



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---



**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA**

**EVOLUCIÓN DE LOS ATRIBUTOS  
DE HISTORIA DE VIDA DE LA  
FAMILIA COLUBRIDAE  
(SQUAMATA)**

**TESIS**

Que para obtener el título de

**BIÓLOGO**

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

César Omar Verano Gallegos

**DIRECTOR DE TESIS**

Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza





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.

## **DEDICATORIAS.**

Este trabajo de investigación se lo dedico a las personas que siempre me han apoyado y me han orientado a ser una mejor persona, mi familia.

A la UNAM, por darme las herramientas para poder llegar hasta donde hoy me encuentro.

A la FES-I un lugar donde encontré personas maravillosas que me llevo en el corazón.

A todos los profesores que en su determinado momento me han brindado su apoyo, su paciencia y su comprensión.

## **AGRADECIMIENTOS.**

Siempre hay que agradecer a las personas que están contigo en los buenos y en los malos momentos de la vida, mi familia, quiero agradecer principalmente a mis padres, María Patricia Gallegos Barrientos y J. Guadalupe Verano Montaña quienes a pesar de todo me han dado lo mejor para poder ser una mejor persona. También a mis hermanas Angelica y Karla que siempre me apoyan en todo, a pesar de que a veces nos enojamos siempre tratamos de divertirnos entre los tres.

A mis tres perros Quetzal, George y Molly que siempre están alegrando mis días y aunque no pueden hablar sé que ellos sienten lo mucho que los quiero.

Al Dr. Hibraim que me abrió las puertas del laboratorio y me dio su apoyo y me ha enseñado muchas cosas, además de ser una persona a quien respeto y admiro mucho.

A todos los compañeros del laboratorio de Ecología Evolutiva de Anfibios y Reptiles de quienes también he aprendido grandes cosas.

A mis amigos de la FES Diana, Freddy, Vania, Raúl, Brando, Erandi, Ceci, Paola, Valeria, Jimena que siempre estuvieron en los buenos y malos momentos de la carrera, además de que sin su apoyo no lo hubiera logrado.

A mis amigos de la Facultad de Ciencias Iván, Sofía Brenda, Omar que a pesar de que no tome clases con todos se han convertido en unos buenos amigos en muy poco tiempo.

También a mis sinodales la Dra. Monserrat Suárez, la Dra. Sandra Arias, el Dr. Diego Chaparro y el Mtro. Felipe Correa que fueron parte importante para lograr un buen trabajo.

*It can't rain all the time.*

*"The Crow".*

## ÍNDICE.

<b>RESUMEN.</b> -----	<b>5</b>
<b>INTRODUCCIÓN.</b> -----	<b>6</b>
<b>OBJETIVOS.</b> -----	<b>10</b>
<b>HIPOTESIS.</b> -----	<b>11</b>
<b>MATERIALES Y METODOS.</b> -----	<b>12</b>
<b>RESULTADOS.</b> -----	<b>15</b>
<b>DISCUSIÓN.</b> -----	<b>26</b>
<b>COCLUSIÓN.</b> -----	<b>31</b>
<b>LITERATURA CITADA.</b> -----	<b>32</b>

## RESUMEN.

La teoría de historias de vida intenta explicar cómo han evolucionado los distintos atributos asociados con el crecimiento, reproducción y supervivencia de los organismos (tamaño de camada, masa corporal, longitud hocico cloaca, etc.) a lo largo del tiempo mediante procesos evolutivos. Las relaciones que existen entre los diferentes atributos de vida se ven afectadas por las compensaciones entre ellos. Estos atributos son importantes porque afectan la adecuación de los individuos. La familia Colubridae es de gran interés, ya que contiene casi el 50% de las especies descritas de serpientes. Se partió de la base de datos de "Amniote life history database", que se modificó y se agregó información de especies recientemente descritas. Se utilizó la filogenia de Pyron *et al.*, 2013, en la cual se eliminaron las ramas terminales de aquellas especies para las cuales no se contaba con información en la base de datos de atributos de historias de vida y se transformó a un árbol ultramétrico. Posteriormente se realizaron los análisis de mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS).

En este estudio se analizó la relación entre cuatro atributos de historia de vida NNR= Numero de neonatos por evento reproductivo, MA= Masa del Adulto (g), L= Longevidad (años), LHC-A= Longitud hocico cloaca de Adultos (cm), dando como resultado valores de "P" MA vs NNR= 0.61, MA vs L= 0.17, MA vs LHC-A= 0.0004, La relación entre la masa de adultos con la longevidad, tamaño de camada, y longitud hocico cloaca es positiva al eliminar el efecto de la filogenia, además de que la masa y la longitud tienen una relación significativa. LHC vs NNR = 0.12, la relación entre la longitud con el tamaño de camada podría llegar a ser significativa en cuanto al tipo de paridad. NNR vs L= 0.26, la relación entre la longevidad y el tamaño de camada es positiva al eliminar el efecto de la filogenia. LHC-A vs L= 0.0072 así mismo entre la longitud y la longevidad existe una relación positiva, aunque con un valor muy pequeño.

Existen grandes vacíos en la información de atributos de historia de vida en las serpientes, particularmente en los Colubridos, sin embargo, algunas especies, particularmente aquellas que habitan en zonas templadas han sido mucho más estudiadas. Sin embargo, fuera de esas excepciones, la mayoría de las subfamilias no cuenta con ningún tipo de información de los atributos de historia de vida. Al utilizar datos de especies de diferentes partes del mundo puede generar error muestral, pero la inclusión de estos datos puede revelar información evolutiva relevante. Otros estudios coinciden en que existe una tendencia positiva entre la masa de los adultos y el tamaño de camada, también entre la masa de los adultos y la longevidad. La longevidad y el tamaño de camada tienen una tendencia positiva lo que contrasta con otros estudios que mencionan que nidadas grandes se correlacionan con vidas más cortas. Las tendencias positivas que encontramos en los diferentes atributos podrían estar asociados con una señal filogenética significativa, sin embargo se requiere de un mayor tamaño de muestra para poner a prueba esta hipótesis.

## INTRODUCCIÓN.

La evolución es el cambio a través del tiempo, por medio del cual se modifican y divergen las especies dejando como resultado nuevas y múltiples especies descendientes (Losos,2016). La evolución ocurre por medio de diferentes fuerzas evolutivas, por ejemplo el flujo genico que implica el movimiento de genes dentro de una población. Así mismo el cambio al azar entre los diferentes alelos en una población es lo que se conoce como deriva genica. Por otro lado, la mutación a pesar de que genera variación genetica no es la unica manera ya que existe el entrecruzamiento que puede reducir la inferencia selectiva de los alelos para facilitar la selección natural y generar variación genetica (Dumont, 2017). También la selección natural puede conservar a los alelos más ventajosos dentro de una población y remover a los que no lo sean (Wlash, 2000; Eguiarte et al., 2013). A su vez las poblaciones se adaptan a su entorno y no necesariamente mejoran en el tiempo, sin embargo, los organismos no cambian forzosamente para adaptarse a su entorno, sino que también modifican su entorno para adaptarse a ellos (Cervella, et al., 2009).

La selección natural es la fuerza evolutiva por la cual evolucionan las relaciones funcionales, esto quiere decir que las propiedades funcionales de ciertos cambios en los organismos no son productos del azar (Johnson y Kwan, 2010). Además, hay que mencionar que el cambio en los genes de los organismos les permitirá tener mejor capacidad de supervivencia y reproducción esto es a lo que conocemos como adecuación (Walsh, 2000; Matthen y Ariew, 2002; Latta et al., 2010). Por otro lado, se sabe que la selección natural afecta fuertemente a los fenotipos y no a los genotipos, pero si no afectara indirectamente a los genotipos los fenotipos no podrían ser heredables, esto ayuda a obtener información de la evolución fenotípica además de servir como punto de comparación con otras fuentes de información (Sanjak et al., 2018). La selección natural puede actuar de diferentes maneras, por ejemplo, cuando reduce la variación fenotípica en un atributo específico debido a que sus portadores tienen ventajas en la adecuación, se conoce como selección



direcciona, ya que desplaza el estado del atributo en un sentido específico. Cuando existe variación en los atributos que puede desplazarse en dos sentidos opuestos por efectos de la selección, se le conoce como selección disruptiva, en la que fenotipos con atributos “intermedios” se encuentran en desventaja (dismuniendo su adecuación), lo que favorece una reducción en la variación fenotípica, pero a diferencia de la selección direcciona, aquí lo hace hacia dos extremos opuestos en la variación del atributo de interés. Finalmente, cuando no se favorecen fenotipos con los caracteres desplazados hacia un “óptimo” (es importante recordar que dichos óptimos solo existen en una escala temporal acotada por lo que un atributo con estas características puede cambiar a través del tiempo). Se puede favorecer una mayor variación en la expresión del fenotipo, en la que los atributos se distribuyen a través de un gradiente, donde los atributos “promedio” son los que más sobreviven a este tipo de selección, se le conoce como selección estabilizadora (Hereford et al., 2004; Rueffler et al., 2006; Sanjak et al., 2018).

Para que la selección natural pueda causar un cambio evolutivo en un rasgo de una población, la selección debe estar correlacionada con la adecuación y ser heredable. Así mismo conocer qué mecanismos promueven la variación en los atributos de historia de vida es fundamental para comprender la evolución de las estrategias reproductivas en las especies (Kirk et al., 2001; Mesquita et al., 2016a). La teoría de historias de vida intenta explicar y analizar cómo han evolucionado los atributos de historia de vida mediante los procesos evolutivos enfocándose en la selección natural (Stearns, 1992). Existen numerosos atributos de historia de vida, sin embargo, los que se pueden encontrar más frecuentemente en la literatura son: número de crías que produce un organismo (por evento reproductivo o a lo largo de su ciclo de vida), longevidad, edad y talla a la madurez, supervivencia, entre muchos otros (Stearns, 2000; Pérez Mendoza y Zuñiga Vega, 2010; Fabian y Flatt, 2012). Dado que los atributos de historia de vida inciden directamente sobre la adecuación de los individuos, los atributos se ven a su vez afectados fuertemente por presiones de selección natural (Stearns, 1992).

La evolución de los diferentes atributos de historia de vida está limitada por diferentes factores, uno de los factores más relevantes son las compensaciones (trade-offs), entre supervivencia, reproducción y crecimiento. Las compensaciones son conflictos de asignación energética entre distintos atributos de historia de vida, ya que incrementar la energía disponible en un atributo implica que la energía ya no se encontrará disponible para otro atributo (Stearns, 1992; Fabian y Flatt, 2012; Mesquita et al., 2016a). Se han descrito cerca de 45 posibles tipos de compensaciones entre los diferentes tipos de atributos de historia de vida, algunas de estas compensaciones son: reproducción actual vs supervivencia, reproducción actual vs reproducción futura, número de descendientes vs tamaño de la descendencia, tiempo de desarrollo vs tamaño a la maduración, etc. (Fabian y Flatt, 2012). Como consecuencia de la restricción energética, los individuos no pueden optimizar todos sus atributos de historia de vida de manera simultánea. Sin embargo, vale la pena tener en cuenta que la selección natural depende de factores como el clima, suministro de alimentos, condición física de los individuos e historia evolutiva que por lo general la evolución de los atributos está correlacionada con estas condiciones y es difícil de separar los efectos de cada factor sobre cada atributo de historia de vida (Fabian y Flatt, 2012; Mesquita et al., 2016a).

Las compensaciones no son la única restricción de la evolución de los atributos de historia de vida, existe también la “inercia filogenética”. La señal filogenética es la tendencia de especies más relacionadas a parecerse más entre sí que a especies puestas aleatoriamente en un árbol filogenético, algo importante a tener en cuenta es que, en promedio, para cualquier árbol jerárquico, las especies estrechamente relacionadas tenderán a parecerse entre sí bajo modelos evolutivos tan simples como el movimiento browniano (Blomberg y Garland, 2002). La inercia filogenética ha sido asociada a las teorías de ortogénesis (teorías que sustentan que la evolución es rectilínea y tiene un fin determinado) (Mayr 1982). Simpson (1944) refutó estas teorías, señalando que, si bien el registro fósil a veces mostraba patrones que sugerían que la evolución avanzaba en una dirección particular, esos patrones mostraban muchas irregularidades. Así para Simpson (1944), la “inercia filogenética” representa un patrón de evolución rectilíneo que lleva a tendencias

direccionales del registro fósil, generado por selección natural. El término fue definido por Wilson (1975) como una serie de propiedades profundas de una población, que determinan cuánto se puede desviar su evolución, más precisamente serían factores que tienden a resistir a la selección natural.

Una de las familias más representativas dentro de las serpientes es la familia Colubridae que cuenta con cerca del 50% de todas las serpientes descritas. Una gran cantidad de las especies de colúbridos son ovíparas, pero algunas son vivíparas (todas aquellas incluidas dentro de la subfamilia Natricinae). Esta familia tiene especies de hábitos acuáticos, aunque también algunas de hábitos fosoriales y semifosoriales (*Conopsis* y *Storeria*). Por lo general presentan escudos cefálicos grandes y bien definidos incluyendo casi siempre escama loreal, así mismo las escamas pueden sufrir fusiones o fragmentaciones, pero nunca se llega a una diferenciación tan avanzada como en viperidos (Carreira et al., 2005).

Considerando la relevancia de la evolución de los atributos de historias de vida y su relación con las diferentes fuerzas que restringen dicha evolución, es necesario definir si la forma en que operan es igual en diferentes grupos de estudio. Existen numerosos estudios que abordan la evolución de los atributos de historias de vida en mamíferos y aves, ya que son los grupos que cuentan con más información al respecto (De Magalhães y Costa 2009). Sin embargo, existen grupos mucho menos estudiados, como los del grupo Squamata, y particularmente las serpientes. Estos organismos se caracterizan por poseer un cuerpo alargado sin extremidades y tienen un gran número de vertebras dorsales (Flores-Villela y García-Vázquez 2014). Las serpientes poseen una lengua bífida que actúa como órgano sensorial y carecen oído externo (Semarnat, 2018). Existen cerca de 3,848 serpientes en todo el mundo (Uetz, 2020). Las serpientes son cosmopolitas exceptuando su presencia en la Antártida y las zonas polares. Además de su gran distribución tienen distintos hábitos, llegando a ser arborícolas, terrestres, acuáticas, semiacuáticas, etc. (Flores-Villela y García-Vázquez 2014). Por todo lo anterior, estudiar la evolución de los atributos de historia de vida en la familia Colubridae resulta atractivo, ya que presentan diversos hábitos, diferentes tipos reproductivos, así como mayor número

de especies con respecto a otros grupos de serpientes y además por ser un grupo cosmopolita.

## **OBJETIVOS.**

### **Objetivo General.**

Explorar las relaciones entre los atributos de historias de vida conocidos en las especies de la familia colubridae y la filogenia, para identificar si los procesos a escala microevolutiva determinan dichos atributos o son determinados por las relaciones filogenéticas entre las especies.

### **Objetivos particulares.**

Explorar si la adaptación a escala microevolutiva determina los diferentes atributos de historia de vida.

Compilar los atributos de historia de vida para todas las especies posibles de la familia Colubridae.

Identificar la variación en los atributos de historia de vida en las especies de la familia Colubridae.

Seleccionar los atributos de historia de vida más reportados para los análisis PGLS.

Analizar la tendencia de los atributos de historia de vida de la familia Colubridae libres del efecto de la filogenia.

### **HIPOTESIS.**

Los atributos de historia de vida presentaran relaciones significativas entre sí debido a su estrecha relación con la adecuación biológica, por lo que la adaptación a escala microevolutiva será más relevante para determinar dichos atributos que los efectos de la filogenia y su topología.

## MATERIALES Y METODOS.

### ***Recopilación de los datos.***

Se utilizó un total de 2,046 especies de la familia Colubridae (Uetz, 2021), se recopiló una base de datos, consta de 335 especies de serpientes de esta familia, divididas en cinco subfamilias de un total de ocho. Los datos de los atributos de historia de vida fueron recopilados a partir de la base de datos de “Amniote life history database” (Myhrvold *et al.*, 2015). Esta base de datos fue actualizada, se buscó incorporar aquellas especies descritas posteriormente a la publicación de la base de datos; asimismo, se buscó incorporar los datos de los atributos faltantes. La base original cuenta con un total de 29 atributos de historia de vida por ejemplo: longitud hocico-cloaca del macho, longitud y anchura de los huevos, maduración del macho, etc. Los atributos mencionados anteriormente se excluyeron ya que eran poco frecuentes en la literatura y no se contaba con información suficiente para el análisis posterior de los mismos. Posteriormente, se limitó el número de atributos a 10 (e.g. Numero de crías al nacer, longitud hocico cloaca de adultos y crías, longevidad, tiempo de gestación, peso de adultos y hembras, etc). Dado que aún después de este primer filtro, se encontró un gran número de especies con atributos faltantes, se realizó un segundofiltro, quedando únicamente cuatro atributos de historia de vida: números de neonatos por evento reproductivo (NNR), masa de adultos (MA), longevidad (L) y longitud hocico-cloaca de los adultos (LHC-A). Una vez seleccionados estos cuatro atributos, se realizó, una búsqueda exhaustiva para los datos faltantes a través de literatura especializada, utilizando la base de datos “The reptile data base” (Uetz, 2021), como autoridad taxonómica y como fuente de la literatura primaria para cada especie.

### ***Hipótesis filogenética.***

Debido a que no existen árboles que contemplen todas las especies de colúbridos ni que tengan una filogenia completamente resuelta, se decidió utilizar la propuesta de Pyron, *et al.*, 2013, que es una de las filogenias más completas y con mayor soporte de ramas. Dicha propuesta consiste en 4,161 especies de escamados de las cuales 539 son de serpientes de la familia Colubridae. El análisis del árbol se basa en hasta 12,896 pares de bases por especie (promedio = 2,497 pares de bases) de 12 genes, incluidos siete loci nucleares (BDNF, c-mos, NT3, PDC, R35, RAG-1 y RAG-2), y cinco genes mitocondriales (12S, 16S, citocromo b, ND2 y ND4). Debido a que los programas que se utilizan para eliminar el efecto de la filogenia requieren que los árboles sean ultramétricos (lo que significa que desde el antepasado común hasta el actual las ramas tienen el mismo tamaño), se realizó un ajuste en las ramas mediante el software FigTree (Rambaut, 2010). Debido a que el árbol contaba con un número mayor de especies que aquellas para las que se contaba con datos, se procedió a cortar las ramas del árbol con el paquete ape (Paradis y Schliep, 2019) en Rstudio (R Core Team, 2019). Esto dio como resultado, un árbol ultramétrico con 181 ramas terminales que representan todas aquellas especies para las que se contaba con datos.

### ***Análisis de los atributos de historia de vida y su relación con la filogenia.***

Una vez que se obtuvo el árbol ultramétrico con las 181 especies para las que se tienen datos. Mediante el software Rstudio (R Core Team, 2019) a través de la función de datos comparativos del paquete caper (Orme *et al.*, 2018), se compararon las especies del árbol y de la base de datos para asegurarse que los datos coincidan con la filogenia. También con el mismo paquete se calculó una matriz de varianza-covarianza para calcular los errores estándar de las variables.



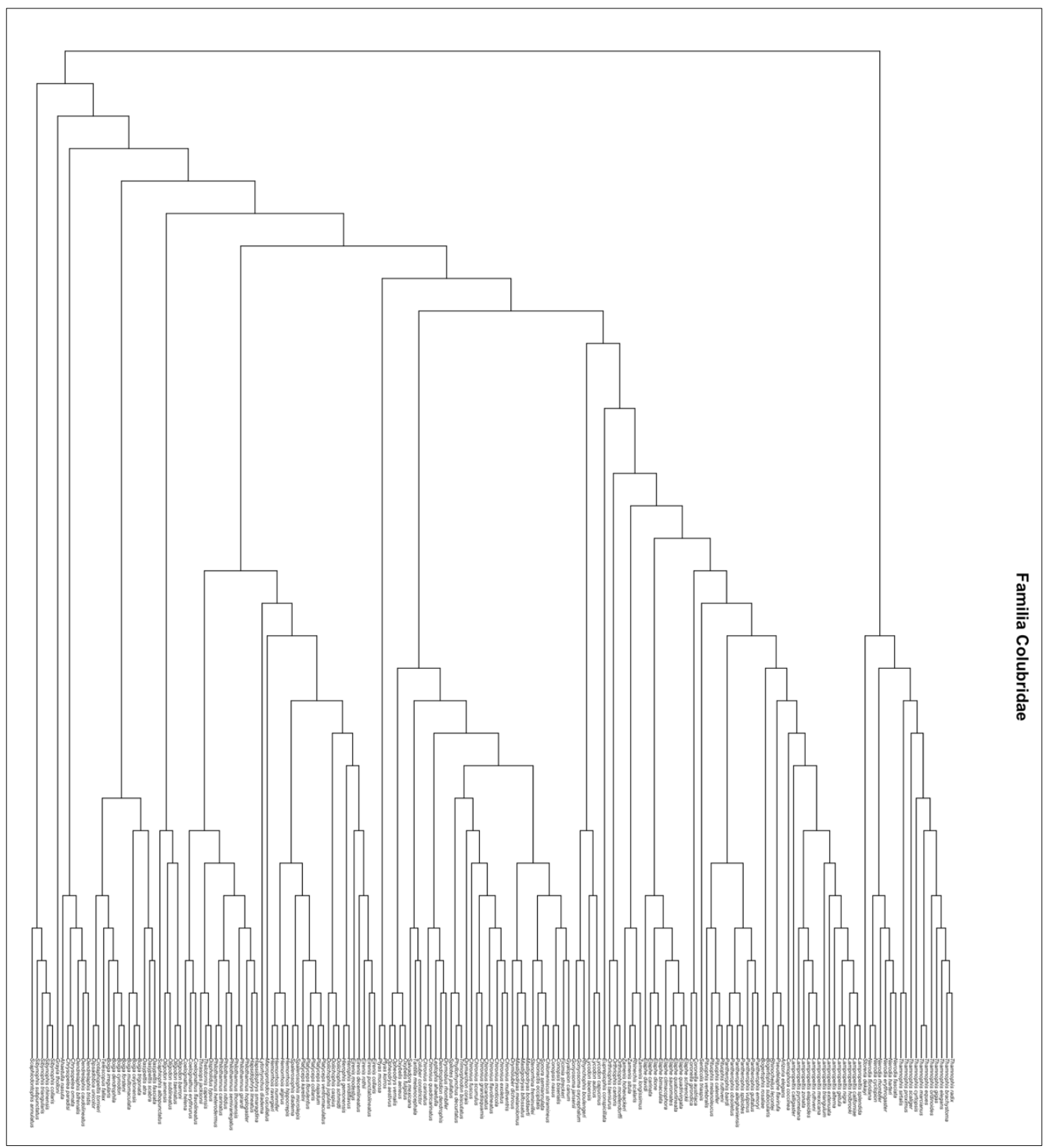
Adicionalmente a la comparación de los datos, se procedió a realizar mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS) los cuales se emplean comúnmente cuando se busca establecer la asociación evolutiva entre dos o más atributos de historia de vida (Symonds y Blomberg, 2014). Al realizar los PGLS se tomó la decisión de reducir el número de especies a 121 ya que solo estas contaban con la mayor cantidad de información con respecto a sus atributos de historia de vida. Esto se decidió ya que, no se contaba con todos los datos para todas las especies de la base.

Posterior a los PGLS, los datos de masa de los adultos y longitud hocico cloaca de los adultos se transformó a una escala logarítmica ( $\ln$ ) debido a las diferencias en los órdenes de magnitud entre las variables.

## RESULTADOS.

A partir de la base de datos de “Amniote life history database” (Myhrvold, et al., 2015) que contenía 29 atributos se eligieron cuatro atributos. La filogenia de Pyron et al., 2013 contaba con un total de 4,161 especies de escamados, dentro de los cuales 539 eran serpientes de la familia Colubridae. Al comparar éstas especies con las que se tenía en la base de datos se llegó al total de 181 especies que coincidían entre la filogenia y los datos (Figura 1).

Por otro lado, el número de especies entre las diferentes subfamilias de Colubridae, es variable ya que de la subfamilia Natricinae contamos con solo 18 especies (Figura 2). Además, de los géneros de los cuales se tenía información sobre los atributos de historias de vida son *Thamnophis*, *Nerodia* y *Storeria* que en su mayoría las especies de estos géneros se encuentran en Norte América (Lawson, 1987; Hallas, et al., 2021). De la subfamilia Sybiniophiinae contamos con solo cinco especies (Figura 3). Encontramos una sola especie de la subfamilia Grayiinae, seis especies de la subfamilia Ahaetuliinae y 151 especies de la más diversa de las subfamilias Colubrinae (Figura 4.) De las 181 especies que coinciden entre la filogenia y la base de datos existen algunas que cuentan con poca información, por lo que se decidió sacarlas. También quitamos algunos atributos de historia de vida para un mejor entendimiento de la ecología de las especies restantes (Tabla 2).



Familia Colubridae

Figura 1. Se muestra la filogenia de la familia Colubridae obtenida, despues de comparar la base de datos y la filogenia de Pylon *et al*, 2013).

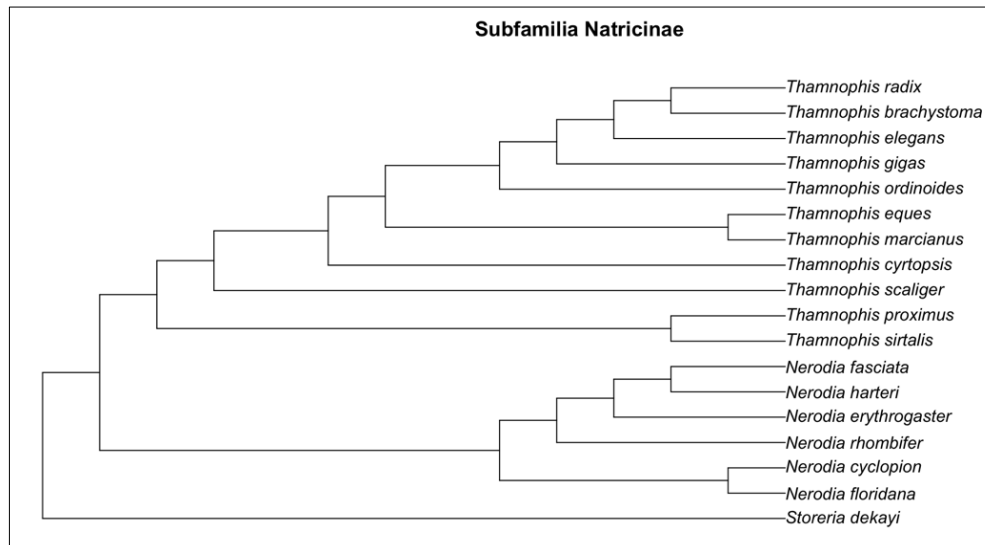


Figura 2. Sección de la filogenia obtenida, donde se muestran las especies pertenecientes a la subfamilia Natricinae.

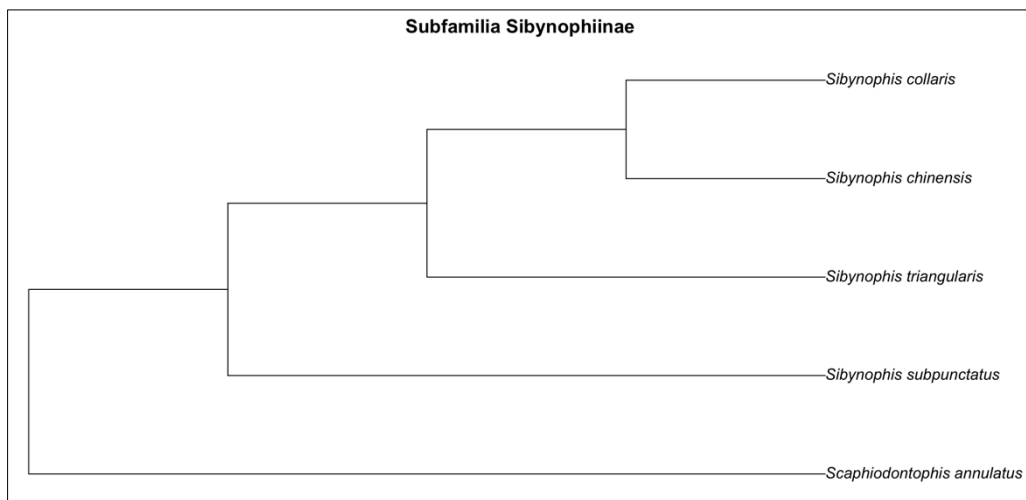


Figura 3. Sección de la filogenia obtenida, donde se muestran las especies pertenecientes a la subfamilia Sibynophiinae.

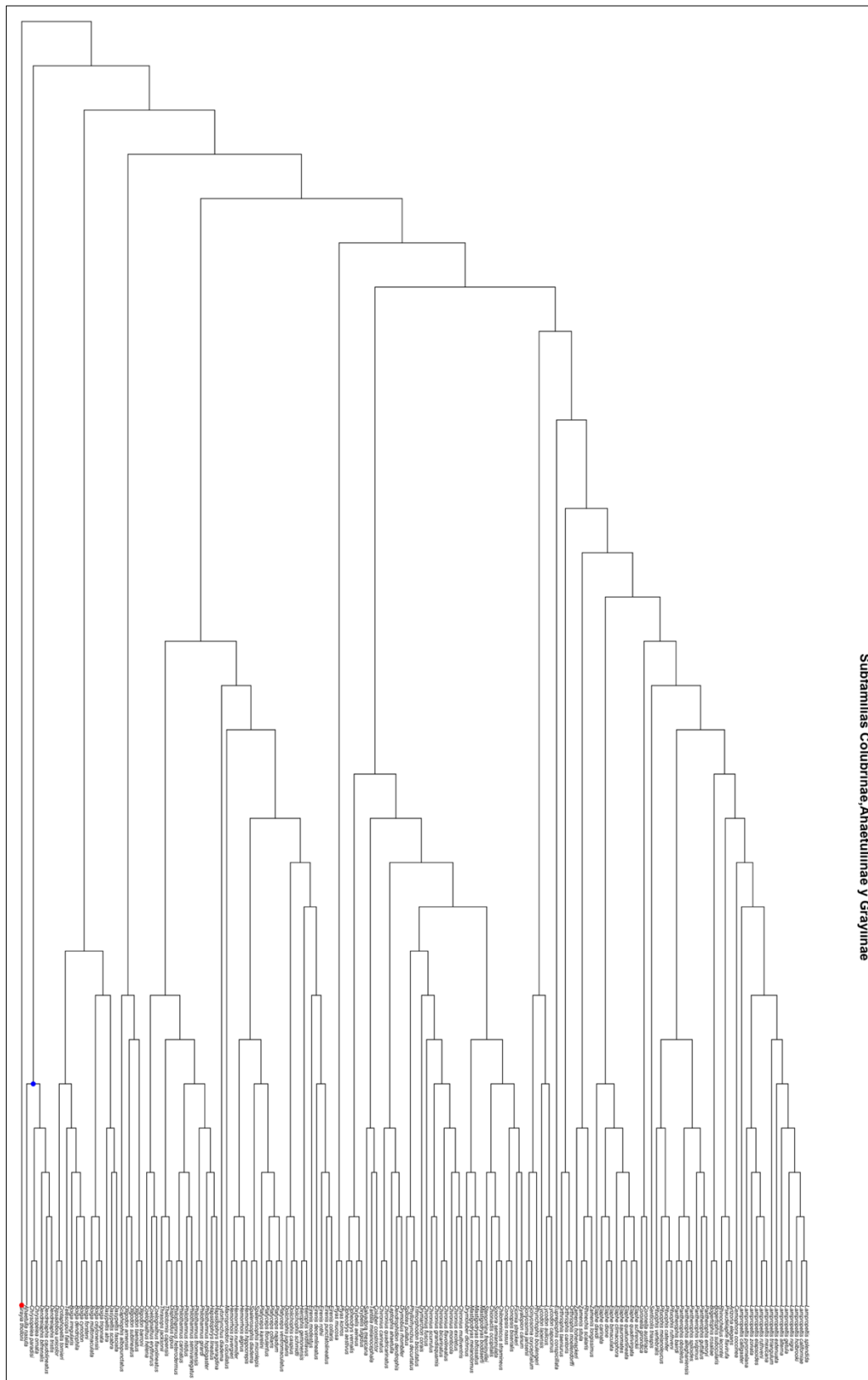


Figura 4. Sección de la filogenia obtenida, donde se muestran las especies pertenecientes a las subfamilias Colubrinae, Ahaetuliinae (Color Azul) y Grayiinae (Color Rojo).

De las 181 especies que coinciden entre el árbol y nuestra base de datos tenemos la siguiente tabla (1) por subfamilia. Para la subfamilia Ahaetuliinae hay solo seis especies, de la familia Sibynophiinae solo hay cinco especies y de la familia Grayiinae solo una especie. Estas subfamilias cuentan con un número reducido de especies y hay muy poca información sobre su ecología. Mientras tanto, de la subfamilia Natricinae hay 18 especies y de la subfamilia Colubrinae 151 especies. De esta última, que tiene mayor cantidad de especies se conoce mejor su ecología.

Tabla 1. Se muestran cuantas especies de cada subfamilia.

<b>Subfamilia</b>	<b>Especies</b>
Ahaetuliinae	6
Calamarinae	0
Colubrinae	151
Dipsadinae	0
Grayiinae	1
Natricinae	18
Pseudoxenodontinae	0
Sibynophiinae	5

### Resultados de los PGLS

Con este conjunto de 121 especies de culebras, la regresión filogenética de mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS) de los diferentes modelos de los atributos de historia de vida (tabla 2), se obtuvieron y posterior se ajustaron los valores de MA y LHC-A con (ln) para obtener sus respectivas graficas. Para estos análisis se tuvieron que reducir los atributos de historias de vida a solo cuatro, números de neonatos por evento reproductivo (NNR), masa de adultos (MA), longevidad (L) y longitud hocico-cloaca de los adultos (LHC-A

Tabla 2. Se muestran los diferentes modelos que se analizaron, así como para cada uno de ellos, los valores de P y el tipo de paridad.

<b>NNR=</b> Numero de neonatos por evento reproductivo, <b>MA=</b> Masa del Adulto(g), <b>L=</b> Longevidad(años), <b>LHC-A=</b> Longitud hocico cloaca de Adultos(cm), <b>NA=</b> Sin datos. Códigos de significancia: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' '.' 0.1.			
Modelo	Intercepto	P	Tipo de Paridad
MA vs NNR	<0.01	0.61	NA
MA vs L	<0.01	0.17	NA
MA vs LHC-A	<0.01	0.0004***	NA
NNR vs L	<0.01	0.26	NA
LHC-A vs NNR	<0.01	0.12	.
LHC-A vs L	<0.01	0.0072**	NA

### *Número de neonatos por evento reproductivo.*

El número de neonatos por evento reproductivo tiene una pendiente positiva con respecto a la longevidad teniendo un valor de  $P= 0.26$  aunque se observa una pendiente positiva esto no quiere decir que el valor sea significativo. Aunque la pendiente tiene un valor muy pequeño ( $\beta_1= 0.12$ ), la relación entre los dos atributos de historia de vida es positiva cuando se elimina el efecto de la filogenia. Este patrón es consistente con los valores observados, donde también existe una relación positiva. Además, se observa una línea de tendencia asociada a los valores ajustados que son los valores corregidos por la filogenia.

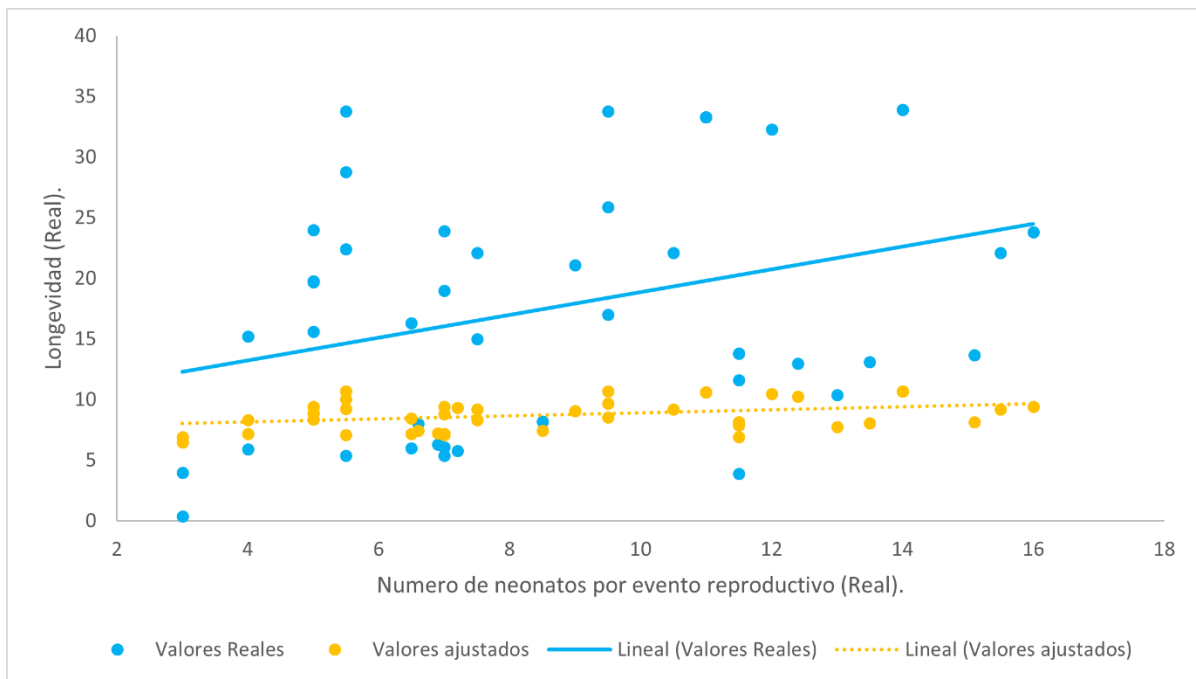


Figura 5. PGLS del modelo, NNR vs L, los datos en azul representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color naranja representan los valores ajustados. En este análisis muestra que a pesar de que los individuos tienen edades avanzadas, siguen teniendo gran cantidad de descendencia.



### Masa de los Adultos.

La masa de los adultos tiene una relación positiva con respecto a los atributos, Longevidad  $P=0.17$ , LHC-A  $P=0.0004$  pero no en cuanto a NNR  $P=0.61$  en los tres modelos tenemos una pendiente con un valor muy pequeño ( $\beta_1= 0.10$ ,  $\beta_1= 0.34$ ,  $\beta_1= 0.15$ ; respectivamente), la relación que tienen los diferentes modelos es positiva cuando se elimina el efecto de la filogenia. Este patrón es consistente con los valores observados, donde también existe una relación positiva. Además de mencionar que MA vs LHC-A tienen una relación significativa, en comparación con los otros atributos. Además, se observa una línea de tendencia asociada a los valores ajustados que son los valores corregidos por la filogenia.

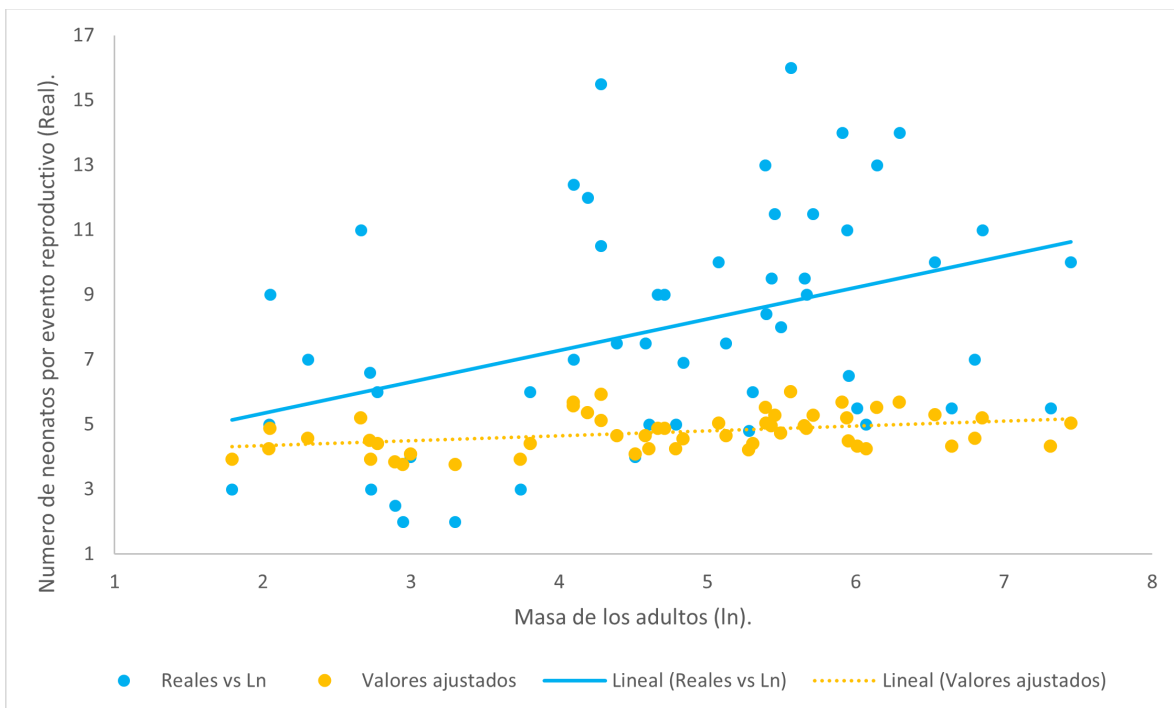


Figura 6. PGLS del modelo, MA vs NNR, los datos en naranja representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color azul representan los valores ajustados. En este análisis muestra que a mayor cantidad de masa en los adultos mayor puede ser el número de descendencia.

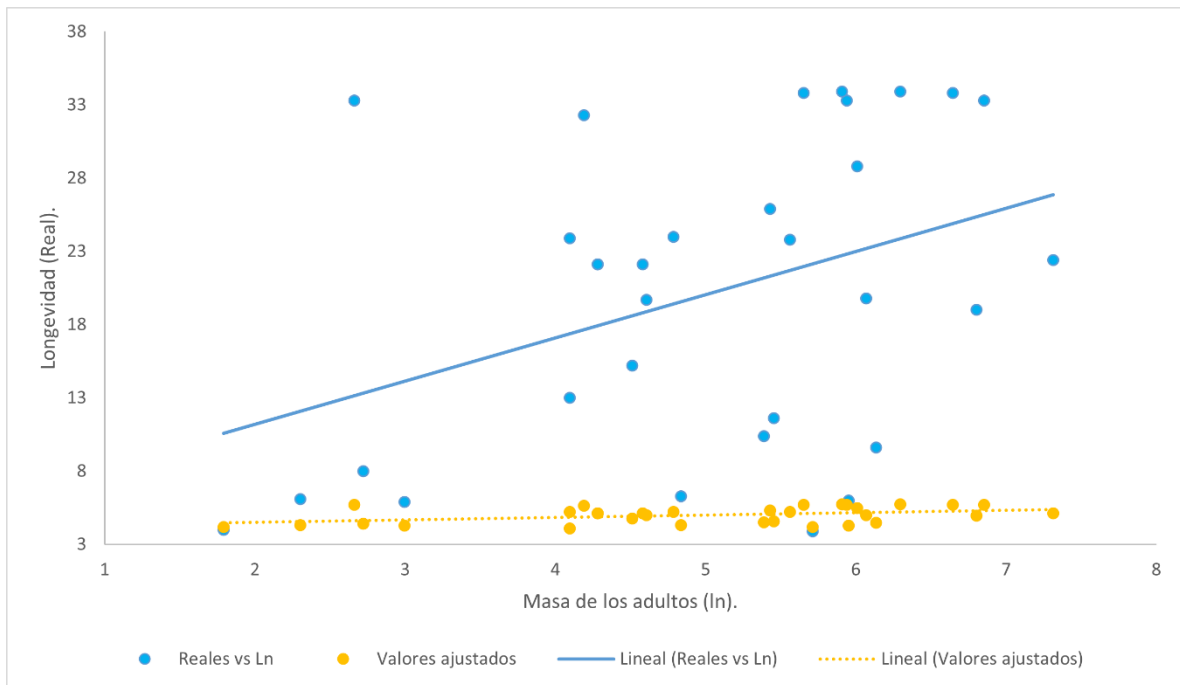


Figura 7. PGLS del modelo, MA vs L, los datos en naranja representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color azul representan los valores ajustados. En este análisis muestra que a mayor cantidad de masa se puede tener una vida más longeva.

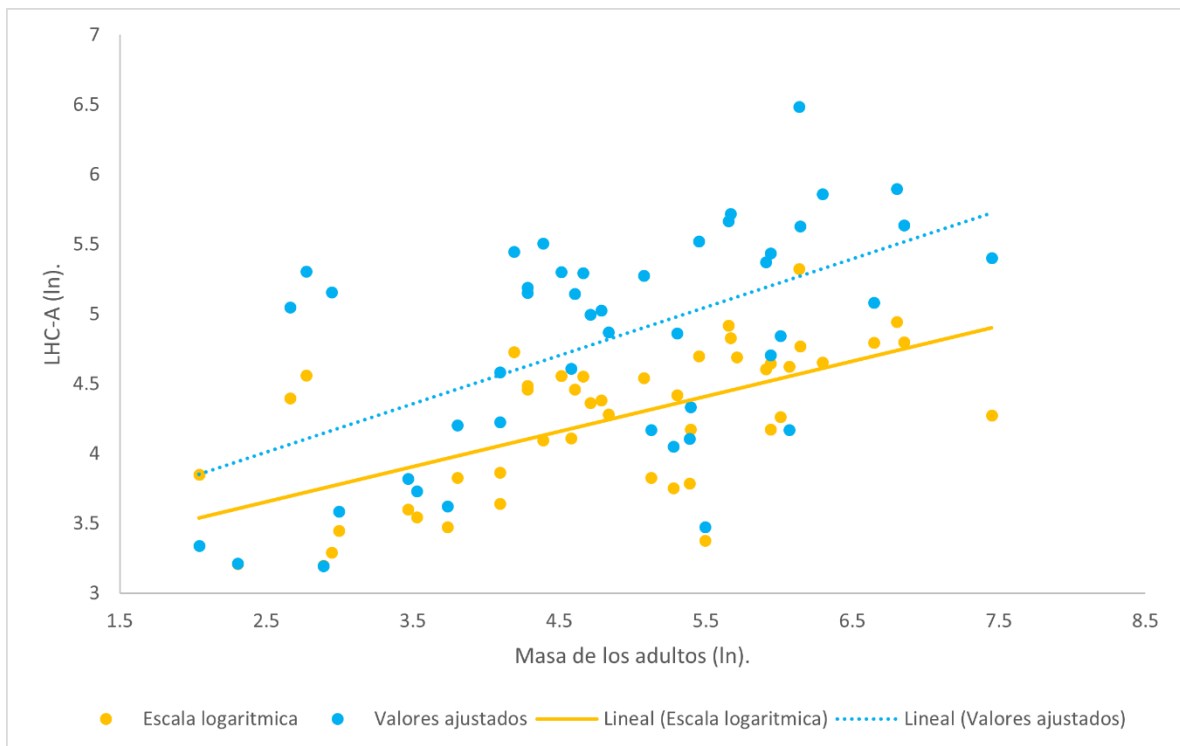


Figura 8. PGLS del modelo, MA vs LHC-A, los datos en naranja representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color azul representan los valores ajustados. En este análisis muestra que a mayor cantidad de masa los organismos son más grandes en cuanto a longitud.

### *Longitud hocico cloaca de adultos.*

La longitud hocico cloaca de los adultos tiene una relación positiva con respecto a Longevidad  $P=0.0072$  pero no en cuanto a NNR  $P=0.12$ , así mismo en los dos modelos tenemos una pendiente con un valor muy pequeño ( $\beta_1= 0.01$ ,  $\beta_1= 0.33$ , respectivamente), la relación que tienen los diferentes modelos es positiva cuando se elimina el efecto de la filogenia. Este patrón es consistente con los valores observados, donde también existe una relación positiva. Por otro lado, LHC-A vs NNR podrían llegar a tener una relación significativa en cuanto al tipo de paridad entre la familia Colubridae, ya que existen especies vivíparas y ovíparas, donde contener embriones dentro del oviducto requiere mayor gasto energético que la producción de huevos. Además, se observa una línea de tendencia asociada a los valores ajustados que son los valores corregidos por la filogenia.

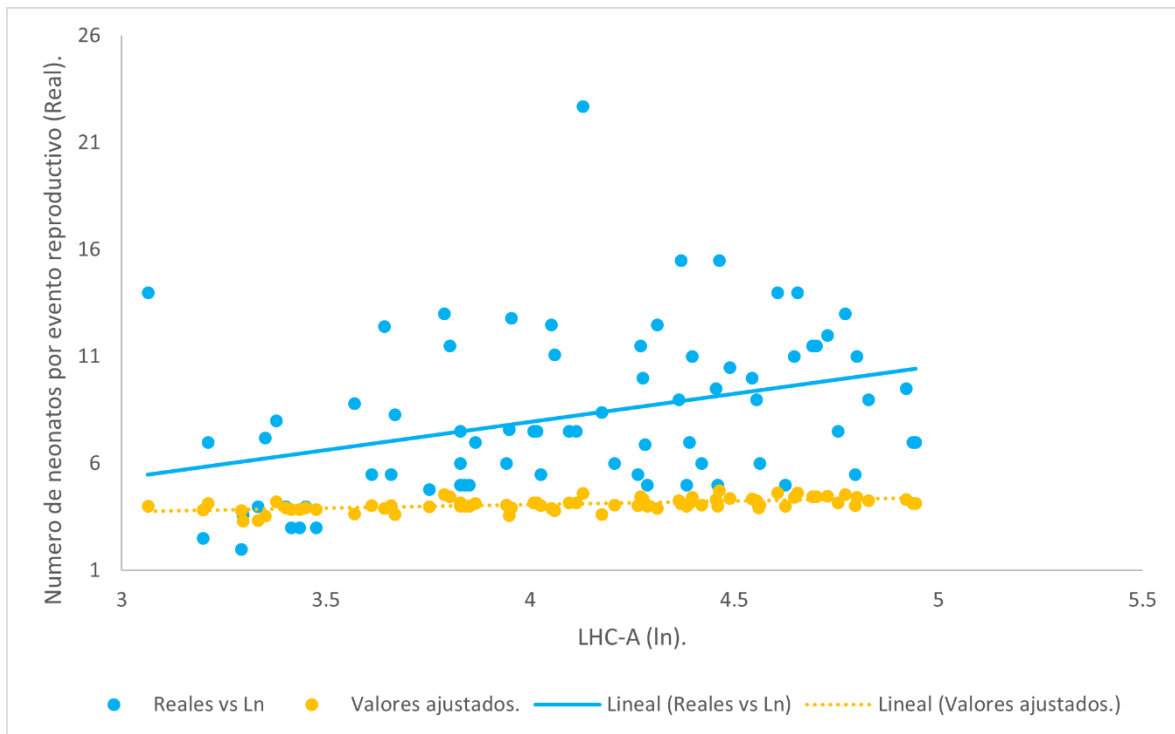


Figura 9. PGLS del modelo, LHC-A vs NNR, los datos en naranja representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color azul representan los valores ajustados. En este análisis muestra que a medida que los individuos tienen mayor longitud, tienden a tener una mayor descendencia.

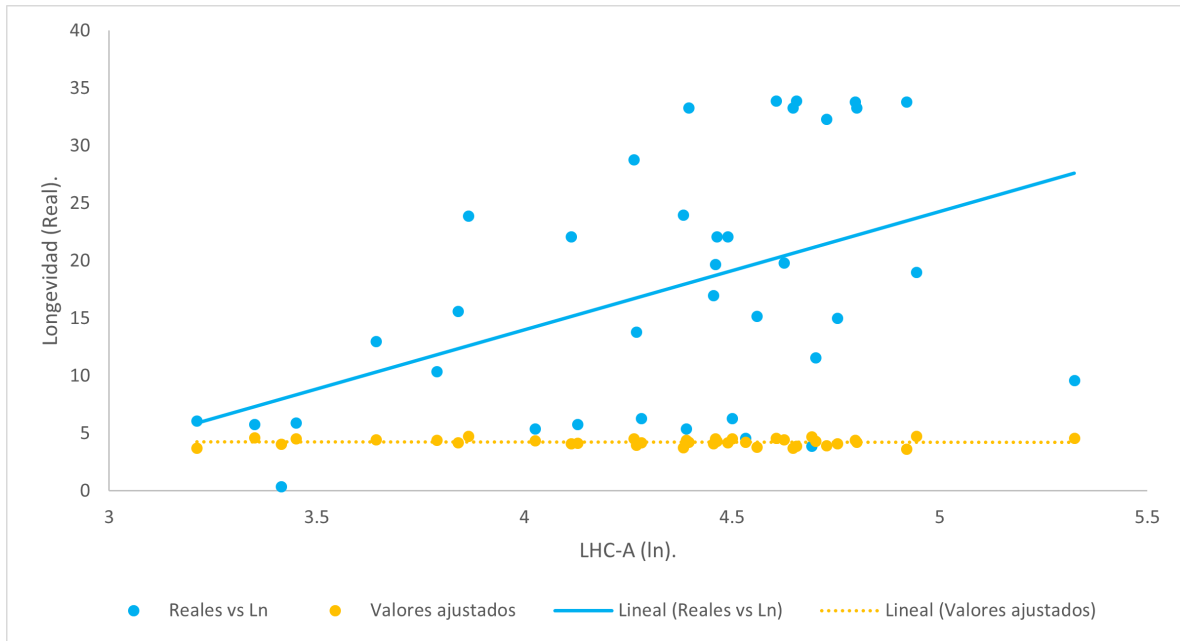


Figura 10. PGLS del modelo, LHC-A vs L, los datos en gris representan el modelo lineal sin los valores ajustados y los de color naranja representan los valores ajustados. En este análisis muestra a medida que los organismos tienen una mayor longitud, también tienden a tener una mayor longevidad

## DISCUSIÓN.

La familia Colubridae es la más diversa y rica en especies de todas las serpientes (Pough *et al.*, 2004), la composición de esta familia y la supuesta parafilia del grupo ha tenido muchas polémicas (Lawson *et al.*, 2005; Nagy *et al.*, 2003; Kelly *et al.*, 2003). Esta familia al estar compuesta por muchas especies divididas en diferentes subfamilias hace que su taxonomía no esté clara y requerirá de reconstrucciones filogenéticas para su mejor entendimiento (Kelly *et al.*, 2003). A pesar de tener diversas propuestas de nuevas filogenias de la familia Colubridae como la de Figueroa *et al.*, 2016 se decidió optar por una propuesta más conservadora como la de Pyron *et al.*, 2013. La principal diferencia entre ellas es que la propuesta de Pyron conserva las subfamilias dentro de Colubridae, mientras que la de Figueroa eleva muchas de ellas a nivel de familia; dicho cambio modifica profundamente las relaciones en la topología de las serpientes, por lo que consideramos que la de Pyron es una propuesta con mayor estabilidad taxonómica.

Por otro lado, se sabe que algunas de las especies de Colubridos con más comprensión de su ecología habitan en América del Norte y Europa, (Porque se sabe más de ellas) en comparación de otras partes del mundo (Shine *et al.*, 2006), por ejemplo, África, Asia y América del Sur (Shine, *et al* 2006; Youhua, 2009; Ávila, *et al.*, 2006). Así mismo, existe poca información de las especies de colúbridos que se encuentran en algunas subfamilias como: Ahaetuliinae, Calamariinae, Grayiinae, Pseudoxenodontinae y Sibynophiinae (The reptile database, 2022). Cabe recalcar que las especies de latitudes más templadas o en zonas más estudiadas como América del Norte o Europa, por ejemplo, los Viperidos y dentro de Colubridae el género *Thamnophis* tiendan a tener más investigaciones acerca de diferentes aspectos como su ecología, fisiología, reproducción etc. Esto posiblemente debido a la concentración de individuos en espacios geográficos reducidos durante la temporada de invierno en ambientes templados puede facilitar el estudio de las especies que habitan estas zonas, cosa que en los ambientes tropicales parece no ocurrir, limitando aún más nuestra capacidad para comprender lo que sucede con estas especies. Por otro lado, las especies de zonas tropicales han sido mucho

menos estudiadas (Angarita, 2017). La escasez de la información sobre especies que se distribuyen en latitudes tropicales es relevante no solo por corresponder con zonas donde existe una mayor riqueza de especies, sino también por posiblemente representar estrategias ecológicas y evolutivas diferentes a aquellas de las especies que se distribuyen en ambientes templados (Angarita, 2017). Finalmente, en la mayoría de países del hemisferio Norte, cuentan con economías más poderosas y con ello un mayor número de investigadores, recursos y tecnología, lo que podría ser un indicador de por qué hay pocos estudios con serpientes tropicales.

En relación con nuestro conjunto de datos Mesquita *et al.*, 2016a menciona que incorporar en el análisis especies de diferentes partes del mundo puede generar ruido como error muestral, ya que los atributos de historia de vida se pueden ver afectados de diferentes maneras por distintos factores. Por ejemplo: la temperatura, la disponibilidad de alimento e incluso los factores genéticos entre otros más, los cuales se magnifican en escalas geográficas mayores (Mesquita et al 2016b). Sin embargo, aunque trabajar con distintas especies de diferentes regiones geográficas genera posibles sesgos, es importante dilucidar si la inercia filogenética u otras fuerzas evolutivas moldean los atributos de historia de vida y para ello se requiere incorporar tantas especies como sea posible dentro de cada grupo taxonómico a ser estudiado ya que los métodos para estimar la señal filogenética requieren de una gran cantidad de información (Mesquita, et al., 2016a). Los resultados obtenidos en este trabajo, pueden mostrar poca relación entre los atributos de historia de vida, pero esto puede deberse a que las especies utilizadas son de diferentes partes del mundo y la variación que existe entre las especies expuestas a condiciones ambientales similares sugiere un componente filogenético que influye en las historias de vida (Mesquita, et al., 2016a). La poca relación también podría deberse a la falta información, así como la poca cantidad de especies utilizadas recordando que Colubridae es la familia con más especies en el mundo.

La decisión de eliminar atributos de historia de vida de este estudio se debe a que las serpientes siguen siendo un grupo poco estudiado en cuanto a su papel ecológico en los diferentes ecosistemas (Ibarra-Bautista *et al.*, 2021) por lo tanto a pesar de la búsqueda de información no existe o no se conocen los datos de los diversos atributos de historia de vida que existen. Adicionalmente, se ha discutido, que la imputación de datos de los atributos de historia de vida puede tener consecuencias como la falta de precisión sobre los resultados de la imputación (James *et al.*, 2020), esto puede tener consecuencias sobre los análisis de PGLS, por lo que se decidió no realizar este proceso.

Al tomar en cuenta solo cuatro atributos de historia de vida para este trabajo es importante mencionar lo relevantes que son en los estudios de historia natural y atributos de historia de vida para poder entender diferentes aspectos ecológicos y poder dilucidar patrones evolutivos entre los mismos (Anderson, 2012). Unos de los atributos de historia de vida más conocidos en los diferentes grupos taxonómicos incluyendo a los escamados es el tamaño y la masa corporal, estos atributos, destacan entre otros al ser atributos morfológicos fácilmente medibles, ya que no dependen de encontrar a los individuos en etapas específicas del ciclo de vida o de la estacionalidad; además, son atributos estándar en la ecología, ya que guardan relación con muchos otros atributos (Hallmann y Griebeler, 2018). Al tener una relación directa con las medidas de adecuación, la longevidad ha sido otro atributo relativamente bien estudiado, lo cual además es facilitado por el mantenimiento en cautiverio de especímenes en colección y zoológicos (Scharf, *et al.*, 2014). El tamaño de la nidada o camada es un atributo determinante para la adecuación, por lo que ha evolucionado a lo largo del tiempo en las diferentes poblaciones en adaptación a su entorno (Morrison y Hero, 2003), de hecho, se considera como uno de los atributos que cambia más fácilmente entre los reptiles (Shine y Schwarzkopf, 1992).

Al realizar los modelos filogenéticos de mínimos cuadrados generalizados (PGLS) sobre los atributos de historia de vida seleccionados, se observó una tendencia positiva entre el número de neonatos por evento reproductivo y la masa de los adultos. Este resultado coincide con los de Hallmann y Griebeler (2018), quienes observaron esta misma relación en cocodrilos, lacértidos y serpientes, los resultados fueron significativos con una pendiente positiva en los diferentes grupos, lo que resulta un patrón común en los distintos grupos de reptiles. Este patrón probablemente se asocia a que son organismos ectotermos y al no requerir energía constante para el mantenimiento de la temperatura corporal y en la mayoría de los casos no tener cuidados parentales, toda la energía disponible puede destinarse a la producción de descendencia (Shine y Schwarzkopf, 1992).

De acuerdo con nuestros resultados, la relación que existe entre la masa de los adultos y la longitud hocico-cloaca de los adultos, es positiva; lo que coincide con Feldman y Meiri (2013), quienes también compararon estos dos atributos de vida en serpientes, aunque en su comparación, analizan diferentes familias. Es interesante que Feldman y Meiri (2013) mencionan que individuos con la misma longitud hocico-cloaca, pero de diferentes familias difieren en sus masas ya que su hábito es diferente. Lo cual también podría ser un patrón entre las especies de la familia Colubridae, ya que al ser una de las familias con mayor distribución geográfica, experimenta mayores variaciones en hábitats y tiene mayor diferencia en hábitos. Sin embargo, dada la limitación en la información anteriormente descrita, se requiere mayor cantidad de estudios ecológicos para poder determinar si efectivamente individuos con mayores tallas tienen a su vez mayores masas aun cuando los hábitos son distintos.



La masa de los adultos y su relación con la longevidad tiene una tendencia positiva entre los dos atributos de historia de vida, indicando que entre mayor masa es más probable que las especies sean más longevas. Este resultado coincide con Hallmann y Griebeler, (2018) donde se encuentran la misma relación positiva entre estos dos atributos de historia de vida en diferente tipo de escamados. Aunque exista esta relación positiva Scharf *et al.*, 2014 mencionan que esta relación no explica muy bien la longevidad de los lepidosaurios y es probable que otros atributos y factores externos tengan un efecto más fuerte en la longevidad. Además, la longevidad tiene una tendencia positiva con la longitud hocico-cloaca de las serpientes, esto puede deberse a que individuos que maduran “tarde” requieren de mayor tiempo para alcanzar la madurez, por lo que los procesos de acumulación de biomasa llevan más tiempo; además, los reptiles al no regular metabólicamente su temperatura dependen de las condiciones ambientales para la incorporación de biomasa a través del metabolismo, por lo que su crecimiento está restringido. Así mismo mencionan Scharf *et al.*, (2014) que los lepidosaurios más grandes viven más tiempo, esto dado que hay una compensación entre reproducción y crecimiento que indica que crecer un mayor tamaño retrasa la reproducción y selecciona para una vida más longeva.

La longevidad y el número de neonatos por evento reproductivo tiene una tendencia positiva, sin embargo, Scharf *et al.*, 2014 mencionan que la inversión en reproducción dando como resultado nidadas grandes se correlaciona con una vida más corta. Esto contrasta con nuestros resultados que indican que hay especies con nidadas pequeñas que llegan a vivir muchos años y especies con nidadas grandes que de igual forma alcanzan una vida más longeva. Sin embargo, la senescencia reproductiva está influida por muchos otros factores, como el tipo de forrajeo. Se ha observado que los depredadores activos tienden a tener un crecimiento más acelerado, así como una menor masa corporal, mientras que los depredadores de emboscada tienden a tener un crecimiento más lento y una mayor masa corporal (Webb, *et al.*, 2003; Mesquita, *et al.*, 2016a). Adicionalmente, se sabe

que los reptiles son un grupo con crecimiento indeterminado y aumentan su fecundidad a lo largo de la vida adulta, esto podría deberse a su fisiología (Bronikowski, 2008). No se sabe si los Colúbridos experimentan una senescencia debido a los pocos estudios en esta área (Cayuela et al., 2019). En el estudio realizado por Cayuela et al., (2019) se encontró que para víboras del género *Bitis* y *Causus* existía una senescencia negativa, resultado de la variación en el tamaño a lo largo de la vida del individuo y de la supervivencia dependiente del tamaño (Vaupel et al., 2003). Además, reportan que para *Vipera aspis* no se presentó senescencia ni positiva ni negativa. Con base en esto podríamos decir que dependiendo del hábitat de vida, el tamaño, el tipo de alimentación y otros factores en las diversas especies de la familia Colubridae podríamos encontrar senescencia reproductiva positiva, negativa o incluso especies que no presenten ningún tipo de senescencia.

En cuanto a la longitud hocico-cloaca comparada con el número de neonatos por evento reproductivo se observa una tendencia positiva el cual es consistente con la tendencia observada en King, 2000 en el cual se recopiló información de *Iguana iguana* y *Elaphe ruforsata*, en donde en las dos especies existe una tendencia positiva entre estos dos atributos. Esto nos indica que el número de neonatos por evento reproductivo aumenta como se espera con el incremento en la longitud de los adultos sobre todo de las hembras.

## CONCLUSIÓN.

De acuerdo con nuestros resultados podemos concluir que dentro de las subfamilias pertenecientes a la familia *Colubridae*, existen vacíos muy importantes de información con respecto a los atributos de historia de vida, aunque la familia *Colubridae* se encuentre con una distribución cosmopolita, la mayoría de las especies estudiadas se encuentran en zonas templadas.

Por otro lado, al realizar los análisis de mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS) para los cuatro atributos seleccionados se observaron tendencias positivas entre los diferentes atributos de historia de vida, aunque con poca relación, pero esto puede deberse a que se utilizaron especies de diversas partes del mundo. También podría deberse al reducido número de especies utilizadas en función de los vacíos existentes en la información de esta familia. Se recomienda realizar un estudio con especies de fácil acceso a la información o un estudio de campo con especies filogenéticamente cercanas para obtener información acerca de sus atributos de historia de vida para tener una visión más clara de sus tendencias evolutivas.

Finalmente podemos decir que los atributos de historia de vida son de gran relevancia ya que gracias a ellos podemos saber si muchas de las especies de organismos de diferentes grupos han tenido cambios evolutivos, al tener grandes vacíos de información esto se complica y no se tienen claro si pueden existir cambio evolutivo en los individuos.

### LITERATURA CITADA.

Anderson, J. G. T. (2012). Deep Things Out of Darkness: A History of Natural History. Berkeley, CA: University of California Press.; Tewksbury, J., et al. 2014. Natural history's place in science and society. *BioScience* 64.300–310.

Angarita-Sierra, T. G. (2017). Análisis demográfico de la matanza de serpientes como amenaza para su conservación: estudio de caso de una población de *Ninia atrata*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Colombia.

Avila, R. W., Ferreira, V. L., Arruda, J. A. O. (2006). Natural History of the South American Water Snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brazil. *The Society for the Study of Amphibians and Reptiles*. 40. 2. 274-279. Doi: 10.1670/113-05N.1.

Blomberg, S.P. Garland, T. (2002). Tempo and Mode in Evolution: Phylogenetic inertia, Adaptation and Comparative Methods. *J. Evol. Biol.* 15. 899-910. Doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00472. x.

Bronikowski, A. M. (2008). The evolution of aging phenotypes in snakes: a review and synthesis with new data. *AGE*. 30. 169-176. Doi: 10.1007/s11357-008-9060-5.

Carreira, S.; Meneghel, M., & Achaval, F. (2005). Reptiles de Uruguay. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Animal, Universidad de la República. Ed. D. I. R. A. C. (División de Relaciones y Actividades Culturales), Facultad de ciencias. Montevideo. ISBN: 9974 - 0 - 0284 - 2.

Cayuela, H., Akani, G. C., Hema, E. M., Eniang, E. A., Amadi, N., Ajong, S. N., Dendi, D., Petrozzi, F., Luiselli, L. (2019). Life history and age-dependent mortality processes in tropical reptiles. *Biological Journal of the Linnean Society*. 128. 251-262. Doi: 10.1093/biolinnean/blz103.

Cervella, P., DelPero, M., Zampicinini, G. (2009). Natural Selection and The Effects of Ecological Interaction on Populations. *Biological Science Fundamentals and Systematics*. 1.

De Magalhães, J. P., Costa, J. (2009). A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits. *Journal of Evolutionary Biology*. 22. 8. 1770–1774. Doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01783.x

Dumont, B.L. (2017). Variation and Evolution of the Meiotic Requirement for Crossing Over in Mammals. *Genetics*. 205. 155-168. DOI:10.1534/genetics.116.192690.

Eguarte, L. E., Aguirre-Liguori, J. A., Jadón-Barbolla, L., Aguirre-Planter, E., Souza V. (2013). Genómica de poblaciones: nada en evolución va a tener sentido si no es a la luz de la genómica, y nada en genómica tendrá sentido si no es a la luz de la evolución. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 16. 1. 42-56. Doi: 10.1016/S1405-888X(13)72077-1.

Fabian, D. Flatt, T. (2012). Life History Evolution. *Nature Education Knowledge*. 3. 10. 24.

Feldman, A., Meiri, S. (2013). Length–mass allometry in snakes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 108. 161-172. Doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.02001. x.

Figuroa, A., McKelvy, A. D., Grismer, L. L. Bell, C. D., Lailvaux, S. P. (2016). A Species-Level Phylogeny of Extant Snakes with Description of a New Colubrid Subfamily and Genus. *PLoS ONE*. 11. 9. Doi: 10.1371/journal.pone.0161070.

Flores-Villela, O., García-Vázquez, U. O., (2014). Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85. 467-475. DOI:10.7550/rmb.43236.

Hallas, J., Parchman, T., y Feldman, C. (2021). Phylogenomic analyses resolve relationships among garter snakes (Thamnophis: Natricinae: Colubridae) and elucidate biogeographic history and morphological evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 4. 167. DOI: 10.1016/j.ympev.2021.107374.

Hallmann, K., Griebeler, E. M. (2018). An exploration of differences in the scaling of life history traits with body mass within reptiles and between amniotes. *Ecology and Evolution*. 8. 5480- 5494. Doi: 10.1002/ece3.4069.

Hereford, J., Hansen, T. F., Houle, D. (2004). Comparing Strengths of Directional Selection: How Strong is Strong?. *Evolution*. 58. 10. 2133-2143. Doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb01592. x.

Ibarra-Bautista, A., Otazo-Sánchez, E., Gaytán-Oyarzun, J. C., Marmolejo-Santillán, Y. (2021). Serpientes: un campo no explorado. *Pädi Boletín Científico de Ciencias Básicas e Ingenierías del ICBI*. 8. 16. 69-74. Doi: 10.29057/icbi.v8i16.5821.

James, T. D., Salguero-Gómez, R., Jones, O. R., Childs, D. Z., Beckerman, A. P. (2021). Bridging gaps in demographic analysis with phylogenetic imputation. *Conservation Biology*. 35. 4. 1210–1221. Doi:10.1111/cobi.13658.

Jarrod D Hadfield (2010). MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software*. 33. 2. 1-22. URL <https://www.jstatsoft.org/v33/i02/>.

Jhonson, B. R., Lam S. K. (2010). Self-organization, Natural Selection, and Evolution: Cellular Hardware and Genetic Software. *BioScience*. 60. 11. 879-885. Doi: 10.1525/bio.2010.60.11.4.

Kelly, C. M. R., Barker, N. P. Villet, M.H. (2003). Phylogenetics of Advanced Snakes (Caenophidia) Based on Four Mitochondrial Genes. *Systematic Biology*. 52. 4. 439-459. Doi: 10.1080/10635150390218132.

King, R. B. (2000). Analyzing the Relationship between Clutch Size and Female Body Size in Reptiles. *Journal of Herpetology*. 34. 1. 148-150. Doi: 10.2307/1565253.

Kirk, K. M., Blomberg, S. P., Duffy, Heath, A. C., Owens, I. P. F., Martin, N. G. (2001). Natural Selection And Quantitative Genetics of Life-History Traits in Western Women: A Twin Study. *Evolution*. 55. 2. 423-435. Doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01304. x.

Latta, R. G. (2010). Natural Selection, Variation, Adaptation, and Evolution: A Primer of Interrelated Concepts. *International Journal of Plant Sciences*. 171. 9. 930-944. Doi: 10.1086/656220.

Lawson, R. (1987). Molecular Studies of Thamnophiine Snakes: 1. The Phylogeny of the Genus *Nerodia*. *Journal of Herpetology*, 21. 2. 140. DOI:10.2307/1564474.

Lawson, R., Slowinski, J. B., Crother, B. I., Burbrink, F.T. (2005). Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37. 581-601. Doi: 10.1016/j.ympev.2005.07.016.

Losos, J. B. (2016). "Chapter 2. What Is Evolution?". *How Evolution Shapes Our Lives: Essays on Biology and Society*, edited by Jonathan B. Losos and Richard E. Lenski, Princeton: Princeton University Press, pp. 15-30. <https://doi.org/10.1515/9781400881383-004>.

Matthen, M., Ariew, A. (2002). Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection. *The Journal of Philosophy*. 99. 2. 55-83. Doi: 10.2307/3655552.

Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Cambridge, MA.

Mesquita, O. D., Costa, G. C. Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J., Pianka, E. R. (2016a). Life-History Patterns of Lizards of the World. *The American Naturalist*. 187. 6. 689-705. Doi: 10.1086/686055.

Mesquita, O. D., Faria, G. R., Colli, G. R., Vitt, L. J., Pianka, E. R. (2016b). Lizard life-history strategies. *Austral Ecology*. 41. 1-5. Doi: 10.1111/aec.12276.

Morrison, C., Hero, J-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*. 72. 270-279. Doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00696. x.

Myhrvold, N. T., Baldrige, E., Chan, B., Sivam, D., Freeman, D. L., Ernest, S. K. M. (2015). An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds,

mammals, and reptiles. *Ecological Society of America*. 96. 11. 3109. Doi: 10.1890/15-0846R.1.

Nagy, Z. T., Joger, U., Wink, M., Glaw, F., Vences, M. (2003). Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proc. R. Soc. Lond.* 270. 2613-2621. Doi: 10.1098/rspb.2003.2547.

Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., Pearse, W. (2018). *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*. R package version 1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=caper>

Paradis E., Schliep K. (2019). *ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R*. *Bioinformatics*. 35. 526-528.

Pérez-Mendoza, H. A., Zuñiga-Vega, J. J. (2010). Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias*. 99. 14-22.

Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitsky, A. H. and Wells, K. D. (2004). *Herpetology*. Pearson Prentice Hall, New Jersey. Pp. 726.

Pyron, A. R., Burbrink, F. T., Wiens, J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC. Evolutionary Biology*. 13. 93. 1-53 Doi: 10.1186/1471-2148-13-93.

R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rambaut, A. (2010) *FigTree v1.4.4*. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

Rueffler, C., Van Dooren, T. J. M., Leimar, O., Abrams, P. A. (2006). Disruptive selection and then what?. *Trends in Ecology and Evolution*. 21. 5. 238-245. Doi: 10.1016/j.tree.2006.03.003.



Sanjak, J. S., Sidorenko, J., Robinson, M. R., Thornton, K. R., Visscher, P. M. (2018). Evidence of directional and stabilizing selection in contemporary humans. *PNAS*. 115. 1. 151-156. Doi: 10.1073/pnas.1707227114.

Scharf, I., Feldman, A., Novosolov, M., Pincheira-Donoso, D., Das, I., Böhm, M., Uetz, P., Torres-Carvajal, O., Bauer, A., Roll, U., Meiri, S. (2014). *Global Ecol. Biogeogr.* 24. 4. 396-405. Doi: 10.1111/geb.12244.

Semarnat. (2018). Programa de Acción para la Conservación de las Especies: Serpientes de Cascabel (*Crotalus* spp.). Semarnat/Conanp, México.

Shine, R., Schwarzkopf, L. (1992). The Evolution of Reproductive Effort in Lizards and Snakes. *Evolution*. 46. 1. 62–75. Doi:10.1111/j.1558-5646.1992.tb01985.x

Shine, R., Branch, W. R., Webb, J. K., Harlow, P.S., Shine, T. (2006). Sexual Dimorphism, Reproductive Biology, and Dietary Habits of Psammophiine Snakes (Colubridae) from Southern Africa. *Copeia*. 4. 650-664. Doi: [http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511\(2006\)6\[650:SDRBAD\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511(2006)6[650:SDRBAD]2.0.CO;2).

Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.

Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford.

Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, illimitations, and prospects. *Naturwissenschaften*. 87. 11. 476-486. Doi: 10.1007/s001140050763.

Symonds, M. R. E., Blomberg, S. P. (2014). A Primer on Phylogenetic Generalised Least Squares. *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*, 105–130. Doi:10.1007/978-3-662-43550-2\_5.

Uetz, P., Freed, P. & Hošek, J. (2021). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>. Consultado 10/02/22.

Vaupel, J. W., Baudisch, A., Dölling, M., Roach, D. A., Gampe, J. (2003). The case for negative senescence. *Theoretical Population Biology*. 65. 2004. 339–351. Doi: 10.1016/j.tpb.2003.12.003

Webb, J. K., Brook, B. W., Shine, R. (2003). Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from south-eastern Australia. *Austral Ecology*. 28. 601-610.

Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology. The New Synthesis*. Harvard University Press.

Wlash, D. M. (2000). Chasing Shadows: Natural Selection and Adaptation. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed*. 31. 1. 135-153. Doi: 10.1016/S1369-8486(99)00041-2.

Yohua, C. (2009). Conservation biogeography of the snake family Colubridae of China. *North-Western Journal of Zoology*. 5. 2. 251- 262.