF= [\text{Peso total de la hembra/LHC}] \times 100$) de Nikolsky (1963). Este índice se ha utilizado ampliamente como un indicador del grado de bienestar de las hembras (Méndez-de la Cruz *et al.* 1992) y su uso contribuiría a resolver las diferencias observadas cuando se correlacionan en forma separada el peso y la LHC con las características reproductoras.

En especies grandes como las iguanas, que tienen dentro de su historia de vida varias características como ser, iteróparas, longevas y con maduración tardía, la hipótesis del efecto morfológico sobre las características reproductoras no tiene aplicación.

De acuerdo con Fitch (1985), el incremento en el tamaño de la nidada de lagartijas ocurre, cuando las especies de ambientes tropicales climáticamente estables, se establecen en ambientes estacionales más severos, como un mecanismo para compensar las pocas oportunidades de reproducción en estaciones favorables cortas. Sin embargo, en iguánidos los datos revelan un patrón inverso. *Ctenosaura similis* ($x = 31.1$ huevos) de ambientes subtropicales secos, tiene nidadas más grandes que *Ctenosaura pectinata* ($x = 28$ huevos), y ésta tiene a su vez, un tamaño de nidada más grande que *Ctenosaura hemilopha* ($x = 27.33$ huevos) de ambientes árido desérticos.

Para explicar este patrón, sugerimos que en iguánidos herbívoros de tamaño grande, los ambientes tropicales húmedos con abundancia de alimento por la disponibilidad de hojas, favorecen el desarrollo de nidadas grandes con huevos de tamaño variable. Por el contrario, en ambientes secos y áridos, el tamaño de cuerpo y nidada se reducen, como ha sido observado en otros organismos escamados como *S. virgatus* (Abell 1999) y en los iguánidos *Ctenosaura clarki* e *I. iguana* de Curacao (Van Marken y Albers 1993).

En especies insulares el patrón es diferente; aquí se ha observado que ocurre una reducción en el tamaño de puesta y un incremento en el tamaño relativo de huevos y crías (Fitch 1985). Esto permite explicar el tamaño relativamente pequeño de las nidadas de *Amblyrhynchus cristatus*, *Conolophus pallidus*, *Cyclura carinata*, *Cyclura ricordi*, *Cyclura c. cyclura*, *Cyclura nubila*, *Cyclura cornuta*, y *Cyclura stejnegeri*, que no tienen relación positiva significativa alguna, cuando se comparan con el peso y tamaño de las hembras. Los incrementos en la masa y tamaño de cuerpo de estas iguanas, se pueden explicar por una

asociación muy consistente y bien documentada, entre la herbivoría y el desarrollo de cuerpos de tamaño grande (Sokol, 1967, Pough 1973, Frost y Etheridge 1989, Cooper y Vitt 2002). Para obtener energía de las plantas, las iguanas han desarrollado tractos digestivos largos con modificaciones cólicas en forma de válvulas, que sirven de refugio a simbiontes lignocelulócicos (bacterias y nematodos). Esta biota fermenta el alimento y aporta energía a las iguanas, gracias a la temperatura que es captada por cuerpos grandes a partir de la radiación solar, lo que se traduce en una reducción de la depredación de los adultos. Bajo este escenario, no existe una relación entre las características reproductoras y la morfología del cuerpo, porque los dos componentes han evolucionado por vías completamente diferentes. La primera es que el tamaño de la nidada se ha reducido como consecuencia del incremento en el tamaño del huevo dentro de un típico *trade-off* (Schwarzkopf 1994), y el peso y tamaño de las hembras se ha incrementado, para hacer más eficiente la obtención de energía a partir de materia vegetal (Throckmorton 1973). Lo anterior permite comprender porque en nuestros resultados, no se encontraron relaciones significativas entre el tamaño de la nidada, el peso y tamaño de los huevos cuando se hicieron las comparaciones con la morfología de las hembras. Los tamaños de nidada relativamente altos de los *Sauromalus varius* (23.4 huevos $16-32 \pm 6.69$ CV=28.6 %) de zonas de áridos desérticas se pueden explicar por su fisiología. De acuerdo con Rupper (1980) los *Sauromalus* pueden sobrevivir con una dieta de insectos porque tienen una eficiencia en la asimilación del 60.0 % la cual es comparable a lagartijas como *Crotaphytus collaris*.

Todos estos elementos son evidencias que respaldan la validez de la segunda hipótesis, que tienen un enfoque de carácter ambiental (la variación es producida por las condiciones del ambiente local donde se desarrollan las especies), con aplicaciones para

comprender mejor la variación en las características reproductoras, incluyendo a lagartijas semélparas de vida corta y longevas iteróparas como las iguanas.

A diferencia de lo esperado (Dunham y Miles 1985, Ballinger 1983) donde la filogenia tiene una fuerte inercia, y especies cercanas comparten similitudes en las características reproductoras, los análisis del estado ancestral de las características reproductoras de las iguanas revelan variación sin un patrón filogenético reconocible. Ninguna de las características reproductoras sigue un patrón de parsimonia, y nuevamente destaca el tamaño de la nidada y masa relativa de la nidada de las iguanas tropicales *I. iguana*. Explicaciones parciales con valor bajo del efecto de la filogenia, sobre la variación de las características reproductoras, también han sido observadas en lagartijas de zonas áridas y semiáridas de Australia (Henle 1991). Esto revela que si bien es cierto que la filogenia contribuye a definir las características reproductoras de las especies, el factor ambiental tiene una función importante para moldear las respuestas y permitir la sobrevivencia.

En consecuencia de lo anterior, los tiempos de divergencia han trascendido y lo que mejor define las características reproductoras de los iguánidos es la historia filogenética en interacción con el ambiente como ha sido sugerido previamente (Henle 1991). Esto da soporte para validar la tercera de las hipótesis planteadas al inicio de este trabajo.

El tamaño grande de la nidada y el tamaño grande de la MRN en *I. iguana*, se pueden explicar por sus hábitos más arborícolas, en comparación con las otras especies de iguánidos. De acuerdo con Henle (1991), el microhábitat arborícola, un tanto diferente del resto de los demás iguánidos (saxícolas y rupícolas); y la enorme disponibilidad de alimento para unas iguanas herbívoras, permite destinar mucha de la energía a la

reproducción que se traduce en altos valores de tamaño de nidada y obviamente, altos valores de MRN (Seigel y Fitch 1985, Du 2006).

A manera de síntesis, en zonas tropicales húmedas donde usualmente el alimento es abundante, la producción de huevos y camadas grandes y la subsecuente variación se ve favorecida (Seigel y Fitch 1985, Du 2006). Por el contrario, en zonas áridas desérticas, la poca disponibilidad de alimento es el factor que induce mayor eficiencia en la inversión de la masa relativa de la nidada, y entonces el tamaño de la camada se reduce (Clifford y Anderson 2001, Bolton *et al.* 1992). La correlación que existe entre nidadas grandes con huevos de tamaño y peso variable, que regularmente ocurre en iguanas de ambientes tropicales, en este trabajo es interpretada como un fenómeno de plasticidad, que ha permitido a las iguanas sobrevivir en diversos ambientes. El objetivo de esa variación, parece producir varios fenotipos a través de la asignación de diferentes cantidades de vitelo a cada huevo. Nosotros por ahora no tenemos datos de crías de las 17 especies de iguanas, sin embargo, el efecto del peso y tamaño del huevo, sobre el fenotipo y sobrevivencia de las crías, ha sido mostrado en varias especies de reptiles (Castilla y Bauwens 2000, Ji y Brana 2000, Olsson y Madsen 2001, Charnov 2002, Nelson *et al.* 2004, Roosenburg y Dennis 2005).

Los iguánidos, típicamente iteróparos, tienen varias oportunidades para dejar progenie a lo largo de su vida, mientras que las especies semélparas, canalizan la mayor cantidad de energía a la reproducción en el menor tiempo posible. En consecuencia, esta relación, es la que establece asociaciones de tipo alométrico entre la morfometría del cuerpo y las características reproductoras, en lagartijas de vida corta y tamaño pequeño (Shine 1992). La variación es un patrón común en iguánidos, existen básicamente dos formas de inversión reproductiva. Una muy variable que se conserva en especies de

ambientes tropicales, y otra con menor variación, que ocurre en especies de ambientes áridos y condiciones extremas.

Agradecimientos

Al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, México, por permitir y apoyar el desarrollo de este proyecto durante mi estancia como parte de los estudios de doctorado. Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales curador de la Colección Nacional del Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM por autorizar la revisión de los ejemplares de *Ctenosaura* bajo su custodia.

Referencias

- Abell, A. J. 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. — *Journal of Herpetology* 33:173-180.
- Adolph, S. C., Porter, W. P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. — *American Naturalist* 142:273-295.
- Amat, F., Llorente, G. A., Carretero, M. A. 2000. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. — *Amphibia-Reptilia* 21: 463-476
- Barbault, R. 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-story strategies. — *Evolutionary Biology* 22: 261-286.
- Ballinger, R. E. 1983. Life-history variations. En Huey, R. B., Pianka, E. R. and Schoener, T. W. (Eds.) *Lizard ecology: Studies of a model organism*. pp. 241-260. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Bolton, M., Houston, D., y Monaghan, P. 1992. Nutritional constraints on egg formation in the lesser black-backed gull: an experimental study. — *Journal of Animal Ecology* 61: 521–532.
- Case, T. J. 1982. Ecology and evolution of the insular gigantic chuckawallas, *Sauromalus hispidus* and *Sauromalus varius*. Pages 184-212. en G.M. Burghardt, and A.S. Rand, editors, *Iguanas of the world: Their behavior, ecology, and conservation*. Noyes Publications, New Jersey, USA.
- Castilla, A.M., y Bauwens, D. 2000. Reproductive characteristics of the island lacertid lizard *Podarcis lilfordi*. — *Journal of Herpetology* 34: 390-396.
- Castro, C. S., y Duval, J. 1979. Reproducción en cautividad de iguanas del género *Cyclura*. — *Zoodom* 3: 12-18.
- Charnov, E. L. 2005. Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span. — *Evolutionary Ecology Research* 7: 1221-1222.
- Charnov, E. L., Warne, R. y Moses, M. 2007. Lifetime reproductive effort. — *American Naturalist* 170: E129-E142.
- Cooper, W.E., y Vitt, L.J. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. — *Journal of Zoology* 257:487–517.
- 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.
- Clifford, L. D., y Anderson, D. J. 2001. Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca booby. — *Journal of Animal Ecology* 70: 539–545.
- Du, W. G. 2006. Phenotypic plasticity in reproductive traits induced by food availability in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. — *Oikos* 112: 363-369,

- Du W., Ji X., Zhang Y., Xu X., y Shine R. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionales*, Lacertidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 443–453.
- Dunham, A. E., y Miles, D. B. 1985. Patterns of covariation in life-story traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. — *American Naturalist* 126: 231-257.
- Dunham, A. E., Miles, D. B., y Reznick, D. N. 1988. Life story patterns in squamate reptiles. In Gans C. y Huey, R. B. (Eds.): *Biology of the Reptilia*, Vol. 16: Ecology B. Defense and life history, pp. 441-52. A. R. Liss, New York.
- Dunham, A.E., Grant, B.W., y Overall. K. L. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. — *Physiological Zoology* 620: 335-355.
- Ehrig, R. W. 1993. The captive husbandry and propagation of the Cuban Rock iguana *Cyclura nubila*. Part. 4. Breeding. — *Iguana Times* 2: 10-13.
- Etheridge, R., y K. de Queiroz .1988. A phylogeny of iguanidae. In R. Estes y G. Pregill (eds.): *Proceedings of a symposium on the phylogeny relationships of the lizard families*. Stanford Univ. Press.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. — *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication* 52:
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World Reptiles. — *Miscellaneous Publication University of Kansas Museum of Natural History* 76: 1-75.

- Frost, D. R., y Etheridge, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). — *Miscellaneous Publication University of Kansas Museum of Natural History* 81: 1-65.
- Galán, P. 2003. Reproductive characteristics of an insular population of the lizard *Podarcis hispanica* from northwestern Spain (Cíes Islands, Galicia). — *Copeia* 2003: 657-665.
- Henle, K. 1991. Life history patterns in lizards of the arid and semiarid zone of Australia. — *Oecologia* 88: 347-358.
- Herrman, P. A., y Herrman, H.W. 2005. Egg and clutch characteristics of the mountain chameleon, *Chameleo montium*, in southwestern Cameroon. — *Journal of Herpetology* 39: 154-157.
- Hollingsworth, B.D. 2004. The Evolution of Iguanas: An overview of relationships and a checklist of species. In Alberts, A.C., Carter, R. L., Hayes, W. K., y Martins, E. P. (Eds.): *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley. Pp. 19-44.
- Ji, X. A., y F. Brana. 2000. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall Lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of northern Spain. — *Journal of Herpetology* 34:54-60.
- Knapp, C., y Shedd, J. G. 2003. Andros iguana (*Cyclura cyclura cyclura*) and Exuma Islands iguana (*C. cyclura figginsi*). — *Iguana Specialist Group Newsletter* 6:23-29.
- Köhler, G., Schroth, W. y Streit, B. 2000. Systematics of the *Ctenosaura* group of lizards (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 21: 177-191
- Kratochvíl, L. T., y Frynta D. 2006. Body-size effect on egg size in Eublepharid geckos

- (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. — *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 527–532.
- Ji, X. A., y Brana, F. 2000. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the Wall Lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of northern Spain. — *Journal of Herpetology* 34: 54-60.
- Maddison, W. P., y Maddison, D.R. 2008. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5 <http://mesquiteproject.org>.
- Mata Mata-Silva, V., y Ramírez-Bautista. A. 2005. Reproductive characteristics of two syntopic, widely foraging lizards, *Aspidoscelis deppii* and *Aspidoscelis guttata* from Oaxaca. — *Southwestern Naturalist* 50:262-267.
- Méndez-de la Cruz F. R., Casas-Andreu, G., y Villagrán, S. M. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. — *Southwestern Naturalist* 37: 349-355.
- Nelson, N. J., Thompson, M. B., Pledger, S., Keall, S. N., y Daugherty, C. H. 2004. Egg mass determines hatchling size, and incubation temperature influences post-hatching growth, of tuatara *Sphenodon punctatus*. — *Journal of Zoology, London* 263: 77-87.
- Niewiarowski, P. H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. En Vitt, L. J. y Pianka, E. R. (Eds.) *Lizard ecology, historical and experimental perspectives*, pp. 31-49. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Nikolsky, G. U. 1963. *The ecology of fishes* (traducido del Ruso por L. Birkett). Academic Press, NY.
- Norris, K. S. 1953. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. — *Ecology* 34:265-287.

- Olsson M., y Madsen T. 2001. Between-year variation in determinants of offspring survival in the Sand Lizard, *Lacerta agilis*. — *Functional Ecology* 15: 443–450.
- Pough, F.H. 1973. Lizard energetics and diet. — *Ecology* 54: 837–844.
- Ramírez-Bautista, A., Balderas-Valdivia, C., y Vitt, L. J. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. — *Copeia* 2000:712-722.
- Ramírez-Bautista, A., y Olvera-Becerril, V. 2004. Reproduction in the Boulder spiny lizards, *Sceloporus pyrocephalus* (Sauria:Phrynosomatidae), from a tropical dry forest of México. — *Journal of Herpetology* 38:225-231.
- Ramírez-Bautista, A., Ortiz-Cruz, A. L., del Coro, A. Ma., y Campos, J. 2005. Reproductive characteristics of two syntopic lizards species, *Sceloporus gadoviae* and *Sceloporus jalapae* (Squamata:Phrynosomatidae), from Tehuacán Valley, Puebla, México. — *Western North American Naturalist* 65:202-209.
- Ramírez-Bautista, A., y Pardo de la Rosa, D. 2002. Reproductive cycle and characteristics of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, México. — *Southwestern Naturalist* 47:205-214.
- Ramírez-Bautista, A., y Vitt, L. J. 1998. Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria:Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of Mexico. — *Southwestern Naturalist* 43:381-390.
- Rodríguez-Romero, F., Méndez de la Cruz, F. R., García-Collazo, R., y Villagrán-Santa Cruz. M. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. — *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 85: 181-188.

- Rodríguez-Romero, F., Smith, G. R., Cuellar, O. y Méndez de la Cruz, F. R. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. — *Journal of Herpetology* 38:438-443.
- Rupper, R. M. 1980. Comparative assimilation efficiencies of two lizards. — *Comparative Biochemistry Physiology A* 67: 491-496.
- Schwarzkopf, L. 1994. Measuring trade-off: a review of studies of cost of reproduction in lizards. En Vitt, L. J. y Pianka, E. R. (Eds.) *Lizard ecology, historical and experimental perspectives*, pp. 7-29. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Seigel, R. A., y Fitch. H. S. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment.— *Journal Animal Ecology* 54: 497-505.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized?. — *Evolution* 46: 828-833.
- Sokol, O.M. 1967. Herbivory in lizards. — *Evolution* 21:192–194.
- Throckmorton, G. S. 1973. Digestive efficiency in the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. — *Copeia* 1973:431-435.
- Valdéz-González M., y Ramírez-Bautista A. 2002. Reproductive Characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Mexico. — *Journal of Herpetology* 36:36-43
- Van Marker L. W. D., y Albers, K. B. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. — *Copeia* 1993:790-798.
- Vitt, L. J. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: The significance of lineage and adaptation. En Hamlet, W. C. (Ed.) *Reproductive biology of South American vertebrates*, pp. 135-149. Springer-Verlag, New York.

- Vitt, L. J., y Congdon, J. D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. — *American Naturalist* 112: 595-608.
- Vitt L. J., y Price, H. J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. — *Herpetologica* 38: 237-255.
- Wiewandt, T. A. 1977. Ecology, behavior, and management of the Mona Island ground iguana, *Cyclura stejnegeri*. Ph. D. Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pages 119-141. *En* G.M. Burghardt, and A.S. Rand, editors, Iguanas of the world: Their behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, New Jersey, USA.
- Zar, J. H. 1999. *Bioestatistical Analysis*. 4th edn. Prentice Hall, Inc, Upper Saddle River, NJ.

CONCLUSIONES GENERALES

1. Existe una variación notable en las características reproductoras de las iguanas
2. La variación no está asociada al tamaño de cuerpo ni al peso de las hembras como normalmente ocurre en lagartijas de tamaño pequeño.
3. Cuando se investigan las características reproductoras de organismos de tamaño y peso grande, adicionados a una longevidad prolongada, los patrones morfométricos típicos no tienen validez.
4. La hipótesis de tipo morfométrico, que predice variación en los caracteres tamaño y masa relativa de la nidada, peso y tamaño del huevo en función del peso y tamaño de las hembras, solo puede explicar lo que ocurre en lagartijas de tamaño pequeño, incluyendo las de maduración temprana, y con tamaño de nidada fijo. Sin embargo, no es aplicable a las especies de tamaño de cuerpo grande y longevidad prolongada como las iguanas.
5. La hipótesis que predice variación debido a las condiciones del ambiente local donde se desarrollan las especies, explica parcialmente las características reproductoras de las iguanas.
6. La hipótesis que predice, la interacción de la filogenia con el ambiente como factores que determinan la variación, es la que mejor explica las variaciones en las características reproductoras de las iguanas.
7. La variación en las características reproductoras es un patrón común en iguánidos, y existen básicamente dos formas de inversión reproductora. Una muy variable que se presenta en especies de ambientes tropicales húmedos, y otra con menor variación, que ocurre en especies de ambientes áridos y condiciones extremas.
8. La explicación a las variaciones de las características reproductoras de los reptiles en general, es un tema que aun requiere de mayor número de estudios, pero la construcción de una teoría general está en proceso.

Apéndice 1. Variación en las características reproductoras en varias especies de lagartijas de la familia Iguanidae. Los números entre paréntesis son el intervalo, arriba el promedio y abajo la desviación estándar, CV es el coeficiente de variación.

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>Amblyrhynchus cristatus</i> n = 18	Islas Galápagos Ambiente Tropical seco	279.0	1,370.0	2.6 (2-4) ± 0.75 CV= 28.8 %	0.18 (0.13-0.20) ± 0.04 CV= 22.2 %	98.6 (79-121) ± 21.12 CV=21.4 %	90.33 (78-100) ± 11.2 CV= 12.4 %	21.8 (18.8-24.1) ± 2.7 CV= 12.3 %	Wiewandt (1982)
<i>Conolophus pallidus</i> n= 5	Isla Santa Fe, Galapagos Ambiente Tropical seco	440.0	4,300.00	10	?	?	?	?	
<i>Ctenosaura clarki</i> n = 9	Michoacán Ambiente árido y desierto	126.58 (98.0-142.0) ±13.42	70.78 (34.20-90.0) ± 19.14	8.5 (7-10) ± 2.12 CV= 24.9 %	0.24	2.45 (2.3-2.5) ± 0.07 CV=2.8 %	23.37 (13.4-25.6) ± 4.47 CV=19.1 %	3.05 (0.71-4.28) ± 1.11 CV= 36.3 %	Este estudio

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>Ctenosaura hemilopha</i> n = 6	Baja California Ambiente árido y desierto	219.33 (198.0-260.0) ± 22.51	375.0 (250.0-600.0) ± 144.04	27.33 (11-47) ± 18.23 CV= 66.7 %	0.21 (0.19-0.23) ± 0.02 CV= 9.5 %	2.37 (1.63-3.38) ± 0.43 CV= 18.1 %	21.22 (10.0-28.98) ± 4.50 CV= 21.2 %	2.69 (0.55-5.47) ± 1.12 CV= 41.6 %	Este estudio
<i>Ctenosaura pectinata</i> n = 28	Sur de Morelos Ambiente tropical seco	238.7 (217.0-260.0) ± 13.59	482.0 (335.0-630.0) ± 93.99	28 (20-35) ± 15.08 CV= 53.8 %	0.23 (0.18-0.28) ± 0.04 CV= 17.3 %	3.92 (2.90-5.0) ± 0.73 CV= 18.6 %	26.30 (25.0-27.0) ± 0.82 CV= 3.1 %	2.29 (2.22-2.35) ± 0.07 CV= 3.2 %	Este estudio
<i>Ctenosaura similis</i> n = 10	Yucatán Ambiente tropical seco	289.39 (240.0-340.0) ± 23.54	795.13 (311.0-1198.5) ± 242.8	31.10 (12-52) ± 11.69 CV= 37.5 %	0.40 (0.23 - 0.56) ± 0.09, CV= 22.5 %	7.72 (3.7-15.60) ± 1.79, CV= 23.1 %	30.92 (18.06 - 40.54) ± 2.26, CV= 7.3 %	2.28 (2.22- 2.35) ± 0.073 CV= 3.2 %	Este estudio

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>Cyclura carinata</i> n=11	Islas Caicos <i>Ambiente selva tropical</i>	225.0	605.3 (205-1,135) ± 478.2	5.1 (2-9) ± 3.5 CV= 68.6 %	0.21 (0.16-0.25) ± 0.04 CV=19.0 %	25.0 (19-30) ± 5.5 CV=22.0 %	52.0 (46-58) ± 6.0 CV= 11.5 %	44.87 (20.20-88.33) ± 37.74 CV= 84.1 %	Wiewandt (1982)
<i>Cyclura ricordi</i> n=8	República Dominicana <i>Ambiente selva tropical</i>	?	1,275.0 (908-1634) ± 363.08	10.2 (4-18) ± 7.13 CV=69.9 %	?	?	?	?	Castro and Duval (1979)
<i>Cyclura c. cyclura</i> n=4	Isla Andros, Oeste de Bahamas <i>Ambiente selva tropical</i>	405.0 (333.0-477.0) ±101.82	2,805.0 (1160-4450) ± 2326.3	8.75 (4-15) ± 4.2 CV= 48.0 %	0.21 (0.08-0.37) ± 0.09 CV= 42.8 %	68.69 (60-85) ± 8.01 CV=11.6 %	73.01 (65.9-79.4) ± 4.68 CV= 6.4 %	61.34 (43.75-80.65) ± 10.74 CV= 17.5 %	Knapp and Shedd (2003)

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>Cyclura nubila</i> n=2	Cuba <i>Ambiente selva tropical</i>	?	?	8.12 (3-13) ± 3.87 CV= 47.6 %	?	?	?	?	Ehrig (1993)
<i>Cyclura cornuta</i> n=6	República Dominicana <i>Ambiente selva tropical</i>	?	3,745.6 (2,951-4767) ± 928.97	15.76 (8-24) ± 8.01 CV=50.8 %	?	?	?	?	Castro and Duval (1979), Wiewandt (1977).
<i>Cyclura stejnegeri</i> n=9 + de 40 años	Isla Mona, Mar Caribe <i>Ambiente selva tropical</i>	?	4,516.0 (3,400-5,400) ± 1,020.21	2.4 (2-3) ± 0.51 CV= 21.2 %	0.06 (0.04-0.08) ± 0.02 CV=33.3 %	115.0 (82-159) ± 39.66 CV=34.4 %	81.66 (70-95) ± 12.58 CV=15.4 %	122.45 (74.0-184.6) ± 56.57 CV=46.1 %	Wiewandt (1982)

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> n=4	Baja California Ambiente árido y desierto	123.0	70	5.6 (3-8) ± 1.99 CV= 35.5 %	?	?	?	?	Norris (1953)
<i>Iguana iguana</i> n=14	Costa de Michoacán Ambiente Selva tropical	360.35 (320-395) ± 20.23	1156.65 (935-1515) ± 170.29	32.86 (21-50) ± 7.52 CV= 22.9 %	0.46 (0.24-0.63) ± 0.12 CV= 27.7 %	15.7 (14-17.45) ± 0.93 CV= 5.9 %	39.35 (37.1-47.0) ± 2.57 CV=6.5 %	?	Este estudio
<i>Sauromalus obsesus</i> n= 3	Baja California Ambiente árido y desierto	160.55 (130-198) ± 16.22	180.0	8.59 (6-13) ± 2.15 CV= 25.0 %	0.38 (0.26-0.57) ± 0.09 CV=25.0 %	8	25	15	Case (1982)
<i>Sauromalus hispidus</i>	Isla Angel de la Guarda,	279.0 (240-300)	900.00	22.2 (14-30)	0.24 (0.15-0.33)	10	25	24	Case (1982)

Características Reproductoras de las especies

Especies	Localidad y tipo de ambiente donde se desarrollan	LHC (mm)	Peso (g)	Promedio del tamaño de la nidada (número de huevos producidos)	Masa relativa de la nidada	Promedio del peso del huevo (g)	Promedio del tamaño del huevo (mm)	Promedio del volumen del huevo cm ³	Fuente
<i>n= 6</i>	Golfo de Baja California <i>Ambiente árido y desierto</i>	± 24.459		± 5.76 CV=25.9 %	± 0.06 CV=25.9 %				
<i>Sauromalus varius</i> <i>n= 5</i>	Isla San Esteban, Golfo de California <i>Ambiente árido y desierto</i>	293.6 (285-300) ± 6.5	1,200	23.4 (16-32) ± 6.69 CV=28.6 %	0.35 (0.24-0.48) ± 0.10 CV=28.6 %	18	40	28	Case (1982)

Apéndice II. Matriz de datos para la reconstrucción de los estados ancestrales de las características reproductoras de diecisiete especies de Iguánidos. *Basiliscus vittatus* es el grupo externo.

	LHC	Peso	Tamaño de la nidada	Variación en el tamaño nidada	Masa relativa de la nidada	Variación en la masa relativa de la nidada	Peso del huevo	Variación en el peso huevo	Longitud del huevo	Variación en la longitud del Huevo	Volumen del huevo	Variación en el volumen del huevo
<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	4	4	2	2	4	6	5	9	5	2	2	4
<i>Conolophus pallidus</i>	6	7	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ctenosaura clarcki</i>	1	1	2	1	4	?	1	1	3	7	1	4
<i>Ctenosaura hemilopha</i>	1	6	6	3	1	1	4	3	8	1	5	3
<i>Ctenosaura similis</i>	2	2	7	3	6	4	2	6	4	3	1	1
<i>Cyclura carinata</i>	3	2	2	6	3	3	4	5	7	5	3	8
<i>Cyclura ricordi</i>	?	3	3	6	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cyclura ciclura cyclura</i>	6	5	2	4	3	8	5	3	8	3	4	3
<i>Cyclura nubila</i>	?	?	2	4	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cyclura cornuta</i>	6	4	5	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cyclura stejnegeri</i>	?	7	1	1	1	7	7	7	9	6	8	6
<i>Ctenosaura petinata</i>	3	1	6	5	4	2	1	4	4	2	1	1
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	1	1	2	3	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Iguana iguana</i>	5	3	7	1	7	5	3	2	5	3	?	?
<i>Sauromalus obesus</i>	2	1	2	1	5	5	2	?	3	?	2	?
<i>Sauromalus hispidus</i>	4	2	5	1	4	5	2	?	3	?	2	?
<i>Sauromalus varius</i>	4	3	5	2	5	6	3	?	5	?	2	?
<i>Basiliscus vittatus</i>	1	?	1	2	?	?	1	?	1	1	1	1

Árbol de relaciones filogenéticas entre géneros de iguanas de acuerdo con Hollingsworth, B.D. 2004:

(((((Amblyrhynchus_cristatus,Conolophus_pallidus),(Ctenosaura_similis,Ctenosaura_petinata)),Ctenosaura_hemilopha),Ctenosaura_clarcki),(Iguana_iguana,(((Cyclura_ricordi,Cyclura_carinata),(Cyclura_cornuta,Cyclura_stejnegeri)),((Cyclura_ciclura_cyclura,Cyclura_nubila),(Sauromalus_obesus,(Sauromalus_hispidus,Sauromalus_varius))))),Dipsosaurus_dorsalis),Basiliscus_vittatus).

Apéndice III. Ilustraciones de las distintas especies que se utilizaron en este trabajo



Amblyrhynchus cristatus

<http://bss.sfsu.edu/holzman/courses/fall99/projects/miguana.htm>



Conolophus pallidus

<http://www.biopix.dk/Photo.asp?Language=es&PhotoId=76847>



Ctenosaura clarki

<http://www.reptarium.cz/en/photogallery/18001>



Ctenosaura hemilopha

www.westcoastiguana.com/images/hemolopharock.jpg



Ctenosaura similis
www.naturephoto-cz.eu/pic/sevcik/ctenosaura-s



Cyclura carinata
www.arkive.org › [Reptiles](#)



Cyclura ricordi
www.conectate.com.do/articulo/...cyclura-ricordi.../14451



Cyclura cichlura cichlura,
www.arkive.org › [Reptiles](#)



Cyclura nubila
www.en.wikipedia.org/wiki/Cyclura_nubila



Cyclura cornuta
webs.uvigo.es/lnavarro/adulfaro.jpg



Cyclura stejnegeri
http://species.wikimedia.org/wiki/Cyclura_stejnegeri



Ctenosaura pectinata
Foto de Carlos A. Montalban Huidobro Tlaltizapan



Dipsosaurus dorsalis

<http://www.wildherps.com/species/D.dorsalis.html#dorsalis>



Iguana iguana

http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/15/Iguana_iguana_colombia3.jpg



Sauromalus obesus
www.richard-seaman.com/Reptiles/Usa/Nevada/Va...



Sauromalus hispidus
http://www.bebesaurus.com/galerie_photos/sauromalus_hispidus-c-3_45.html?language=en



Sauromalus varius

Foto de [John Kipping](#)

http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0091+3183+0936+0035



Basiliscus vittatus

www.vivanatura.org/Basiliscus_vittatus_3.jpg