

00381

25
24



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**ECOLOGIA ALIMENTARIA Y DEMOGRAFIA DE
Cophosaurus texanus (SAURIA: PHRYNOSOMATIDAE)
EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLOGIA
P R E S E N T A
MARIA EUGENIA MAURY HERNANDEZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. GONZALO HALFFTER SALAS

297615

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

PAGINACIÓN

DISCONTINUA

CONTRIBUCION DE MEXICO AL PROGRAMA MAB - UNESCO DE LAS
RESERVAS DE LA BIOSFERA

EL PRESENTE ESTUDIO SE DESARROLLO COMO PARTE DEL PROYECTO
CONACYT (051029): INVESTIGACION ECOLOGICA Y DESARROLLO DE LAS
RESERVAS DE LA BIOSFERA DEL NORTE DE MEXICO.

RESUMEN

Se estudiaron varios aspectos de la ecología de *Cophosaurus texanus* (Sauria: Phrynosomatidae) para determinar la estructura de su población y entender su funcionamiento. Este estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, ubicada en el Bolsón de Mapimí, centro del Desierto Chihuahuense.

Durante dos periodos (1977-1978 y 1988-1989) se determinó la composición de la dieta, su diversidad y selectividad mediante análisis de contenidos estomacales ($n= 152$). La dieta de esta lagartija se caracterizó por ser generalista y no selectiva, aunque mostró preferencia por ciertas presas y fué diferente entre hembras y machos. La dieta estuvo constituida principalmente por taxa de 12 órdenes de artrópodos y su composición varió entre años. La disponibilidad del alimento tuvo una correlación significativa con la precipitación.

También, se estudiaron algunos aspectos de la reproducción de esta lagartija. Para determinar el ciclo reproductivo se colectaron 156 individuos durante un periodo de 8 meses y para estimar el tamaño de la puesta se examinaron 94 hembras colectadas en los meses junio-julio durante 4 años consecutivos. Se encontró que el período reproductor de las hembras tiene una duración de 5 meses, de abril a agosto. El período reproductor en los machos se inicia en marzo y finaliza en agosto. El tamaño de la puesta promedio fué de 4.2 huevos y las hembras son fértiles desde la primera estación reproductora después de su eclosión (menores de 12 meses). El tamaño de la puesta está influenciado por el tamaño de la hembra y por la variación en los patrones de la precipitación.

Sobre aspectos demográficos se estimó la densidad de población, la tasa de supervivencia y la estructura de la población. Se muestreó 1 ha durante 20 a 30 días (junio-julio) por 15 años, utilizando el método de captura-recaptura. Se encontró una densidad promedio de 18.5 lagartijas/ha y se definieron 5 clases de edad, desde lagartijas recién eclosionadas hasta lagartijas con 3 o más años de edad. La proporción de sexos es de 1:1. El promedio de la estructura de edad de la población de *C. texanus* para todos los años, estuvo contituída por 56% de lagartijas jóvenes (hasta 1 año) y 44% de adultos (hasta 4 años). La elaboración de tablas de vida con datos agrupados en 3 periodos, permitieron evaluar la influencia de la variabilidad de la precipitación en la población.

ABSTRACT

I studied several aspects of the ecology of the Greater Earless Lizard (*Cophosaurus texanus*, Sauria: Phrynosomatidae) to determine its population structure and to understand its functioning. This study was carried out at the Mapimí Biosphere Reserve, located in the Bolsón de Mapimí, central Chihuahuan Desert.

During 1977-1978 and 1988-1989 I determined its diet composition, diversity and selectivity through the analyses of stomach contents ($n= 152$). The diet of this lizard was characterized by being generalist and non-selective, although it exhibited preference for certain prey, and it was different between females and males. The diet was composed by taxa of 12 arthropod orders and its composition varied among years. Prey availability was significantly correlated with rainfall.

I also studied some aspects of the reproductive biology of this lizards. To determine its reproductive cycle I collected 156 individuals during 8 months and to estimate clutch size I examined 94 females collected during June-July in four consecutive years. Female reproductive period lasted five months, from April to August. Male reproductive period begins in March and ends in August. Mean clutch size was 4.2 eggs and females were reproductive at a date less than 12 months after the first appearance of hatchlings. Clutch size was influenced by female body size and by variation in rainfall.

On demography aspects, I estimated population density, survival rate and population structure. A 1 Ha. plot was surveyed from 20 to 30 days in June-July over 15 years using the capture-recapture method. Mean density was 18.5 lizards/Ha and five age classes were assigned from recently hatched lizards to older than three years. Sex ratio was 1:1. The average yearly composition of the population for all years for *C. texanus* was composed 56% yearlings (hatching year) and 44% adults. Construction of life tables with data grouped in three periods, allowed the evaluation of the influence of rainfall variability in the population.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Robert Barbault, quién me proporcionó las bases para realizar este estudio, mi gratitud por sus ideas y enseñanzas, así como por sus correcciones al texto.

A mi Comité Tutorial Dr. Gonzalo Halffter, Dr. Carlos Fragoso por su orientación y correcciones, muy especialmente al Dr. Jorge Necedal por su amistad, estímulo y guía profesional durante el desarrollo de todo este trabajo.

A la Dra. Ma. del Coro Arizmendi, al Dr. Héctor Gadsden, al Dr. Rodrigo Medellín y al Dr. Fausto Méndez, quienes tuvieron la amabilidad de aceptar ser mis sinodales, mi reconocimiento por sus comentarios y sugerencias al manuscrito.

Al Dr. Gonzalo Halffter, al M. en C. Pedro Reyes Castillo y al Dr. Sergio Guevara, directores del Instituto de Ecología durante la realización de esta tesis.

Por su compañía y ayuda en el trabajo de campo agradezco a Norma Millán, Adalberto Herrera, Carlos Herrera, Héctor Enrique Maury, Adriana Hernández, de manera muy particular a *Valentina Serrano, Juan Francisco Herrera y Pedro Reyes O., quién fué uno de mis mejores ayudantes de campo durante varios años.*

A la Biól. Graciela Calderón y al Dr. Jerzy Rzedowski por sus consejos y apoyo. A mis compañeros y amigos Gustavo Aguirre, Rolando González y Rosa Bracho.

A mis padres Raúl Maury y Noemí Hernández por su estímulo y finalmente a Jorge García Ochoa, que siempre me animó para no abandonar esta tesis.

INDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE	iv
LISTA DE CUADROS	ví
LISTA DE FIGURAS	vii
INTRODUCCION GENERAL.....	1
AREA DE ESTUDIO	
I. Descripción	10
II. La comunidad de lagartijas en Mapimí	13
CAPITULO I	
ECOLOGIA ALIMENTARIA	16
Métodos	17
Resultados.....	19
Discusión	26
CAPITULO II	
ECOLOGIA REPRODUCTIVA	32
Métodos	33
Resultados.....	35
Discusión	41

CAPITULO III	
DEMOGRAFIA	47
Métodos	49
Resultados	51
Discusión	61
DISCUSION GENERAL	65
LITERATURA CITADA	74
APENDICE I. Tamaño (LHC) de las clases de edad	81
APENDICE II. Gráficas ombrotérmicas del Laboratorio del Desierto	82

LISTA DE CUADROS

	Pág.
1. Composición de la dieta de <i>Cophosaurus texanus</i> en 1987.....	20
2. Composición de la dieta de <i>Cophosaurus texanus</i> en 1988.....	21
3. Similitud de las dietas entre hembras y machos.....	25
4. Artrópodos epígeos en el matorral de gobernadora en 1987	27
5. Artrópodos epígeos en el matorral de gobernadora en 1988	28
6. Índice de Preferencia por las categorías de presas en la dieta	29
7. Características reproductivas de poblaciones de <i>Cophosaurus texanus</i> en el suroeste de Estados Unidos y norte de México	46
8. Densidad de <i>Cophosaurus texanus</i> en un matorral crasicaule.....	52
9. Proporción de supervivencia anual de <i>Cophosaurus texanus</i> en un matorral crasicaule	57
10. Supervivencia de <i>Cophosaurus texanus</i> residentes e inmigrantes	59
11. Tablas de vida de <i>Cophosaurus texanus</i> en un matorral crasicaule	60
12. Parámetros reproductivos y poblacionales de <i>Cophosaurus texanus</i> en dos zonas del desierto Chihuahuense.....	68

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
1. Zonificación y localización de la Reserva de la Biosfera de Mapimí	11
2. Gráfica ombrotérmica de la Reserva de la Biosfera de Mapimí	12
3. Frecuencia de presas expresadas como el porcentaje del peso total ingeridos	23
4. Comparación entre la precipitación mensual y la frecuencia relativa de presas ingeridas y de artrópodos disponibles en el medio.....	24
5. Variación en el volumen de los testículos a lo largo de la estación reproductiva	36
6. Variación en el volumen folicular y porcentaje de las condiciones reproductivas	37
7. Relación entre el tamaño del cuerpo y las condiciones reproductivas en hembras.....	38
8. Distribución de la frecuencia del tamaño de la puesta durante junio-julio	40
9. Gráficas ombrotérmicas del Laboratorio del Desierto.....	42
10. Estructura por tamaño de la población en diferentes épocas durante 1977- 1978	53
11. Estructura y proporción de sexos de la población de <i>Cophosaurus texanus</i>	56
12. Diagrama que muestra el efecto de la variación ambiental sobre la población de <i>Cophosaurus texanus</i>	73

INTRODUCCION GENERAL

Para entender la organización ecológica de la comunidad de lagartijas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, estudios previos se centraron en las relaciones de nicho utilizando los parámetros tiempo, habitat y alimento (Barbault et al., 1978; Barbault y Maury, 1981; Maury, 1981 a; Maury, 1981 b; Maury y Barbault, 1981).

Estos trabajos definieron que la organización de la comunidad de lagartijas en la Reserva de Mapimí está caracterizada por una marcada distribución espacial, determinada en base a las geformas lomas o cerros, bajadas, playas y dunas. La utilización diferencial de los recursos tiempo y alimento, también son factores determinantes en la organización de esta comunidad. Estos estudios además de haber logrado identificar los factores que influyen en la composición y dinámica de esta comunidad, sentaron las bases para abordar a otro nivel de organización las investigaciones sobre lagartijas.

Dos niveles de organización son importantes para conocer la estructura de la comunidad: la ecología de individuos y la de poblaciones. Tomando en cuenta que el gremio de lagartijas insectívoras es el más diverso en la zona de la bajada (Maury y Barbault, 1981), este estudio se centró a nivel de población de *Cophosaurus texanus*, una de las especies más abundantes.

Frost y Etheridge (1989) incluyen a *C. texanus* en la familia Phrynosomatidae; sin embargo, *Cophosaurus* fué agrupado anteriormente dentro de la línea Sceloporine de los Iguanidae (Adest, 1978). Este grupo, comunmente denominado lagartijas de arena habitan en los desiertos de Norte América.

En las condiciones climáticas que prevalecen en el Desierto Chihuahuense, las lagartijas han logrado adaptarse a diferentes modos de vida. Sin embargo, las

variaciones de temperatura son determinantes para su ciclo de actividad diario y estacional y durante los meses más frescos (noviembre-marzo) varias especies hibernan. Las lagartijas por ser animales ectotermos regulan los cambios de temperatura del día mediante diferentes tácticas termorreguladoras.

El patrón interanual de temperatura y del fotoperíodo en la reserva de Mapimí permanecen casi sin fluctuación a diferencia de la precipitación (Cornet, 1988). La variabilidad interanual de la precipitación es muy elevada, así como su periodicidad y variación espacial. Estas fluctuaciones de la precipitación son reflejadas en una variación de la productividad primaria, que a su vez influye en las poblaciones de insectos y por consiguiente en las lagartijas insectívoras (Dunham, 1981). En el desierto el agua es un factor limitante que afecta las poblaciones de lagartijas (Pianka, 1986), principalmente a través de la disponibilidad de alimento, en el tamaño y frecuencia de la puesta, en sus reservas de lípidos, en su crecimiento y en sus densidades.

El objetivo de este estudio fué determinar que factores ecológicos pueden tener una acción directa o indirecta sobre la población de *Cophosaurus texanus* y determinar la estructura y dinámica de la población.

Los resultados de esta tesis se presentan en tres secciones, **Ecología Alimentaria, Ecología Reproductiva y Demografía**, debido a que cada una tiene una metodología diferente y una variación en el tiempo de muestreo. Se consideró importante incluir estas tres secciones, debido a que sintetizan información estrechamente relacionada. En los análisis se manejan tanto datos inéditos como datos obtenidos en los estudios realizados anteriormente a nivel de comunidad, logrando resumir en este trabajo tres aspectos de la biología de *Cophosaurus texanus*.

Para evaluar las variaciones alimentarias se analizaron dos periodos (1977-1978 y 1987-1988). Cabe mencionar que el segundo periodo se realizó fundamentalmente para completar la información de la ecología alimentaria, específicamente sobre selectividad y disponibilidad de alimento.

En el análisis de la ecología de la reproducción se utilizaron dos conjuntos de datos. Para determinar el ciclo reproductor se utilizaron los datos obtenidos de marzo a octubre de 1981 y para definir el tamaño de la puesta y sus posibles variaciones se utilizaron los datos obtenidos en junio-julio durante cuatro años (1978-1981).

La población se muestreo en verano de forma continua durante un periodo de 15 años; únicamente en los dos primeros años se evaluó la población antes y después del periodo de hibernación y cuando había pequeños.

Sección I. Ecología alimentaria de lagartijas del desierto.

La mayoría de las lagartijas de desiertos son carnívoras, de tamaño pequeño (menores de 30 cm y 100 g) y su dieta es a base de invertebrados, dominando los insectos. Las lagartijas omnívoras están representadas al igual que las carnívoras en todas las familias.

El comportamiento de forrajeo de las especies carnívoras y omnívoras está asociado a dos modos de forrajeo: los forrajeros ambulantes "widely foraging" y los que cazan quietos al acecho "sit and wait" (Pianka, 1966). Los iguánidos, agámidos y gecnónidos generalmente acechan a sus presas, los teídos y la mayoría de los escíncidos forrajean ambulando; en el caso de los lacértidos se utilizan ambas tácticas de forrajeo.

La manera de obtener el alimento y el tipo de dieta de un animal, son dos problemas básicos que han sido estudiados principalmente en aves y que han contribuido al desarrollo de la teoría del forrajeo. Los modelos de forrajeo examinan el

costo/beneficio en un determinado tiempo y maximizan la tasa de energía obtenida mientras forrajean. La energía puede ser medida como un costo (energía gastada en llevar a cabo cierto comportamiento) y como un beneficio (la energía obtenida al ejercer cierto comportamiento). El tiempo es un factor crítico porque los animales pueden estar presionados para obtener sus requerimientos alimentarios, debido a que simultáneamente al forrajeo desarrollan otras actividades (Stephens y Krebs, 1986; Krebs y Davies, 1978).

En lagartijas las diferencias alimentarias están asociadas con las dos tácticas de forrajeo, las ambulantes y las acechadoras. Esta dicotomía ha tenido un impacto en las teorías óptimas de las dietas y las relaciones competitivas entre las especies. Los depredadores que esperan quietos a su presa, requieren poca energía para obtener su alimento y las presas que ingieren son móviles, mientras que los depredadores que buscan a su presa requieren más energía para obtener su alimento y las presas que ingieren son más sedentarias. Sin embargo, el éxito de ambas tácticas de forrajeo depende principalmente de la movilidad, densidad, distribución espacial y tamaño de las presas, así como de las características del depredador (Huey y Pianka, 1981; Pianka, 1986).

Pianka (1986) hace una comparación intercontinental de varios factores relacionados con el modo de vida de especies de lagartijas de varios desiertos. Un 60% de las lagartijas diurnas de Norte América son forrajeros quietos, y en comparación sólo un 18% en Australia y 16% en Kalahari; mientras que de forrajeras ambulantes encontró sólo un 14% en Norte América, en comparación con 36% en Australia y 27% en Kalahari.

La diversidad de la dieta varía entre las especies en tiempo y espacio, y la composición de la dieta cambia en función de la disponibilidad de alimento. Muchas

lagartijas tienen dietas generalistas, pocas especies tienen dietas especialistas. Por ejemplo, el agámido *Moloch horridus* come básicamente una especie de hormiga, el género *Phrynosoma* que también consume hormigas, y otros géneros especialistas consumidores de termitas son *Eremias*, *Typosaurus* y *Ctenotus*. Algunas lagartijas que usualmente tienen dieta generalista, en ocasiones la restringen al consumo de determinado alimento. Por ejemplo, a escorpiones el género *Nucras*, a ciertas lagartijas los varánidos y a termitas algunas especies de *Cnemidophorus* (Maury, 1981 b; Pianka, 1986).

Sección II. Ecología reproductiva de lagartijas del desierto.

Diferentes factores influyen en el éxito reproductivo de las distintas especies de animales. El tamaño del cuerpo de la hembra está relacionado con la fecundidad, peso de los huevos o prole. Los machos más grandes pueden tener más apareamientos. Con la edad declina la supervivencia y por lo tanto el éxito reproductivo es más variable, debido a que está asociado con la defensa del territorio y con el número de hembras que pueda seleccionar. La supervivencia individual y el éxito reproductivo están estrechamente ligados al crecimiento y la densidad de la población. La variación en el éxito reproductivo también puede ser causada por diferencias fenotípicas individuales, variación climática, calidad del hábitat, por la proporción de sexos y por cambios de la densidad (Clutton-Brock, 1988).

La mayoría de las especies del desierto son ovíparas y muy pocas especies (escíncidos, xantúsididos y phrynosomátidos) son vivíparas. Algunas especies se reproducen una vez al año, otras dos o más. También el tamaño de la puesta varía de uno a más huevos, con excepción de los gecónidos y del género *Anolis* en que el

tamaño de la puesta es de uno o dos huevos, debido a las condiciones ambientales. Esta variabilidad en la biología reproductiva de las lagartijas ha generado numerosos estudios que facilitaron el desarrollo de teorías sobre tácticas reproductivas (Tinkle, 1969; Tinkle et al., 1970; Pianka, 1976; Barbault, 1981; Vitt y Price, 1982).

Existe una enorme variación en el tamaño y frecuencia de la puesta, así como en el tamaño del huevo o de la progenie entre las diferentes especies de lagartijas. Algunas especies de agámidos tienen doble puesta, siendo de tamaño mayor la segunda (Pianka, 1971). Las hembras más grandes tienden a tener puestas más grandes y a incrementar su tamaño durante la estación reproductiva, logrando que la segunda puesta sea mayor que la primera (Pianka y Parker, 1975). Muchos iguánidos y agámidos tienen puestas grandes y el tamaño de la puesta se incrementa a mayor tamaño de las hembras (Pianka, 1986). El tamaño de los huevos está relacionado con el crecimiento, haciendo posible que existan diferencias en la supervivencia de la progenie; en gecónidos existe una correlación entre el tamaño del cuerpo y tamaño del huevo (Vitt y Price, 1982).

Las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento provocan cambios en la fecundidad; por ejemplo, *Uta stansburiana* tiene una mayor puesta cuando hay mayor disponibilidad de alimento (Parker y Pianka, 1975). Algo similar ocurre con *Sceloporus merriami* y *Urosaurus ornatus* (Dunham, 1981).

El fotoperíodo, la temperatura y la precipitación influyen en la respuesta reproductiva de muchas especies de lagartijas (Mayhew, 1964; Marion, 1982; Ferguson et al., 1990).

Sección III. Demografía.

Desde el punto de vista ecológico es importante conocer cuántos individuos conforman una población, que tan rápido se incrementa o decrece, cual es la proporción de nacimientos y muertes. Asimismo, es importante conocer otros parámetros como densidad, estructura de edades, proporción de sexos, variabilidad genética.

Es necesario determinar el número de animales que existen en un área para conocer la disposición espacial de la población y sus cambios en el tiempo. Las fuerzas que regulan el tamaño de una población pueden ser independientes de la densidad, por ejemplo la mortalidad debida a tormentas, sequías, o heladas. El tamaño de la población también puede ser regulado por factores dependientes de la densidad, en cuyo caso la acción sobre un individuo depende del tamaño de la población; por ejemplo, la fecundidad, tamaño de la puesta, territorialidad.

La ecuación básica en demografía es la de Euler-Lotka, que especifica la relación entre el crecimiento de una población (r) con la edad de la madurez (α), la edad de la última reproducción (w), la supervivencia de una determinada clase de edad (l_x) y el número de nacimientos esperados en una clase de edad (m_x)

$$\sum_{x=\alpha}^{x=w} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

Esta ecuación estima la tasa intrínseca de crecimiento natural (r), la cual es una medida de la adecuación en la teoría de historias de vida. Para utilizar la ecuación de Euler-Lotka, es necesario que se cumplan tres condiciones: (i) que la proporción de individuos en cada clase de edad permanezca constante a través del tiempo, (ii) que el crecimiento de la población sea exponencial y (iii) que la mortalidad y la fecundidad permanezcan constantes a través del tiempo. En poblaciones naturales generalmente no se cumplen estas características; sin embargo, la ecuación de Euler-Lotka se puede

utilizar para ciertos modelos de poblaciones, por ejemplo con datos experimentales o en determinadas fases de la población (Stearns, 1992).

La edad de la madurez, es un parámetro poblacional que ha contribuido a la teoría de historias de vida. En reptiles, se han logrado definir dos tendencias: la madurez tardía y la madurez temprana. La repercusión en la población de estos dos tipos de madurez es diferente. Los beneficios de una madurez temprana son generaciones cortas y con alta supervivencia a la madurez debido a que el período juvenil es muy corto. En la madurez tardía los beneficios son una elevada fecundidad debido al tamaño grande del cuerpo, una baja mortalidad juvenil y una alta fecundidad durante su vida (Tinkle, 1969).

En reptiles son muy grandes las diferencias en el promedio de la puesta y la fecundidad entre las especies. El número y tamaño de las puestas difiere entre las clases de edad y generalmente se incrementa con el tamaño del cuerpo (edad). El número y tamaño de puesta puede variar estacionalmente debido a las diferencias de disponibilidad de los recursos.

El tamaño y la masa relativa de la nidada está en función de la forma del cuerpo, del modo de forrajeo (acechadores y ambulantes) y de las estrategias de escape al depredador (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982). Las especies que forrajean quietas, tienen una masa relativa alta de la puesta (peso de la puesta/ peso del cuerpo), su cuerpo es pequeño y robusto y para escapar de los depredadores confían en su camuflaje. A diferencia, las especies que forrajean activamente tienen una gran agilidad y velocidad para escapar de sus depredadores, su cuerpo es alargado y esbelto y, en proporción con la masa del cuerpo, el tamaño de las puestas es relativamente más pequeño (Vitt y Congdon, 1978).

Estudios sobre dinámica de poblaciones y de historia de vida que han sido llevados a cabo en ambientes neárticos, han mostrado diferencias interespecíficas

temporales y geográficas en las características de historia de vida de las lagartijas. Estas variaciones han sido atribuidas principalmente a ambientes específicos (Tinkle y Ballinger, 1972; Parker y Pianka, 1975; Ballinger, 1983; Dunham, 1982; Tinkle y Dunham, 1986; Abts, 1987). Sin embargo, aún son necesarios más estudios y principalmente a largo plazo para poder definir los patrones de historia de vida en lagartijas.

Este estudio a largo plazo permitirá ampliar el conocimiento de la historia natural y la ecología de *Cophosaurus texanus*, también será posible evaluar como varían entre los años los niveles de los recursos y como afectan su forrajeo y sus características reproductivas y de su población. Por otro lado este estudio será una contribución para la descripción de las historias de vida y entender los mecanismos evolutivos en lagartijas.

AREA DE ESTUDIO

I. Descripción

El área de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, establecida en 1977 como reserva de la biosfera dentro del marco conceptual del Programa MAB (Man and Biosphere, Hombre y Biosfera) de la UNESCO. En 1979 por decreto presidencial, es establecida como zona de protección ecológica en el Estado de Durango. El establecimiento, desarrollo y descripción de las características de esta área de conservación han sido ampliamente descritas (Halffter, 1978; 1981; 1984; 1988; Halffter et al., 1980; Maury, 1988).

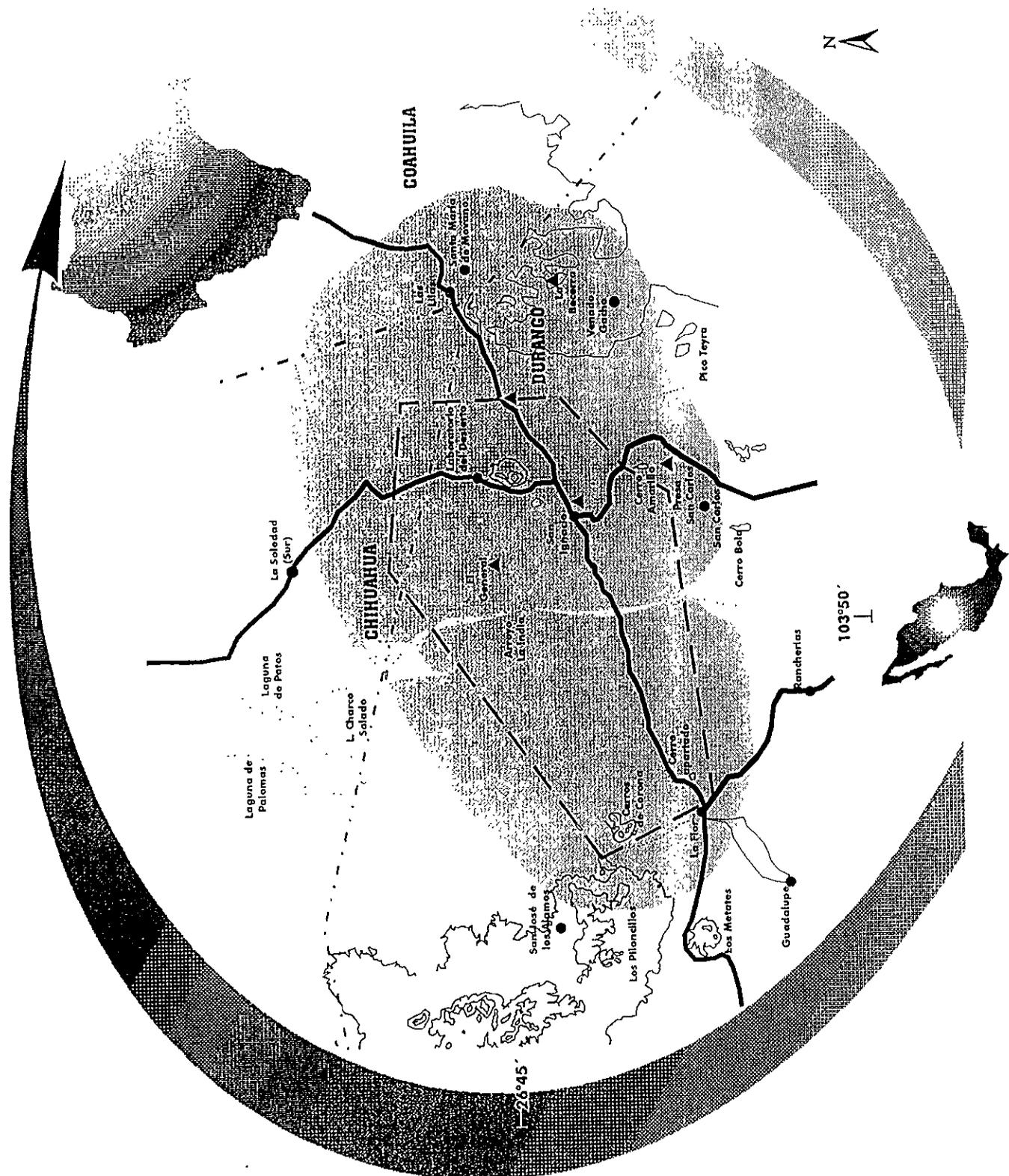
La reserva tiene una extensión aproximada de 103,000 ha y se localiza entre los 26° 29' y 26° 52' de latitud Norte y entre los 103° 32' y 103° 58' de longitud Oeste, en el área fisiográfica del Bolsón de Mapimí, en la porción central del Desierto Chihuahuense (Figura 1).

En la reserva una serie de arroyos intermitentes y antiguos lechos de lagunas forman cuencas cerradas o bolsones. El relieve está constituido de bajadas, playas, lomas y cerros, su altitud varía de 1100 a 1480 m (Bartolino, 1988).

El clima es de tipo tropical árido con lluvias en verano y con invierno fresco. La temperatura media anual es de 20.3°C con temperaturas medias mensuales de 11.5°C en enero a 27.3°C en junio (1978-1991). La precipitación promedio anual es de 290 mm con una marcada variabilidad interanual, un 65% de la precipitación se presenta de junio a septiembre (Figura 2).

La vegetación está constituida por matorrales xerófilos, caracterizados por matorrales rosetófilos (magueyal), crasicaules (nopalera) y micrófilo inerme (gobernadora); también es muy común en este tipo de vegetación encontrar grandes extensiones de pastizal de sabaneta. De acuerdo a una toposecuencia o gradiente

FIGURA 1. Zonificación y localización de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Zona núcleo (líneas discontinuas), zona de amortiguación (área sombreada), zona de influencia (sin límites precisos). Límites de los estados (línea y dos puntos). Brecha (línea continua gruesa), vereda (línea punteada), presones (triángulos), curvas de nivel (línea tenue continua), asentamientos humanos (círculos negros).



COAHUILA

DURANGO

CHIHUAHUA

La Soledad (Sur)

Laguna de Patos

Laguna de Palomas

L. Charco Salado

26°45'

103°50'



Cerro Bolfo

Rancharitas

Guadalupe

Los Metates

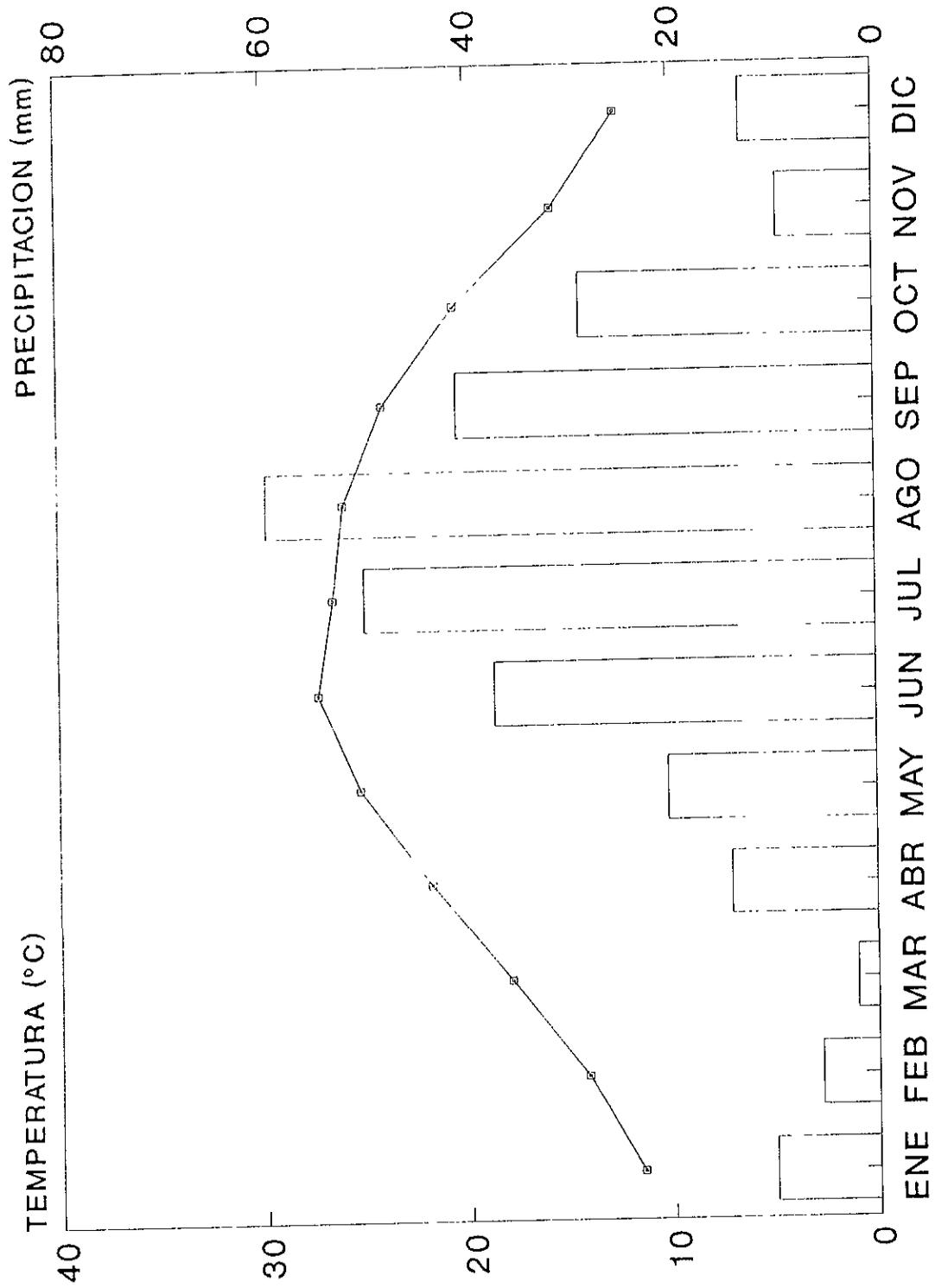
Los Pilonillos

San José de los Rios

Cerro de la Corona

Cerro de la Cruz

FIGURA 2. Gráfica ombrotérmica de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Temperatura media mensual (líneas) y precipitación mensual (barras). Datos de la estación metereológica del Laboratorio del Desierto (marzo de 1978 a diciembre de 1991).



altitudinal (cerro - bajada - playa), existe una marcada variación en la composición y fisonomía de la vegetación (Martínez y Morello, 1977).

El habitat de *Cophosaurus texanus* se localiza en cerros, pie de monte, lomas y bajadas, con suelos arenosos y grava, de origen ígneo y sedimentario. En los cerros la vegetación está constituida por matorrales de *Larrea tridentata* y *Fouquieria splendens*, especies dominantes asociadas a suculentas como *Agave asperrima*, *A. lecheguilla*, *Euphorbia antisyphilitica* y *Jatropha dioica*. En el pie de monte los arbustos más característicos son *Cordia parvifolia*, *L. tridentata* y *Acacia constricta*. En las lomas y bajada superior, los arbustos dominantes son *L. tridentata* y *F. splendens*, y en algunas ocasiones la especie dominante es *Opuntia rastrera*. En la bajada inferior se encuentran matorrales abiertos de *Prosopis glandulosa* y *L. tridentata* (Breimer, 1985; Montaña y Breimer, 1988).

II. La comunidad de lagartijas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

Para entender la organización ecológica de la comunidad de lagartijas en la reserva de Mapimí, los primeros trabajos se centraron en el estudio de las relaciones de nicho, considerando los parámetros tiempo, espacio y alimento. Tomando como base un perfil altitudinal que incluye formaciones de paisaje, suelo y vegetación, fué posible identificar una zonación ecológica y expresarla cartográficamente, determinando el inventario de lagartijas y su distribución espacial en una toposecuencia cerro-bajada-playa-dunas (Barbault y Grenot, 1977; Maury y Barbault, 1981).

En las zonas muy accidentadas del cerro, *Sceloporus poinsetti* es relativamente abundante y *Xantusia vigilis* es un relictos. Asimismo, en el cerro y las lomas es común

encontrar a *Cophosaurus texanus* y en menor abundancia a *Cnemidophorus scalaris*, *Phrynosoma modestum* y *Crotaphytus collaris*.

La bajada es la zona de mayor diversidad; de las 17 especies de lagartijas registradas en la reserva de Mapimí, 12 se encuentran en esta zona. Las más abundantes son *Cophosaurus texanus*, *Sceloporus undulatus*, *Cnemidophorus tigris*, *Cnemidophorus scalaris* y *Coleonyx brevis*; menos abundantes son *Sceloporus magister*, *Phrynosoma modestum*, *Phrynosoma cornutum*, y las más escasas son *Crotaphytus collaris*, *Gambelia wislizenii*, *Uta stansburiana* y *Eumeces obsoletus*.

En la playa las especies más frecuentes son *Cnemidophorus inornatus*, *Cnemidophorus scalaris*, *Holbrookia maculata* y *Sceloporus undulatus*; en menor proporción se encuentran *Phrynosoma cornutum*, *Gambelia wislizenii* y *Eumeces obsoletus*.

Las especies que se encuentran en las dunas son *Uma parapygas*, que es la más abundante, *Uta stansburiana* y *Cnemidophorus tigris*.

Los ciclos de actividad de casi todas las especies de lagartijas son de marzo a octubre, a excepción de *U. stansburiana* y *U. parapygas* que están activas todo el año (Maury, 1981 a; Gadsden et al., 1993; Palacios, 1993). Los patrones de actividad diaria de las especies más abundantes que se encuentran en la bajada y en las dunas, pueden ser de dos tipos: el ciclo continuo como en *C. texanus*, *S. undulatus*, *U. parapygas* y *U. stansburiana*, y el ciclo discontinuo como en las especies de *Cnemidophorus* (Maury, 1981 a; Gallina et al., 1985).

Determinar la dieta fué indispensable para comprender la utilización y el reparto de los recursos en el gremio de lagartijas insectívoras diurnas. Se distinguieron tres grupos de dieta: (i) dieta generalista, sin ninguna preferencia alimentaria, como en

C. texanus, *H. maculata*, *S. undulatus* y *U. stansburiana*, (ii) dieta generalista con preferencia en Isoptera, característica de todas las especies de *Cnemidophorus*, (iii) dieta especializada en el consumo de hormigas, como es el caso de las dos especies de *Phrynosoma*. En estas lagartijas se distinguen las especies territoriales, cuyo comportamiento para alimentarse es permanecer quietas y esperar a sus presas como *C. texanus*, *S. undulatus*, *U. parapygas*, *H. maculata*, *U. stansburiana*, *P. cornutum* y *P. modestum*, y las especies del género *Cnemidophorus* que forrajean y se desplazan constantemente (Maury, 1981 b; Barbault y Maury, 1981).

Estos estudios sobre reparto de recursos, han permitido identificar factores primarios que influyen en la composición y dinámica de la comunidad de lagartijas, que se expresan en la utilización diferencial de un habitat estructural y espacialmente heterogéneo. Otra utilización diferencial está definida por las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos alimentarios y por las estrategias de forrajeo (Barbault y Maury, 1981).

Capítulo I

ECOLOGIA ALIMENTARIA¹

Las fluctuaciones climáticas del Desierto Chihuahuense influyen en la variación de la abundancia de artrópodos. Esta variación en la disponibilidad de alimento afecta el crecimiento de las lagartijas insectívoras (Dunham, 1978; Ballinger y Congdon, 1980), el tamaño y frecuencia de sus puestas (Ballinger, 1977) y en general en su historia de vida y dinámica de poblaciones (Whitford y Creusere, 1977; Dunham, 1978; Dunham, 1981; Pianka, 1986).

Whitford y Creusere (1977) encontraron que las variaciones en la cantidad de lluvia y su distribución estacional, estuvieron correlacionadas con la productividad vegetal y de artrópodos, reflejándose en la dinámica de las comunidades de lagartijas. La calidad y cantidad del alimento ingerido por las lagartijas se reflejará en la cantidad de lípidos almacenados en los cuerpos grasos y posteriormente en su crecimiento y en los eventos reproductivos.

Un primer análisis de la composición de la dieta de *Cophosaurus texanus* se realizó para conocer el reparto de los recursos entre la comunidad de lagartijas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. El reparto del recurso alimento entre las lagartijas insectívoras puede ser directo, como resultado de la utilización selectiva del tipo de presas (especialización trófica), o indirecto, como resultado del habitat o tiempo de segregación. Especializaciones en el comportamiento de forrajeo y diferencias en

¹ Maury, M.E. 1995. Diet composition of the Greater Earless Lizard (*Cophosaurus texanus*) in Central Chihuahuan Desert. *J. Herpetology* 2: 266-272

tamaño de las lagartijas, producen una diferenciación de las dietas (Barbault *et al*, 1978; Maury, 1981 b; Barbault y Maury, 1981).

En este estudio se determinó la composición de la dieta de *C. texanus* para compararla con la dieta de años anteriores, para determinar si existe relación entre la composición de la dieta y la disponibilidad de presas y si existen diferencias alimentarias con respecto al tamaño y sexo.

Métodos

La dieta de *C. texanus* se determinó mediante el análisis de contenidos estomacales. Se examinaron 80 lagartijas que fueron sexadas y medidas, con un Vernier electrónico, en su longitud hocico - cloaca (LHC) y la longitud de la mandíbula (LM). Los individuos se colectaron en el matorral de *Larrea tridentata*, durante 1987 y 1988, cada dos meses de abril a octubre en zonas aledañas a donde se realizaba el muestreo de artrópodos epígeos, ambas áreas separadas entre 500 y 1000 m.

El estudio de artrópodos epígeos se realizó mediante colectas con 25 trampas pitfall en cuadrados de 2500 m² durante 1987, cada dos meses de enero a noviembre, y 1988, en enero y cada dos meses de abril a diciembre. Los análisis de los artrópodos encontrados en el matorral de *Larrea* se tomaron de Haces-Gil (1992).

Las presas encontradas en los estómagos con contenido estomacal (n = 77), se identificaron a nivel de orden, excepto Hymenoptera que se diferenció la familia Formicidae. Se midió la longitud de las presas por medio de un ocular graduado (0.01 mm) adaptado al microscopio estereoscópico, diferenciando si eran adultos o inmaduros.

Se retomaron 46 contenidos estomacales de *C. texanus* de los años 1977 y 1978 (Maury, 1981 b) y 29 colectados en agosto - septiembre de los mismos años y se calculó la biomasa de los artrópodos ingeridos. La biomasa de los artrópodos se estimó mediante la ecuación

$$W = 0.0305 L^{2.62}$$

donde W es el peso seco en mg y L es la longitud en mm (Rogers *et al*, 1976; 1977).

Para determinar la dieta se utilizaron dos parámetros: 1) la proporción del número total de categorías de presas en los estómagos; 2) la proporción del peso seco total de categorías de presas en los estómagos. Se presentan ambos parámetros de medición para evitar la sobrestimación o subestimación de las presas ingeridas. La proporción por número de presas exagera la importancia de los insectos pequeños y sociales, que son consumidos en gran cantidad; la proporción por peso seco exagera la importancia de una presa grande. Cada uno de éstos métodos tiene una inclinación, la cual puede evitarse si se usa la combinación de ambos, proporcionando una estimación más exacta de la dieta.

La diversidad trófica se calculó con el índice de Shannon:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i)$$

donde s es el número de categorías de presas, p_i es la proporción de la i^{ava} categoría de presa. La medida de equitatividad se calculó dividiendo H' entre H_{max} , que es la diversidad máxima posible para un número dado de categorías de presas.

Para evaluar las diferencias del consumo de presas durante cuatro veranos, se aplicó la prueba estadística de G. Para evaluar la relación entre el tamaño del cuerpo (LHC) y de la mandíbula (LM) de las lagartijas con el tamaño promedio de las presas se realizó una regresión lineal (Sokal y Rohlf, 1981).

Para determinar la superposición de la dieta entre hembras y machos se utilizó el índice simétrico de Pianka (1986)

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{(\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones de las presas de la i^{ava} categoría en la dieta del grupo de lagartijas j y k , respectivamente. La preferencia de presas ingeridas se calculó por el índice de Manly's Alpha (Chesson, 1978):

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \frac{1}{\sum (r_j/n_j)}$$

donde r_i y r_j son las proporciones de presas del tipo i ó j (1,2,3...n) en la dieta; n_i y n_j son las proporciones de presas del tipo i ó j en el medio.

Resultados

Durante 1987, las categorías de presas que *C. texanus* ingirió consistentemente fueron arañas, coleópteros adultos y larvas, himenópteros, hormigas y larvas de lepidópteros, siendo esta última la más importante, cuantitativamente en cuanto a número y peso (Cuadro 1). En 1988 las categorías de presas ingeridas consistentemente fueron: arañas, himenópteros y larvas de lepidópteros siendo cuantitativamente también las más importantes (Cuadro 2). El consumo de plantas únicamente se encontró en dos ocasiones, una en julio de 1978 y otra en octubre de 1987. Tomando en cuenta la disponibilidad de este recurso en el medio, la ingestión pudo ser accidental.

CUADRO 1. Composición de la dieta de *Cophosaurus texanus* en 1987 (n = 39). La abundancia está expresada como porcentaje del número total (N) y como porcentaje del peso seco total (P) de las categorías de presas.

ARTROPODOS	Abril		Junio		Agosto		Octubre	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Aranae	16.67	1.16	5.48	1.28	11.11	0.49	9.84	1.23
Acarina			0.68	0.04				
Pseudoscorpionidae							1.64	0.07
Isoptera			0.68	0.30			3.28	0.82
Orthoptera					11.11	39.10	1.64	5.03
Orthoptera (ninfas)	8.33	4.19	0.68	0.01	5.56	1.34		
Hemiptera	8.33	7.52	1.37	0.46	2.78	3.88	1.64	1.21
Neuroptera (larvas)			4.11	1.06	5.56	0.87	9.84	2.84
Coleoptera	8.33	1.04	5.48	0.93	8.33	0.56	4.92	0.70
Coleoptera (larvas)	8.33	24.61	1.37	0.35	2.78	0.14	1.64	2.05
Hymenoptera	25.00	24.61	9.59	7.36	5.56	1.51	24.59	11.27
Formicidae	8.33	7.52	14.38	1.44	19.44	14.27	6.56	0.91
Diptera					2.78	0.04	4.92	8.75
Diptera (larvas)							3.28	4.90
Lepidoptera			1.37	4.55				
Lepidoptera (larvas)	16.67	51.53	54.79	82.22	25.00	37.80	26.23	60.73
NUMERO TOTAL	12		146		36		61	
PESO TOTAL		169		1353		837		796
DIVERSIDAD	2.86	2.02	2.25	1.10	3.00	1.97	3.06	2.10
EQUITATIVIDAD	0.95	0.67	0.62	0.34	0.89	0.57	0.82	0.56

CUADRO 2. Composición de la dieta de *Cophosaurus texanus* en 1988 (n = 38). La abundancia está expresada como porcentaje del número total (N) y como porcentaje del peso seco total (P) de las categorías de presas.

ARTROPODOS	Abril		Junio		Agosto		Octubre	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Aranae	4.55	1.17	7.14	0.41	4.76	0.55	0.91	0.25
Acarina			2.38	0.01				
Isoptera	47.73	5.53			39.29	4.17	69.09	15.24
Orthoptera			2.38	2.72	4.76	26.88	0.91	0.25
Hemiptera			2.38	2.38	1.19	0.51	0.45	1.97
Neuroptera (larvas)	4.55	4.66			1.19	0.37	0.45	0.89
Coleoptera	11.36	5.44	19.05	2.96	7.14	3.38		
Coleoptera (larvas)	13.64	6.89			3.57	5.24	0.91	17.72
Hymenoptera	2.27	1.83	2.38	3.14	5.95	6.90	1.82	1.77
Formicidae	4.55	8.08	14.29	4.49			13.18	2.87
Diptera					1.19	1.32	0.91	2.95
Diptera (larvas)					3.57	8.98		
Lepidoptera					1.19	3.06		
Lepidoptera (larvas)	11.36	66.40	50.00	83.90	26.19	38.65	11.36	50.44
NUMERO TOTAL	44		42		84		220	
PESO TOTAL		327		1172		1098		932
DIVERSIDAD	2.58	1.80	2.14	1.02	2.62	2.54	1.53	2.18
EQUITATIVIDAD	0.82	0.60	0.71	0.34	0.73	0.70	0.46	0.66

Su estrategia de forrajeo "sit and wait" como la denomina Pianka (1969) , concuerda con la composición de su dieta (Figura 3) que es generalista y cambia año con año. Durante el verano, el consumo de artrópodos difiere significativamente entre los cuatro años del estudio, tanto en junio ($G_w = 346.08$, $gl=51$, $P < 0.001$) como en agosto ($G_w = 210.47$, $gl=45$, $P < 0.001$).

El promedio de la longitud de las presas en cada estómago mostró una correlación altamente significativa con el tamaño de las lagartijas ($r^2 = 0.48$, $gl = 144$, $P < 0.0001$). También se encontró una correlación significativa entre el promedio de la longitud de las presas y la longitud de la mandíbula ($r^2 = 0.43$, $gl = 144$, $P < 0.0001$).

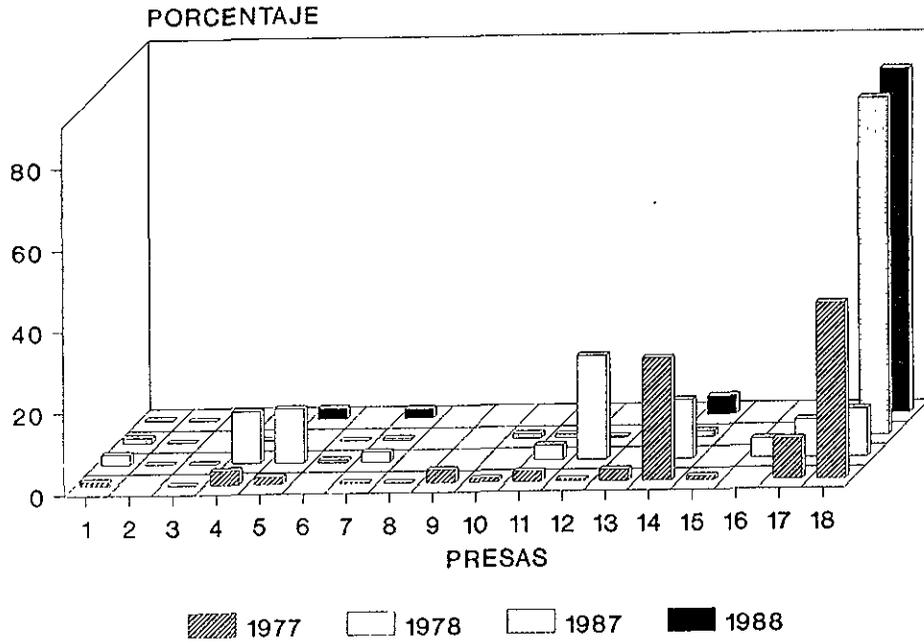
En la Figura 4 se muestra la fluctuación de la biomasa de artrópodos con su correspondiente patrón de precipitación. En 1987 (Figura 4A) se puede apreciar que la biomasa de artrópodos se incrementa después de una precipitación alta en primavera. Durante 1988 (Figura 4B) la biomasa de artrópodos en el medio y de presas ingeridas presentan un patrón similar a la precipitación. El incremento de artrópodos fué muy evidente durante el verano, el periodo más húmedo, y durante los meses más secos la biomasa de artrópodos fué menor.

Los índices de similitud entre la dieta de hembras y machos calculados con el número de individuos fluctuaron entre 0.03 y 0.80, y los índices calculados por peso seco variaron entre 0.002 y 0.96 (Cuadro 3). Cuando en los cálculos se usó el peso seco de las presas, la similitud fué alta en junio y agosto de 1977, junio y octubre de 1987 y abril de 1988, mientras que la similitud de la dieta fué alta en agosto de 1977 y octubre de 1987 cuando se usó el número de presas.

Se encontraron 28 categorías de presas disponibles en el medio: Aranae, Acarina, Scorpionida, Solpugida, Pseudoscorpionida, Collembola, Thysanura, Dictyoptera, Isoptera, Orthoptera adultos y ninfas, Psocoptera, Thysanoptera, Hemiptera

FIGURA 3. Frecuencia de presas expresadas como el porcentaje del peso total ingeridos por *Cophosaurus texanus* durante dos periodos en cuatro años. (A) Junio-Julio. (B) Agosto-Septiembre. Categorías de presas: 1- Aranae 2- Acarina 3- Pseudoscorpionida 4- Isoptera 5- Orthoptera 6- Ninfa Orthoptera 7- Hemiptera 8- Ninfa Hemiptera 9- Homoptera 10- Larva Neuroptera 11- Coleoptera 12- Larva Coleoptera 13- Hymenoptera 14- Formicidae 15- Diptera 16- Larva Diptera 17- Lepidoptera 18- Larva Lepidoptera.

A



B

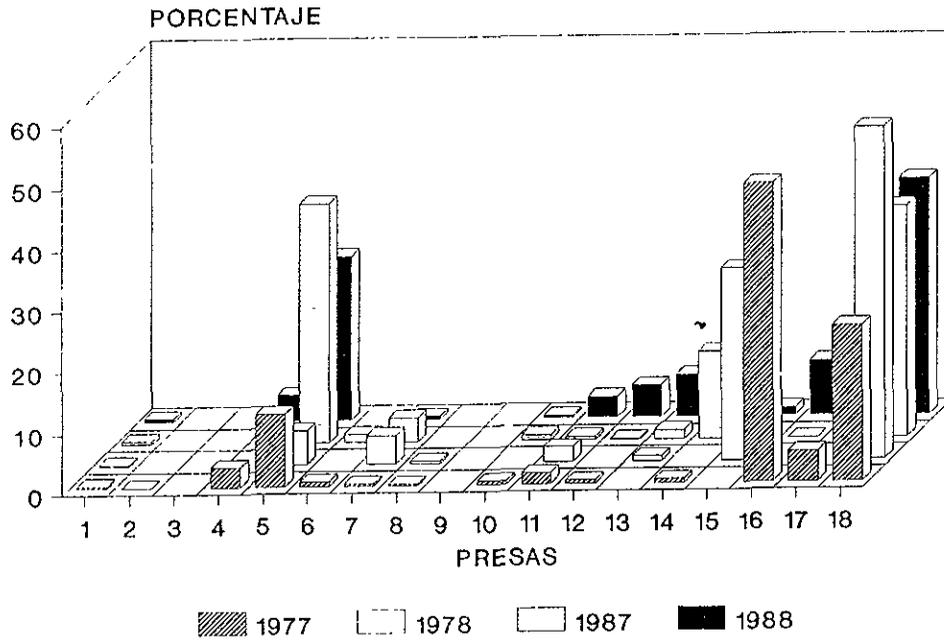
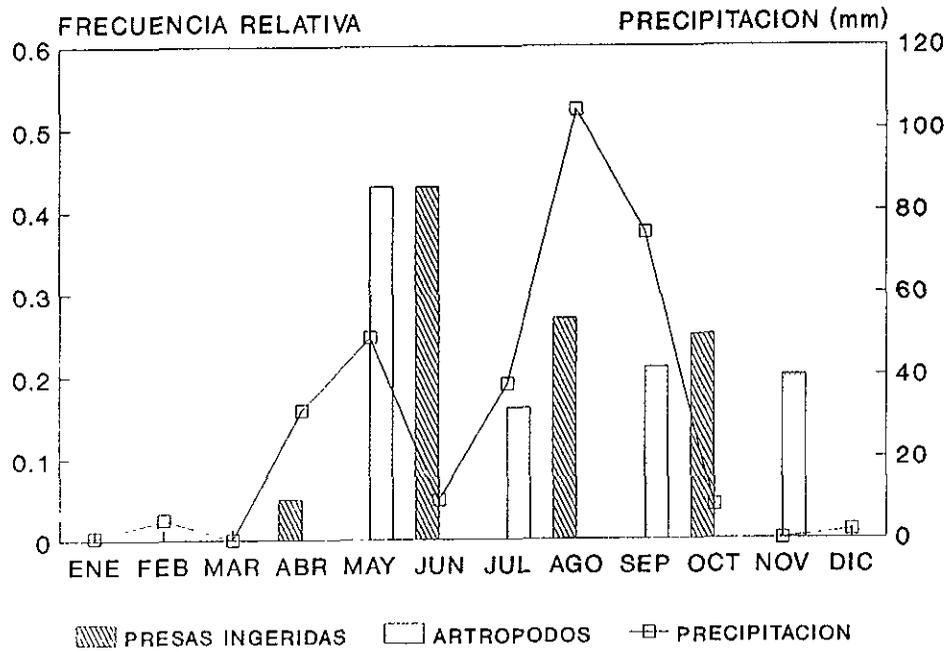
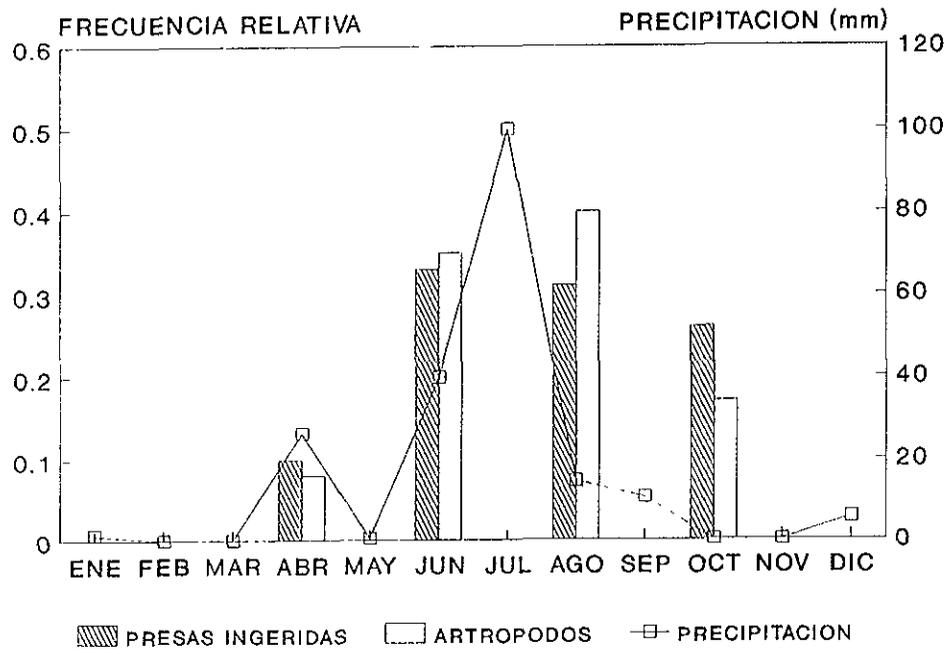


FIGURA 4. Comparación entre la precipitación mensual y las fluctuaciones de la frecuencia relativa (% peso) de las categorías de presas ingeridas por *Cophosaurus texanus* y de la frecuencia relativa de artrópodos (% peso) disponibles en el medio en 1987 (A) y en 1988 (B).

A



B



CUADRO 3. Similitud de las dietas entre hembras y machos, calculado con el número de individuos (N) y con el peso seco (P) de las categorías de presas.

AÑO	ABRIL		JUNIO		AGOSTO		OCTUBRE	
	N	P	N	P	N	P	N	P
1977	---	---	0.32	0.95	0.75	0.91	---	---
1978	---	---	0.48	0.68	0.03	*	---	---
1987	0.35	0.14	0.48	0.94	0.65	0.27	0.80	0.96
1988	0.55	0.94	0.14	0.01	0.55	0.06	0.38	0.04

* < 0.01

adultos y ninfas, Homoptera adultos y ninfas, Neuroptera adultos y larvas, Siphonaptera, Coleoptera larvas y adultos, Hymenoptera, Formicidae, Diptera adultos y larvas, Lepidoptera adultos y larvas (Cuadros 4 y 5). De estas categorías de presas únicamente 16 son ingeridas por *C. texanus* (Cuadro 6), teniendo preferencia por Isoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, estadios inmaduros de Orthoptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera. Es importante enfatizar que hay una preferencia constante por larvas de Lepidoptera en los periodos del muestreo de ambos años.

Discusión

En estudios previos sobre el reparto del recurso alimento de la comunidad de lagartijas insectívoras diurnas en la reserva de Mapimí, se han descrito tres patrones alimentarios, siendo el generalista el más común en la comunidad (Maury, 1981 b; Barbault y Maury, 1981). Los resultados de este trabajo ayudan a describir con más detalle el patrón alimentario de *C. texanus*, cuya dieta es generalista.

La dieta de esta lagartija está compuesta de 12 órdenes de artrópodos, con variaciones anuales; sin embargo, comparando estos resultados con los de Barbault *et al.* (1978) se puede apreciar que hay ciertos órdenes que son ingeridos más frecuentemente.

La variabilidad estacional y anual de la dieta está relacionada con la disponibilidad de presas, las cuales fluctúan en abundancia y diversidad debido al efecto que causa la precipitación sobre la productividad primaria. En el caso de ciertos insectos fitófagos el incremento de su población está condicionado a la lluvia (Whitford y

CUADRO 4. Artrópodos epigeos encontrados en el matorral de gobernadora (*Larrea tridentata*) en 1987. La abundancia está representada como el porcentaje del número de artrópodos (N) y como el porcentaje del peso seco total (P).

ARTROPODOS	Abril		Junio		Agosto		Octubre	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Aranae	2.94	3.44	2.15	0.63	1.51	0.21	2.67	1.83
Acarina			3.35	0.12				
Pseudoscorpionidae							0.38	0.07
Isoptera							0.19	0.07
Orthoptera					0.34	5.29		
Orthoptera (ninfas)	0.22	1.50	0.27	0.38	0.34	0.63		
Hemiptera	0.33	0.52	0.27	0.07	0.50	0.14	0.95	0.17
Neuroptera (larvas)			0.20	0.24				
Coleoptera	3.27	11.87	2.01	1.05	5.20	14.69	4.58	7.75
Coleoptera (larvas)	0.27	0.28	0.80	0.65	0.67	0.23	0.95	0.28
Hymenoptera	1.91	3.53	1.34	4.52	2.52	2.69	8.78	13.79
Formicidae	51.39	43.56	4.29	0.64	77.99	71.08	12.98	28.94
Diptera					1.51	1.24	13.74	20.83
Lepidoptera			2.01	2.34				
Lepidoptera (larvas)	0.27	1.48	2.95	40.92	0.55	0.06	0.19	0.25
OTROS*	39.40	33.81	80.35	48.42	8.89	3.74	54.58	26.03
NUMERO TOTAL	7340		2982		2385		2096	
PESO TOTAL		9970.68		5855.48		4796.27		4639.85

* Artrópodos no presentes en la dieta de *C. texanus*.

CUADRO 5. Artrópodos epígeos encontrados en el matorral de gobernadora (*Laurea tridentata*) en 1988. La abundancia está representada como el porcentaje del número de artrópodos (N) y como el porcentaje del peso seco total (P).

ARTROPODOS	Abril		Junio		Agosto		Octubre	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Aranae	2.31	8.62	2.26	1.01	2.36	1.41	2.28	0.79
Acarina			6.38	0.44				
Isoptera	1.33	3.94			0.52	0.72	0.23	0.11
Orthoptera			0.02	0.29	0.12	0.32	0.11	2.56
Hemiptera					0.06	0.21	0.03	0.32
Neuroptera (larvas)	0.04	0.65					0.11	0.10
Coleoptera	0.09	0.15	1.94	0.93	0.58	1.05		
Coleoptera (larvas)	0.18	0.47			0.06	0.02	1.48	1.07
Hymenoptera	2.31	5.90	1.87	2.55	1.01	2.18	3.53	9.06
Formicidae	90.19	71.14	78.94	75.12			57.40	56.61
Diptera					5.18	7.59	6.15	2.50
Lepidoptera					0.03	0.03		
Lepidoptera (larvas)			0.66	2.89			0.71	8.17
OTROS*	3.55	9.14	7.93	16.77	90.07	86.47	28.70	18.71
NUMERO TOTAL	4506		5143		13056		3512	
PESO TOTAL		2355.65		10931.4		12470.95		5751.20

* Artrópodos no presentes en la dieta de *C. texanus*.

CUADRO 6. Índice de Preferencia (Manly's Alpha α_i) por las categorías de presas en la dieta de *C. texanus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. m es el número total de las categorías de presas y $1/m$ es un índice de preferencia si $\alpha_i > 1/m$.

PRESAS CATEGORÍAS	Abril		Junio		Agosto		Octubre	
	1987	1988	1987	1988	1987	1988	1987	1988
Aranae	.032	.005	.030	.009	.030	.003	.022	.007
Acarina			.002	.001				
Pseudoscorpionidae							.026	
Isoptera		.085	.239			.105	.105	.249
Orthoptera				.365	.133	.054	.210	.131
Orthoptera (ninfas)	.216		.030		.066			
Hemiptera	.144		.060	.365	.022	.027	.010	.262
Neuroptera (larvas)		.242	.239		.266	.217	.210	.065
Coleoptera	.014	.242	.032	.029	.006	.017	.007	
Coleoptera (larvas)	.173	.182	.020		.017	.081	.010	.010
Hymenoptera	.074	.002	.184	.004	.009	.008	.017	.008
Formicidae	.001	*	.039	.001	.001		.003	.004
Diptera					.266	*	.002	.002
Diptera (larvas)						.217	.210	
Lepidoptera			.010			.054		
Lepidoptera (larvas)	.346	.242	.217	.226	.184	.217	.168	.262
m	19	16	20	20	21	24	22	23
1/m	.053	.063	.050	.050	.048	.042	.045	.043

* $\alpha_i < 0.0001$

Creusere, 1977). La relación entre la lluvia y los recursos alimentarios ha sido ampliamente demostrada (Ballinger, 1977; Whitford y Creusere, 1977; Dunham, 1981, 1983). La precipitación también es un factor determinante en la emergencia del estado de diapausa de algunos himenópteros, lepidópteros, coleópteros y dípteros, o en el caso de las hormigas (Formicidae) y termitas (Isoptera) que incrementan su actividad reproductiva.

El consumo de ciertos artrópodos influye en la similitud de las dietas entre ambos sexos de *C. texanus* y con otras especies de lagartijas (Maury, 1981 b). La similitud de la dieta entre hembras y machos fue alta en varios periodos, especialmente cuando es cuantificada por peso, hecho que puede sugerir que ambos sexos ingieren presas de biomasa similar para suplir sus necesidades energéticas. Tomando en cuenta que una presa grande tiene mayor influencia en el contenido estomacal que muchas presas pequeñas, la ingestión de presas grandes trae como consecuencia que la dieta sea más semejante. También puede suceder que pequeños insectos sean consumidos en gran cantidad al grado de que la biomasa también sea elevada. Esto se pudo comparar evaluando ambos métodos de cuantificación. En dos periodos (agosto 1977 y octubre 1988) coincidió la similitud de las dietas de hembras y machos, tanto en número de presas como en peso seco.

La preferencia por algunos taxa puede ser un resultado de su comportamiento de forrajeo y de ciertas características de las presas como: (i) toxicidad y palatabilidad, (ii) poca movilidad y actividad diurna, (iii) disponibilidad en la superficie del suelo, y (iv) abundancia en el medio. Otros estudios mencionan esta tendencia a seleccionar el alimento sin llegar a tener una dieta especializada (Vitt y Ohmart, 1977; Nagy, 1983; Vitt, 1991). Comparando los resultados obtenidos sobre la abundancia de presas en la dieta (Cuadros 1 y 2) con las presas disponibles en el medio (Cuadros 4 y 5), es evidente que

C. texanus no consume las presas más abundantes y que existe una tendencia a seleccionar cierto tipo de presas, por ejemplo de las larvas de lepidópteros.

C. texanus tiene una dieta generalista pero con una preferencia por algunas categorías de presas, las características de su comportamiento de forrajeo pueden ser interpretadas como una adaptación a la variabilidad de los recursos tróficos en un medio impredecible como el desierto. Esta estrategia alimentaria puede ser considerada como un factor importante en su historia de vida.

Capítulo II

ECOLOGIA REPRODUCTIVA

Estudios realizados en Estados Unidos en los estados de Texas, Nuevo Mexico y Arizona, aportan datos sobre la reproducción de *Cophosaurus texanus*. Cagle (1950) registra que tiene varias puestas y que puede reproducirse al año de vida. Johnson (1960) describe el ciclo reproductivo de las hembras, el tamaño y número de puestas durante la estación reproductiva. Ballinger et al. (1972) describen con más detalle la ecología reproductiva, examinando hembras y machos. Schrank y Ballinger (1973) determinan el ciclo reproductivo de los machos mediante análisis histológicos de los testículos. Parker (1973) proporciona algunos datos sobre la reproducción y Vitt (1977) aporta información sobre el tamaño de la puesta y de los huevos, así como evidencia de puestas múltiples. Howland (1983, 1992) caracteriza los patrones demográficos y reproductivos, analizando la variación estacional de los niveles de lípidos de hembras y machos.

Dos de los factores más críticos en el desierto son la precipitación y la temperatura (Pianka, 1986). Estos factores ambientales fluctúan estacional y anualmente, debido a lo cual las poblaciones de lagartijas que habitan en estos *ecosistemas tienen variaciones en los parámetros de su historia de vida en respuesta a estas fluctuaciones ambientales*. Varios autores han estudiado los efectos que causan estas variables ambientales en la ecología reproductiva de las lagartijas. Por ejemplo, se ha evaluado el efecto de la sequía sobre diferentes sucesos de la reproducción (Miller, 1954; Martin, 1973; Goldberg, 1975; Vitt et al., 1978). Otros han mostrado que las lluvias invernales causan un efecto directo o indirecto en la reproducción (Mayhew, 1965; Goldberg, 1975; Judd y Ross, 1978). La temperatura es un factor que influye en la

iniciación de la reproducción (Marion, 1982), aunque la reproducción también puede ser estimulada por el fotoperiodo (Mayhew, 1964, 1965).

En este trabajo se determinó el ciclo reproductor de hembras y machos, considerando el cambio en el volumen de los folículos y testículos, respectivamente, durante el periodo de actividad anual de *C. texanus*. También se determinó el tamaño de la puesta, identificando los posibles factores que afectan su variación. Estos resultados proporcionan información sobre las características reproductoras de esta especie en el sur de su área de distribución geográfica.

Métodos

Para determinar el ciclo reproductivo, en ambos sexos, se colectaron individuos entre marzo y octubre de 1981, analizándose 156 individuos (87 hembras, 69 machos). Se tomaron las medidas de la longitud hocico-cloaca (LHC) y se les hizo la autopsia para obtener información sobre su estado reproductor. Se calculó el porcentaje mensual de hembras con huevos en el oviducto, con folículos vitelogénicos y no vitelogénicos. De acuerdo con Schrank y Ballinger (1973), el incremento en el tamaño de los testículos se consideró como un indicador de la actividad reproductiva. Los testículos con un volumen mayor de 4 mm^3 y con el epidídimo dilatado se consideraron como indicadores de actividad sexual.

En las hembras, se midió el diámetro de los folículos no vitelogénicos y vitelogénicos; en el caso de los huevos en oviducto se midió el largo y ancho. En los machos, se midió la longitud y el ancho de los testículos. Los folículos y los testículos se midieron con un calibrador Vernier (0.1 mm). El volumen de los folículos se obtuvo

usando la fórmula de una esfera ($V = 4/3 \pi r^3$), y el de los huevos y testículos con la de un elipsoide ($V = 4/3 \pi a^2 b$). Para cada individuo se calculó el volumen promedio y para cada sexo se calculó la medida mensual y error estándar.

Para determinar el tamaño de la puesta se examinaron 94 hembras, colectadas en junio-julio durante cuatro años consecutivos (1978-1981). El tamaño de la puesta se determinó con base en el número de folículos vitelogénicos mayores de 3 mm, cuerpos lúteos y huevos en el oviducto. No se observó atresia folicular. La ocurrencia simultánea de huevos en el oviducto y de folículos vitelogénicos o cuerpos lúteos, se tomó como evidencia de la producción de más de una puesta por estación reproductiva (Vitt, 1977; Dunham, 1981).

Los cambios mensuales del volumen testicular se sometieron a un ANOVA utilizando los residuales de la correlación entre el volumen testicular y el tamaño (LHC) y las diferencias a una prueba de intervalos múltiples. Se realizó una regresión lineal del tamaño (LHC) de las hembras con el tamaño de la puesta, así como de la precipitación (abril-mayo) con el tamaño de la puesta (junio-julio). Para evaluar las diferencias entre el tamaño de la puesta durante cuatro años, se realizó una ANCOVA, transformando a logaritmo natural las variables con el tamaño del cuerpo (LHC) como covariada, y también se hizo una prueba de intervalos múltiples (Sokal y Rohlf, 1981). Todos los resultados se presentan como el promedio \pm error estándar, indicando el tamaño de la muestra (n).

Resultados

El ciclo reproductor de los machos, con base en el incremento del volumen de los testículos, se inicia en marzo y finaliza en agosto (Figura 5 A,B), durante septiembre y octubre los testículos han disminuído y su volumen fue menor de 2.3 mm^3 , indicando la época postreproductiva.

Durante junio y julio, todos los machos presentaron los testículos agrandados, considerándose éste el periodo de mayor actividad reproductiva. El tamaño (LHC) promedio durante todo el periodo fué de $65.7 \text{ mm}^3 \pm 6.5$ (49 - 77; n= 54), y el volumen de los testículos de $66.1 \text{ mm}^3 \pm 38.7$ (n= 54).

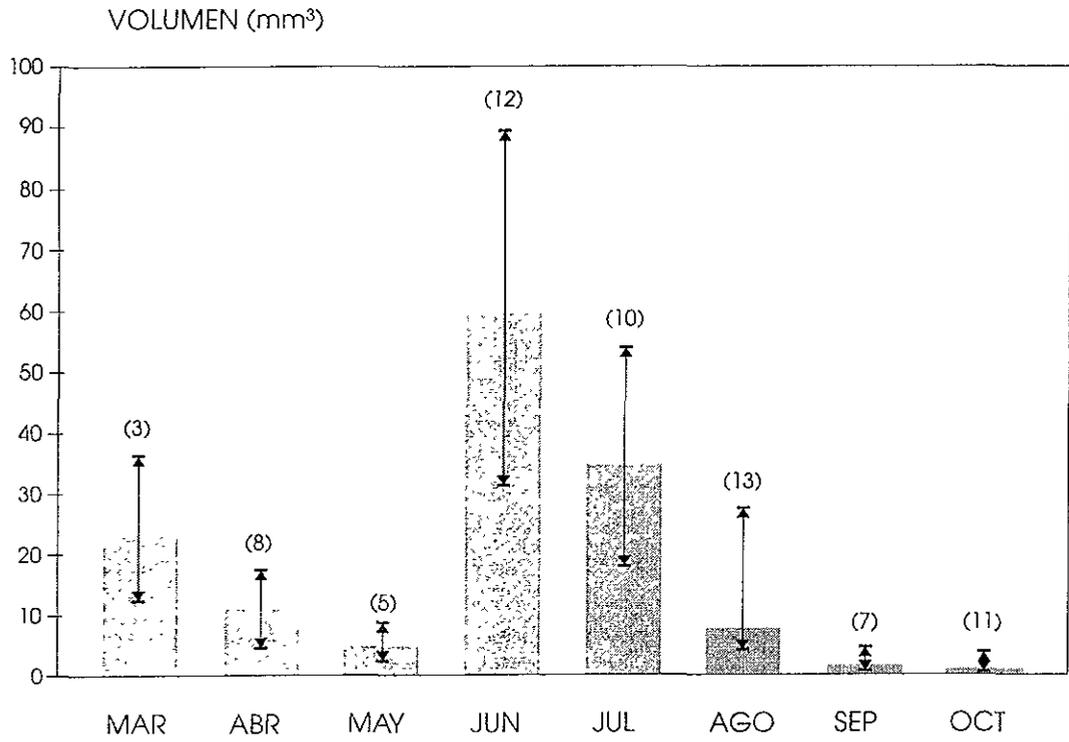
El análisis de varianza mostró una variación significativa en el volumen de los testículos a través del ciclo reproductivo, ($F= 10.052$, $gl= 7, 61$, $P < 0.00001$). Comparaciones a posteriori (prueba de Tukey $P= 0.05$), definieron tres grupos homogéneos: un grupo incluye agosto, septiembre y octubre, y está representado por machos con testículos de menor volumen, otro grupo incluye junio y julio, y está representado por machos con testículos de mayor volumen, y el tercer grupo que incluye marzo, abril y mayo está representado por machos con testículos de volumen intermedio (Figura 5B).

El volumen folicular varió mes con mes durante el periodo de marzo a octubre (Figura 6 A). El mayor volumen folicular ocurrió durante junio y julio, coincidiendo con los meses de mayor incidencia de huevos en oviducto (junio 65.5% y julio 50%). El desarrollo folicular indica que la estación reproductiva de las hembras tiene una duración de cinco meses, de abril a agosto (Figura 6B).

Los cambios mensuales en las condiciones reproductivas de las hembras en relación con el tamaño corporal (LHC), durante la estación activa de marzo a octubre, se muestran en la Figura 7. La presencia de folículos no vitelogénicos, con diámetro de

FIGURA 5. Variación en el volumen de los testículos a lo largo de la estación reproductiva de *Cophosaurus texanus*. (A) Cambios mensuales en el volumen de los testículos (media \pm error estándar). (B) Residuales de la correlación entre el volumen testicular y el tamaño (LHC).

A



B

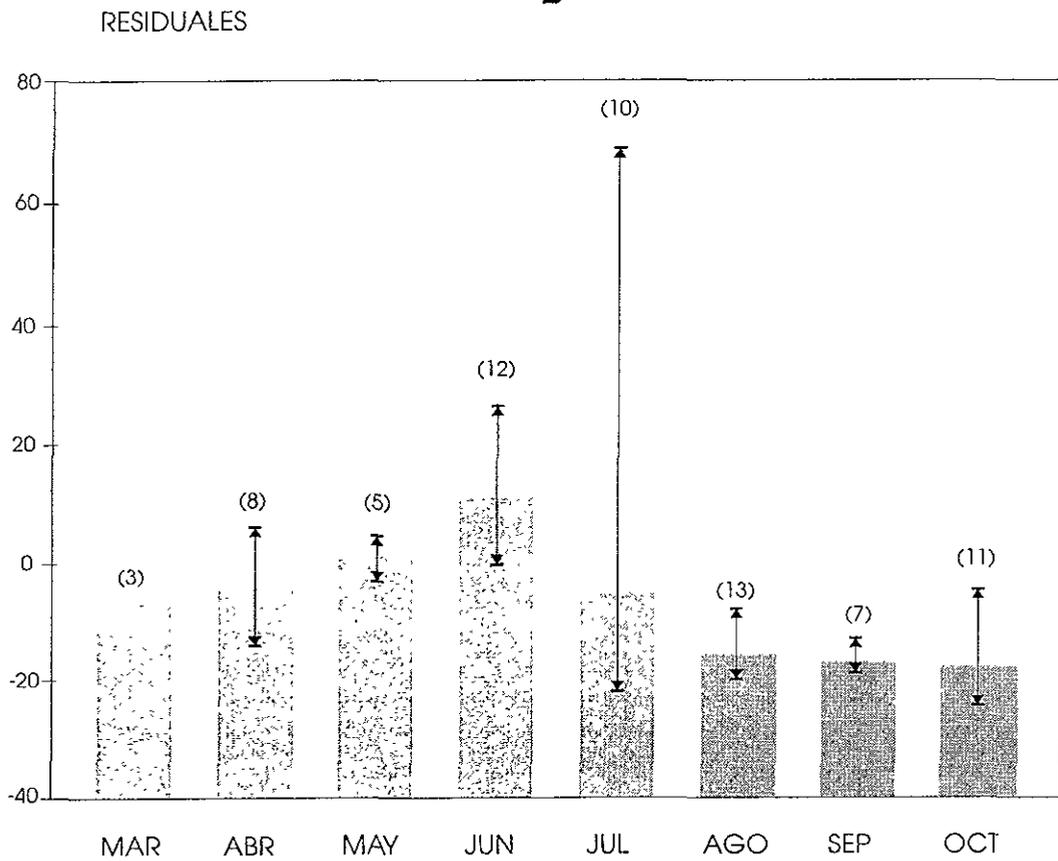
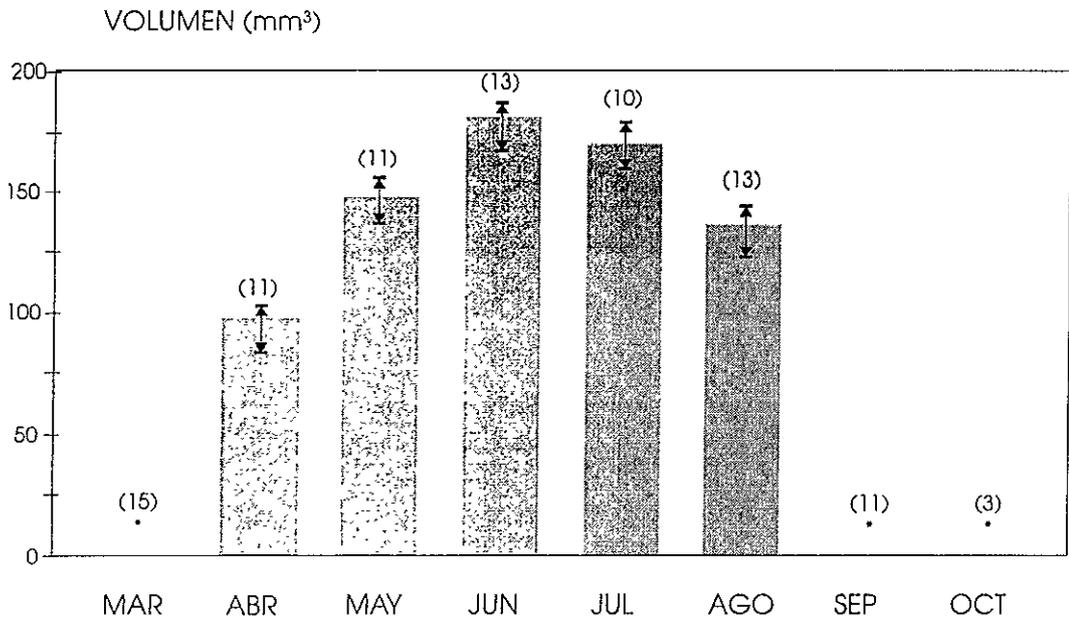


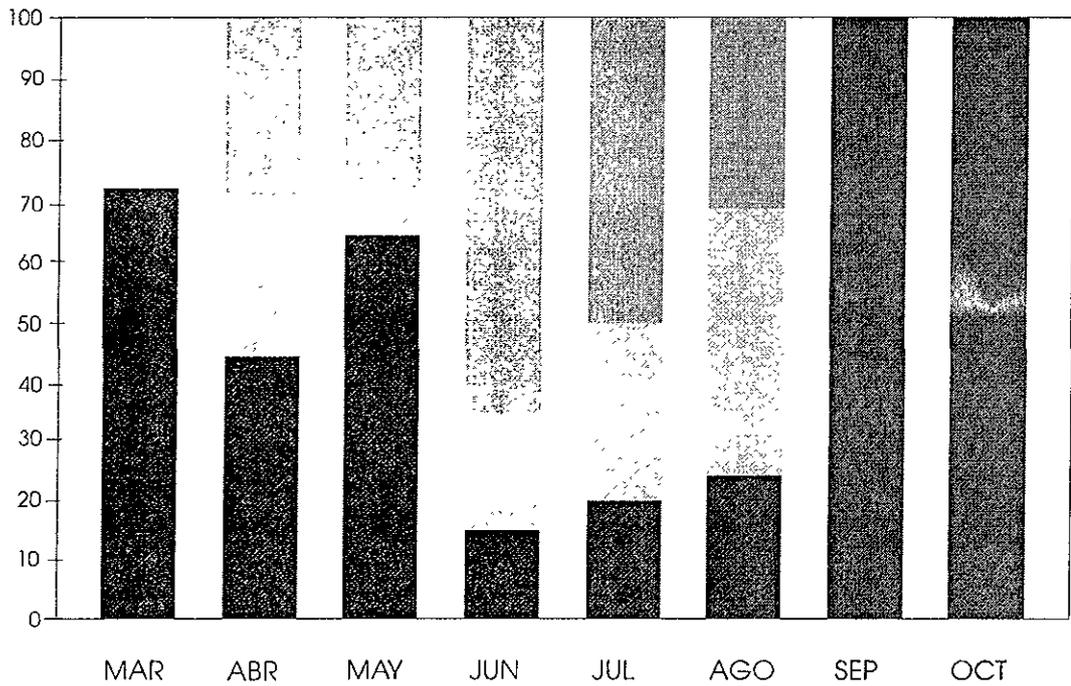
FIGURA 6. Estación reproductiva de *Cophosaurus texanus*. (A) Variación en el volumen folicular (media \pm error estándar). (B) Porcentaje de las condiciones reproductivas de las hembras.

A



* < 1

B



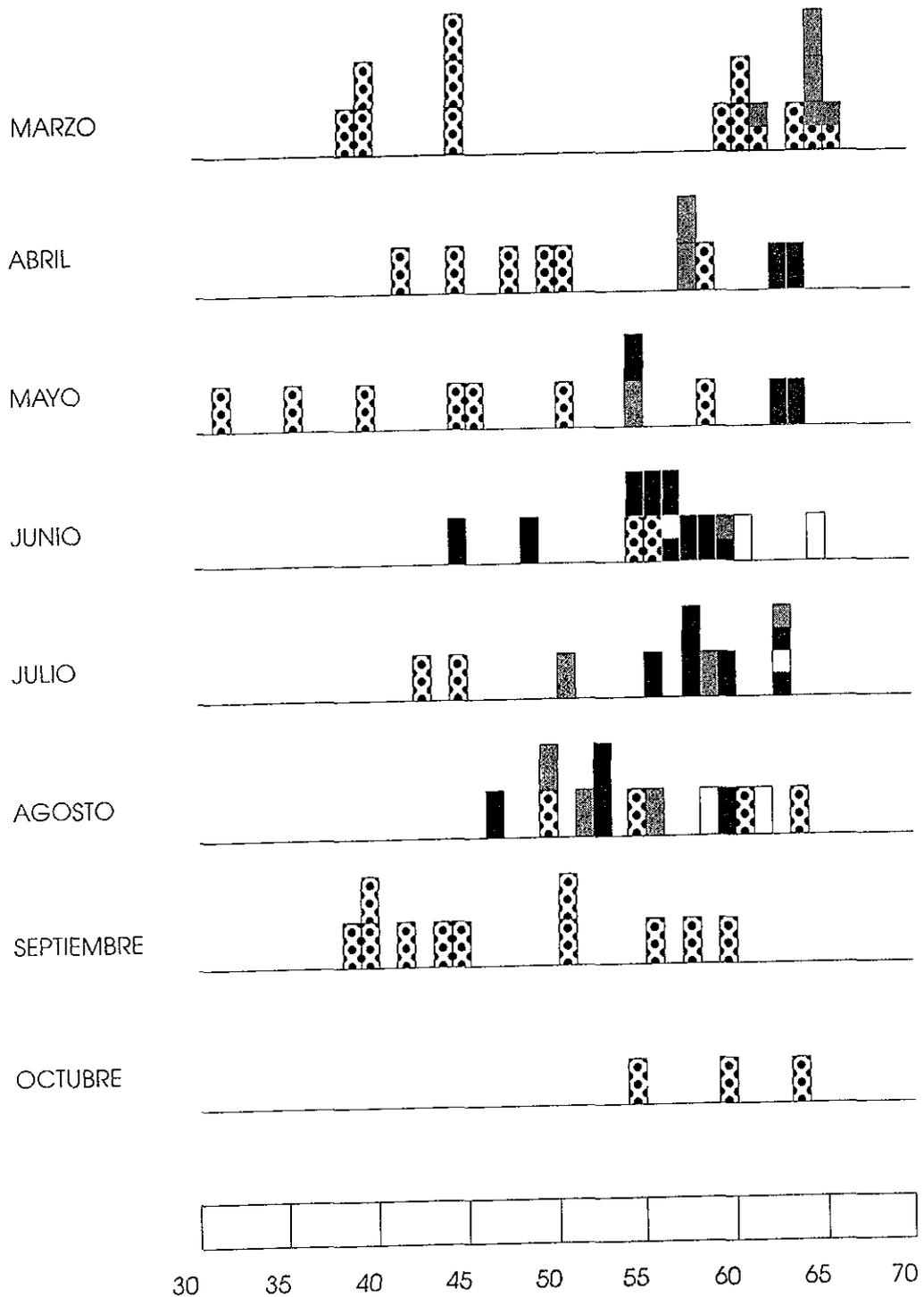
NO VITELÓGICAS



CON HUEVOS EN OVIDUCTO

VITELÓGICAS

FIGURA 7. Relación entre el tamaño del cuerpo (LHC) y las condiciones reproductivas en hembras de *Cophosaurus texanus* (Marzo-Octubre 1981). Cada rectángulo representa un individuo.



LONGITUD HOCICO - CLOACA (mm)

NO REPRODUCTIVA

CUERPOS LUTEOS

FOLICULOS VITELÓGICOS

HUEVOS EN OVIDUCTOS

0.25-0.75 mm va disminuyendo gradualmente de abril a agosto, sin embargo, en septiembre y octubre únicamente se encontró este tipo de folículos, lo cual indica el final de la actividad reproductora. Los folículos vitelogénicos aparecen desde marzo hasta agosto y su diámetro tuvo un rango de 1- 4.7 mm. El tamaño de los cuerpos lúteos varió de 1-3 mm, y de los huevos en oviducto varió de 5-8.1 mm de ancho y 10-18.1 mm de largo.

El rango del tamaño corporal (LHC) de las hembras en estado reproductivo, de abril a agosto, fué de 45-66 mm (58.4 ± 5.1 mm, $n= 45$). La madurez sexual se determinó por la presencia de huevos en el oviducto. La hembra más pequeña, sexualmente activa, midió 45 mm (LHC), y aproximadamente entre 10 y 11 meses de edad, según datos obtenidos por el método de captura-recaptura (ver capítulo de demografía). Se encontraron ocho hembras con evidencia de más de una puesta durante la estación reproductiva, una en abril con presencia simultánea de folículos vitelogénicos y huevos en oviducto, dos en junio y dos en julio, presentaron huevos en oviducto con cuerpos lúteos y huevos en oviducto con folículos vitelogénicos (Figura 7). Además también al examinar los órganos reproductores de dos hembras en abril y una en junio, se observó la presencia de folículos vitelogénicos y el oviducto muy distendido, indicando una reciente puesta.

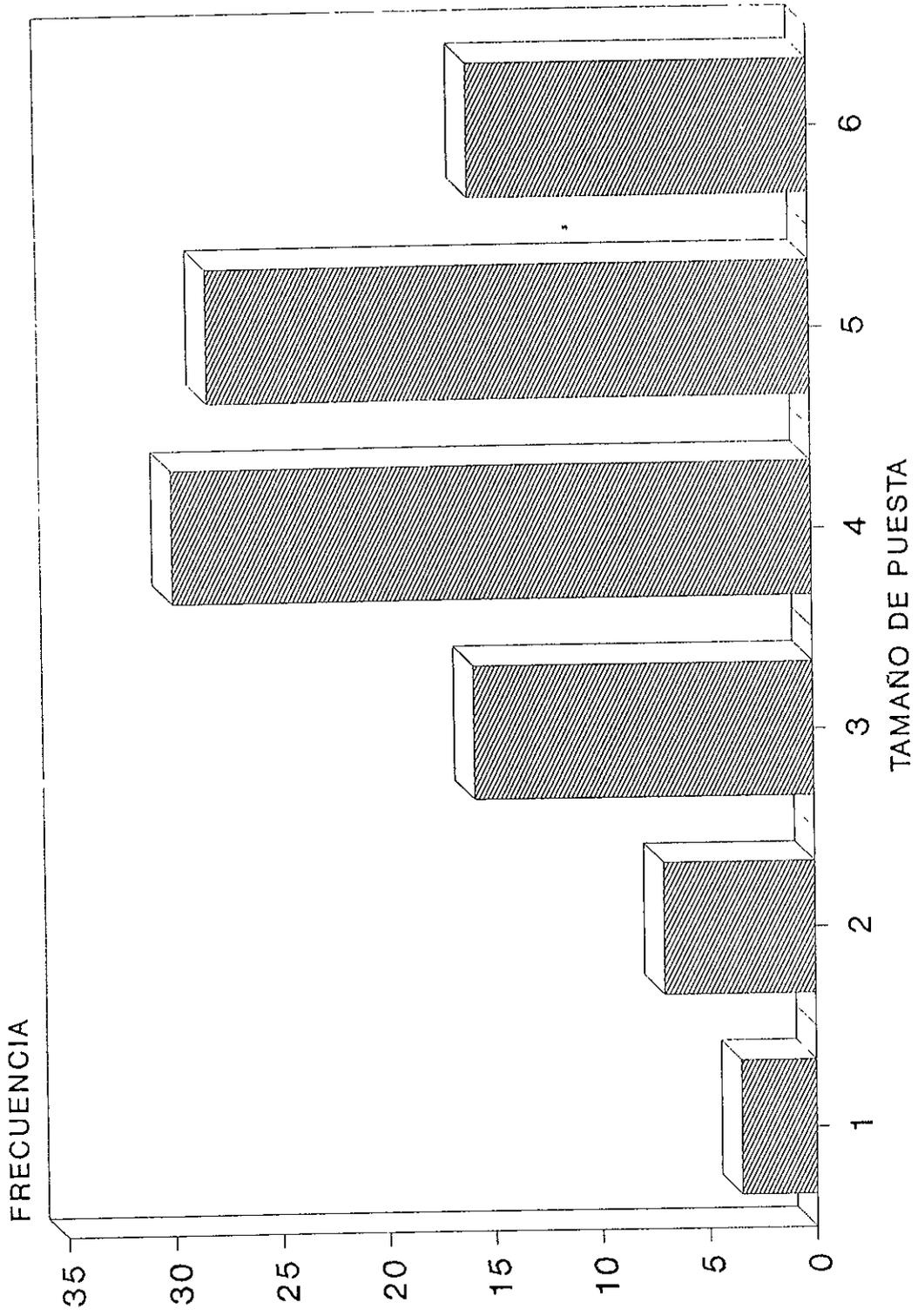
Considerando únicamente el pico de la estación reproductiva (junio-julio), el tamaño promedio de la puesta fué de 4.2 huevos (± 1.28 , $n= 57$), encontrándose una variación de 1 a 6 huevos (Figura 8). Las hembras de menor talla tienen un tamaño de puesta menor que las hembras de mayor talla, ($r= 0.48$, $gl= 52$, $P < 0.0001$). El análisis de covarianza mostró diferencias significativas en el tamaño de la puesta (junio-julio) entre los años 1978-1981, ($F= 3.238$, $gl= 3$, 52 , $P < 0.0294$) después de remover el efecto del tamaño del cuerpo. La prueba de Tukey ($P= 0.05$) mostró que 1979 fué

0.25-0.75 mm va disminuyendo gradualmente de abril a agosto, sin embargo, en septiembre y octubre únicamente se encontró este tipo de folículos, lo cual indica el final de la actividad reproductora. Los folículos vitelogénicos aparecen desde marzo hasta agosto y su diámetro tuvo un rango de 1- 4.7 mm. El tamaño de los cuerpos lúteos varió de 1-3 mm, y de los huevos en oviducto varió de 5-8.1 mm de ancho y 10-18.1 mm de largo.

El rango del tamaño corporal (LHC) de las hembras en estado reproductivo, de abril a agosto, fué de 45-66 mm (58.4 ± 5.1 mm, $n= 45$). La madurez sexual se determinó por la presencia de huevos en el oviducto. La hembra más pequeña, sexualmente activa, midió 45 mm (LHC), y aproximadamente entre 10 y 11 meses de edad, según datos obtenidos por el método de captura-recaptura (ver capítulo de demografía). Se encontraron ocho hembras con evidencia de más de una puesta durante la estación reproductiva, una en abril con presencia simultánea de folículos vitelogénicos y huevos en oviducto, dos en junio y dos en julio, presentaron huevos en oviducto con cuerpos lúteos y huevos en oviducto con folículos vitelogénicos (Figura 7). Además también al examinar los órganos reproductores de dos hembras en abril y una en junio, se observó la presencia de folículos vitelogénicos y el oviducto muy distendido, indicando una reciente puesta.

Considerando únicamente el pico de la estación reproductiva (junio-julio), el tamaño promedio de la puesta fué de 4.2 huevos (± 1.28 , $n= 57$), encontrándose una variación de 1 a 6 huevos (Figura 8). Las hembras de menor talla tienen un tamaño de puesta menor que las hembras de mayor talla, ($r= 0.48$, $gl= 52$, $P < 0.0001$). El análisis de covarianza mostró diferencias significativas en el tamaño de la puesta (junio-julio) entre los años 1978-1981, ($F= 3.238$, $gl= 3, 52$, $P < 0.0294$) después de remover el efecto del tamaño del cuerpo. La prueba de Tukey ($P= 0.05$) mostró que 1979 fué

FIGURA 8. Distribución de la frecuencia del tamaño de la puesta durante Junio y Julio (1978-1981).



diferente de 1981. Mientras que 1979 se caracterizó por su poca precipitación y un tamaño de puesta menor que el promedio, 1981 fué un año con tamaño de puesta mayor que el promedio, con precipitación abundante y con lluvia en invierno y primavera.

El tamaño de la puesta estuvo relacionado positivamente con la precipitación ($r = 0.41$, $gl = 56$, $P < 0.001$) para los cuatro años (1978-1981).

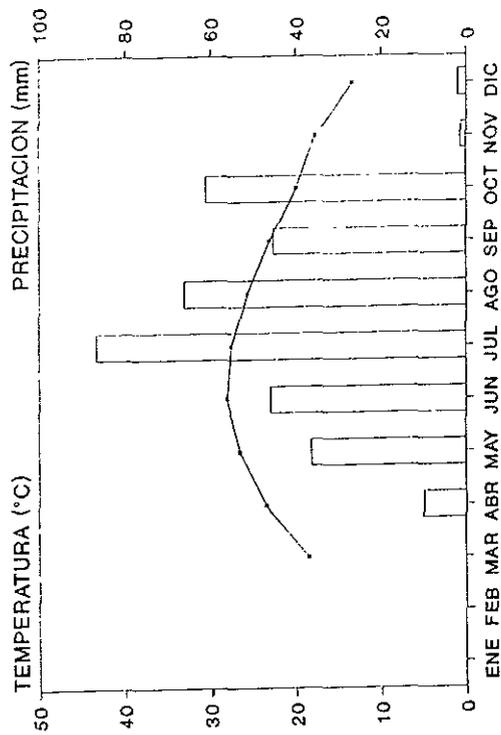
El tamaño de la puesta fué menor en 1979 y 1980 que en 1978 y 1981. En 1979 la precipitación anual fué de 267.6 mm con la mayor cantidad de lluvia durante el verano (junio-agosto). La temperatura media mensual varió entre 11.3 °C en enero y 28.5 °C en julio (Figura 9). En 1980, la precipitación anual fué de 274.2 mm con la mayor precipitación en agosto. La temperatura media mensual varió entre 13.3 °C en diciembre y 30.4 °C en junio (Figura 9). En 1978 y 1981 el tamaño de la puesta fué mayor que el promedio (4.2). En 1978, la temperatura media mensual varió entre 13.4 °C en diciembre y 27.9 °C en junio, y la precipitación anual fué de 354.4 mm con las mayores precipitaciones en julio, agosto y octubre, y lluvias en primavera (Figura 9). Es importante mencionar que ocurrieron lluvias invernales que no fué posible cuantificar, debido a no contar con la estación climatológica. En 1981 la precipitación anual fué de 311.9 °C, siendo octubre el mes más lluvioso, y con lluvias invernales y en primavera. La temperatura media mensual varió entre 10.4 °C en enero y 28.1 °C en julio (Figura 9).

Discusión

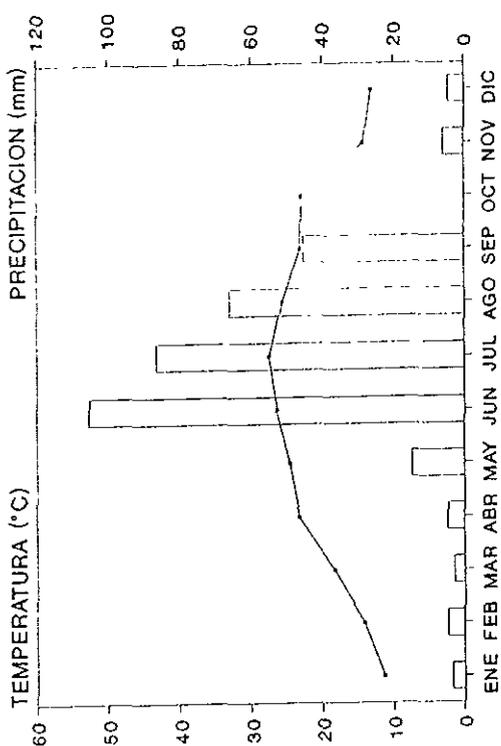
La estación reproductiva de los machos es paralela a la de las hembras, iniciándose en marzo y finalizando en agosto, con un pico de reproducción que ocurre durante junio y julio.

Las hembras se reproducen de abril a agosto; este periodo coincide con lo

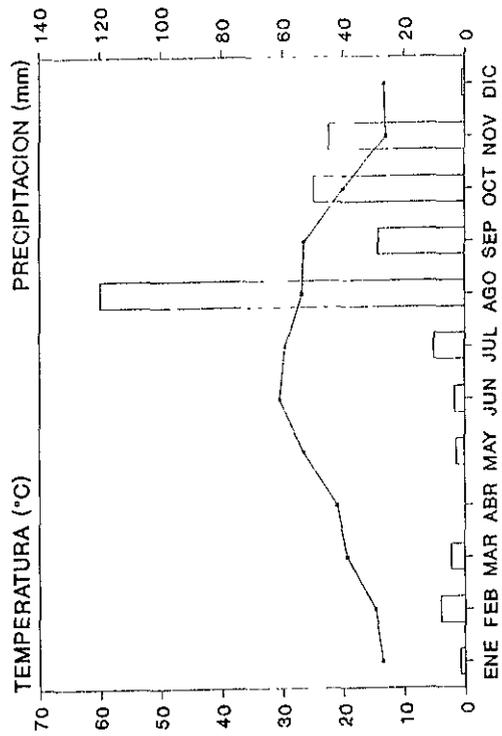
FIGURA 9. Gráficas ombrotérmicas del Laboratorio del Desierto, mostrando la temperatura media mensual (líneas) y la precipitación mensual (barras). Para cada año se indica el tamaño de puesta promedio.



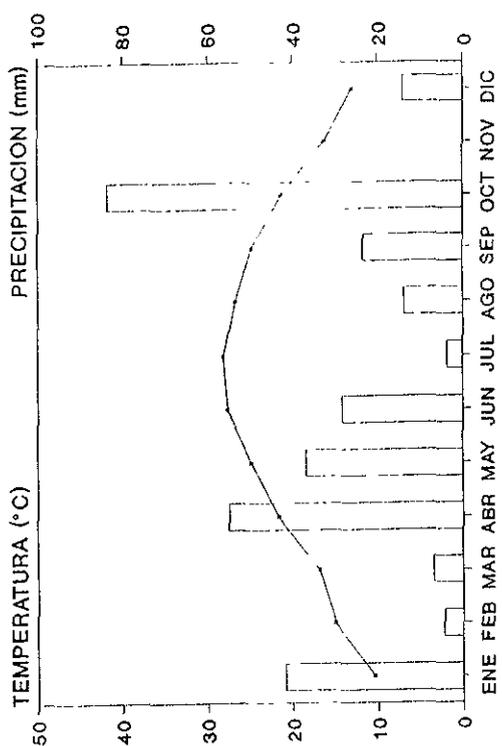
TAMAÑO DE PUESTA: 4.9 (1978)



TAMAÑO DE PUESTA: 3.7 (1979)



TAMAÑO DE PUESTA: 3.7 (1980)



TAMAÑO DE PUESTA: 4.9 (1981)

registrado por Ballinger et al. (1972). Sin embargo, Johnson (1960) encontró huevos en el oviducto desde un mes antes (marzo a agosto) y Howland (1983, 1992) un mes después (mayo a agosto).

Vitt (1977) encuentra un número de puestas similar, esto es, dos puestas al año, a diferencia de Johnson (1960) quien menciona cinco o más, Ballinger y colaboradores (1972) de tres a cuatro puestas, como máximo cinco, y Howland (1992) registra tres puestas. En este estudio 8 de 57 hembras mostraron evidencia de más de una puesta. Los autores que reportan cinco o más puestas no son muy precisos, debido a que la frecuencia la determinaron mediante el número de ciclos gonadales que pueden completar a lo largo de la estación reproductiva.

Una evidencia indirecta de que *C. texanus* tiene más de una puesta, puede ser las diferencias de osificación. El análisis histológico del crecimiento óseo o esqueletocronología de lagartijas colectadas en el mismo sitio en junio y julio (1977-1979), mostró diferencias en el crecimiento óseo (Nouira et al., 1982). Algunos individuos presentaron un anillo de osificación más ancho entre la línea de nacimiento y la primera línea de crecimiento; quizás esta osificación se observa en lagartijas que emergieron de la primera puesta. Otros individuos presentaron un anillo de osificación más estrecho y tal vez corresponda a los individuos de la segunda puesta.

La variación del tamaño y número de puestas puede depender del tamaño corporal (LHC) de las lagartijas y del efecto de los factores ambientales. Las hembras de menor tamaño tienen que invertir su energía no sólo en los procesos reproductivos sino también en el crecimiento; por ejemplo en la Figura 7, las hembras de menor tamaño presentaron huevos en oviducto en junio, mientras que las de mayor tamaño presentaron huevos en abril y mayo, lo que puede sugerir que las hembras pequeñas son jóvenes que recientemente alcanzaron la madurez, las cuales tuvieron que crecer primero antes

de reproducirse a diferencia de las hembras más grandes que maduraron el año anterior. En *C. texanus* se ha demostrado que hembras más pequeñas tienen cuerpos grasos menores y que los lípidos son utilizados durante la reproducción (Ballinger et al., 1972; Schrank y Ballinger, 1973; Howland, 1992).

El efecto de las condiciones ambientales sobre la reproducción en lagartijas de las zonas áridas y semiáridas también ha sido demostrado (Miller, 1954; Mayhew, 1964; 1965; Martin, 1973; Goldberg, 1975; Judd y Ross, 1978; Vitt *et al.*, 1978; Marion, 1982; entre otros). En este trabajo se relacionó la precipitación de abril-mayo con el tamaño de la puesta de junio-julio de cuatro años (1978-1981). Tomando en cuenta que el efecto de las lluvias no es inmediato en la producción de alimento y como consecuencia en el tamaño de la puesta de las lagartijas, y que además el tiempo que requiere *Cophosaurus texanus* para la producción de huevos es aproximadamente 4 semanas (Ballinger et al., 1972).

Quizás uno de los factores ambientales que pueden influir más en la reproducción de *C. texanus* es la variación y cantidad de precipitación, tomando como base los siguientes argumentos:

(i) En este estudio el tamaño de la puesta fué menor en años con menor precipitación que la media anual y también cuando ésta se concentró de junio a septiembre y con lluvias invernales muy escasas.

(ii) Cuando la precipitación es mayor que la media anual, se incrementa la productividad primaria, así como la abundancia de artrópodos y en consecuencia el tamaño de puesta es mayor. Esta secuencia de interacciones que influyen en el tamaño de la puesta fué demostrado por Dunham (1981). Maury (1995) encontró para *C. texanus* que la ingestión de presas es proporcional a su disponibilidad en el medio, y que la abundancia de

presas varía de acuerdo a la precipitación mensual. Cuando el alimento es abundante, las lagartijas tienen la posibilidad de crecer más y de almacenar energía en los cuerpos grasos.

(iii) Se ha mencionado que las lluvias invernales son importantes en la reproducción de *Uma inornata* (Mayhew, 1965), de *Sceloporus occidentalis* (Goldberg, 1975) y de *Holbrookia propinqua* (Judd y Ross, 1978). En zonas semiáridas, la humedad de las lluvias invernales tiene un efecto muy notorio en la vegetación y ésta a su vez en la abundancia de artrópodos, lo cual beneficia indirectamente la reproducción de las lagartijas, debido al incremento de su alimento y a condiciones más propicias del suelo para la incubación de los huevos.

(iv) La variabilidad en el número y tamaño de la puesta es mayor en las zonas con una precipitación mayor de 400 mm, en tanto que en las zonas con menor precipitación el número y tamaño de puesta también es menor (ver Cuadro 7).

El resumen de las características reproductivas de *C. texanus* obtenidas en este estudio y su comparación con los resultados de estudios previos se presentan en el Cuadro 7. El tamaño de la puesta fué de 1 a 6 huevos, el cual está dentro del rango de 2 a 9 huevos reportado en otros estudios. El tamaño promedio de la puesta (4.2 huevos) fué similar al encontrado por Vitt (1977). El tamaño promedio de las hembras es muy variable entre las diferentes áreas; en Mapimí se registraron las más pequeñas. La frecuencia de la puesta también difiere en todas las áreas, siendo ésta menor en Mapimí.

CUADRO 7. Características reproductivas de poblaciones de *Cophosaurus texanus* en el suroeste de Estados Unidos y norte de México.

Localidad	Kerville, Texas	Tarrant Co., Texas	Comal Co., Texas	San Angelo Texas	Arizona Big Bend, Texas	Mapimí, Durango
Precipitación (x anual mm)	-	808	825	481	-	290
Edad de madurez (meses)	< 12	< 12	< 12	< 12	10 - 12	10 - 11
Tamaño de madurez (mm LHC)	55	48	50	48 - 50	-	45
Tamaño promedio (mm LHC)	-	-	-	60	60.7	53.3
Tamaño de puesta $\bar{x} \pm$ 1EE (rango)	5.3 \pm 0.4 (2-8)	5 \pm 0.1 (3-9)	6 (3-9)	6.1 \pm 0.3	4.6 (3-7)	4.2 \pm 0.5 (1-6)
Frecuencia de puesta	varias (max.5)	5 o +	varias	3 - 4	2 o +	2
Oviposición	med. jun. a med. agos.	fin abr. a med. ago.	abr. a ago.	fin abr. a med. ago.	- med. may. a ago.	fin abr. a med. ago.
Autor	Cagle (1950)	Johnson (1960)	Engeling (1972)	Ballinger et al. (1972) Schrank y Ballinger (1973)	Vitt (1977)	Howland (1992)

Capítulo III

DEMOGRAFIA

Los modelos de historia de vida han hecho predicciones sobre la evolución de ciertas características reproductivas (Cole, 1954; Cody, 1966; Lack, 1948), la evolución de caracteres con respecto a determinados recursos (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970), las consecuencias de la fluctuación en la mortalidad y la fecundidad (Stearns, 1976). Todos los modelos desarrollados hasta la fecha presentan dificultades debido a la variación en los atributos de las historia de vida en poblaciones animales. Actualmente los estudios de historia de vida son más particulares y se realizan con varios enfoques; por ejemplo, modelos matemáticos, genética cuantitativa, variabilidad demográfica.

Las tendencias teóricas en estudios demográficos y de historia de vida en lagartijas han sido resumidas por Henle (1991), quien remarca que: (i) la mayor parte de los estudios han sido realizados en medios áridos y semiáridos y (ii) es importante analizar el tamaño, filogenia y factores ecológicos para tratar de dilucidar que factores influyen en la variación de los atributos de la historia de vida en lagartijas. La mayoría de los estudios sobre demografía y de historia de vida han orientado su interés a la descripción de variaciones en las características de historia de vida; algunos proponen modelos de la evolución de ciertos atributos de historia de vida pero pocos son los estudios que manipulan una población y que realizan análisis comparativos (ver Barbault, 1976; 1981 y Dunham *et al.*, 1988).

Análisis comparativos de la historia de vida de lagartijas lograron definir cuatro grupos de tácticas reproductivas (Tinkle, 1969 ; Tinkle *et al.*, 1970): (i) especies de talla pequeña, madurez temprana, puestas múltiples y tamaño de puesta pequeño; (ii)

especies de talla grande, madurez tardía y una sola puesta grande por estación; (iii) especies vivíparas con reproducción tardía y una sola puesta grande por estación; (iv) especies de madurez temprana con puestas múltiples grandes por estación. Estas predicciones se hicieron con base en características reproductivas de especies de clima templado o tropical.

Dunham *et al.* (1988) también realizan un análisis comparativo y corroboran las predicciones antes mencionadas. Pero además remarcan la necesidad de definir las relaciones filogenéticas y más información de otros taxa. También enfatizan la importancia de hacer estudios sobre demografía y de historia de vida a largo plazo, para poder identificar cuales son los factores que influyen más sobre las características de historia de vida y aclarar si las variaciones son originadas por cambios genéticos que han acumulado desde un ancestro común, o por cambios ambientales (clima, estructura del habitat).

Estos análisis comparativos motivaron el desarrollo de numerosos estudios a largo plazo sobre demografía y ciclo de vida en lagartijas (por ejemplo, Dunham, 1981; 1982; Stearns, 1984; Abts, 1987; Tinkle *et al.*, 1993; Cuellar, 1993; Parker, 1994). Sin embargo, aún falta por clarificar las causas de la variación en las características demográficas y de historia de vida inter e intrapoblacionales.

Degenhardt (1966) describe variaciones en la densidad de *Cophosaurus texanus* en el Parque Nacional de Big Bend, Texas. También en Texas en el Big Bend, Engeling (1972) y Howland (1983, 1992), estudian aspectos de la ecología, características de la historia de vida y demografía de esta especie. El presente estudio se llevó a cabo en el centro del Desierto Chihuahuense, en la reserva de Mapimí, teniendo como finalidad determinar la variabilidad en la composición y estructura de la población de *Cophosaurus texanus*, con los siguientes objetivos: (1) determinar las fluctuaciones en la

densidad de la población, (2) cuantificar la variación en la supervivencia de hembras y machos, (3) determinar la estructura de edades, y (4) evaluar la influencia de la precipitación en los parámetros poblacionales.

Métodos

El área de estudio está situada aproximadamente a 1 km al NE del Laboratorio del Desierto, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tomando como base una toposecuencia, el área de estudio se encuentra en la bajada, la vegetación característica es un matorral crasicaule (nopalera), la especie dominante es *Opuntia rastrera* y como codominantes están *Larrea tridentata* y *Fouquieria splendens*, es un matorral abierto con suelos arenosos y grava (Martínez y Morello, 1977; Breimer, 1985).

El muestreo de la población se realizó en un cuadrado de 1 ha (100m x 100m) marcado cada 10 m con una estaca numerada. Las lagartijas se capturaron directamente con la técnica de lazada, usando ramas de gobernadora provistas de un nudo corredizo. Como método complementario se utilizaron trampas (botes de 4 litros de capacidad) enterradas cada 5 m y cubiertas con una tapa, las cuales estaban separadas del suelo aproximadamente 5 cm.

Para determinar la estructura y dinámica de la población se utilizó el método de captura-recaptura durante 15 años (1977-1991). El muestreo se inició en junio y octubre de 1977 y en marzo, junio y agosto - septiembre de 1978. Tomando en cuenta la difícil captura y alta mortalidad de los recién nacidos provocada por el muestreo o por muerte natural, se optó por llevar a cabo el muestreo únicamente de mediados de junio a mediados de julio (1979- 1991). Durante un periodo de 20 a 30 días se marcaron todas las lagartijas residentes del área y se les hicieron dos marcas: una permanente,

cortando las falanges, y otra temporal, utilizando pintura blanca en el dorso. A cada lagartija se le tomó el registro de la fecha, lugar específico de la captura, sexo, longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola, peso y, en el caso de las hembras, condiciones reproductivas. Todas las medidas se obtuvieron en milímetros y el peso en gramos (dinamómetro - Pesola de 15 g, escala 0.1 g).

La densidad absoluta de población es el número total de lagartijas residentes en 1 ha. Se consideró como residentes aquellos animales que permanecieron en el cuadrado durante todo el tiempo de muestreo en el verano y/o durante varios años.

Se consideraron cuatro clases de edad, determinadas por el tamaño de las lagartijas (LHC) y por los datos obtenidos de captura-recaptura (Apéndice I). Clase 0: individuos que eclosionaron durante esa estación reproductiva (menos de 1 año); Clase 1: individuos activos en su primera estación reproductiva (hasta 1 año); Clase 2: individuos activos en su segunda estación reproductiva (hasta 2 años); Clase 3: individuos activos en su tercera o cuarta estación reproductiva (de 3 ó 4 años).

La proporción de supervivencia anual se obtuvo de la recaptura de hembras y machos marcados. Para cada año se calculó la supervivencia de lagartijas de residentes e inmigrantes. Se consideró que un individuo era inmigrante en el área de estudio si no estaba marcado y tenía aproximadamente 2 años de edad basándose en su longitud (LHC). Se revisó el área alrededor, con la finalidad de verificar si se observaban lagartijas marcadas.

Para la elaboración de las tablas de vida se utilizaron los datos de hembras de esta población de *Cophosaurus texanus*. Los datos de fecundidad y edad específica de la madurez reproductiva son tomados del capítulo anterior. Tomando en cuenta que la proporción de sexos es 1:1, la producción de huevos se calculó usando el tamaño

promedio de la puesta y el número de hembras. También se tomó en cuenta la supervivencia de las cuatro categorías de clases de edad mencionadas anteriormente.

Para evaluar las diferencias anuales de la proporción de sexos y de supervivencia de hembras y machos, se aplicó la prueba estadística de G. Para evaluar las diferencias del tamaño (LHC) de hembras y machos de las cuatro clases de edad se realizó una ANOVA (Sokal y Rohlf, 1981).

Resultados

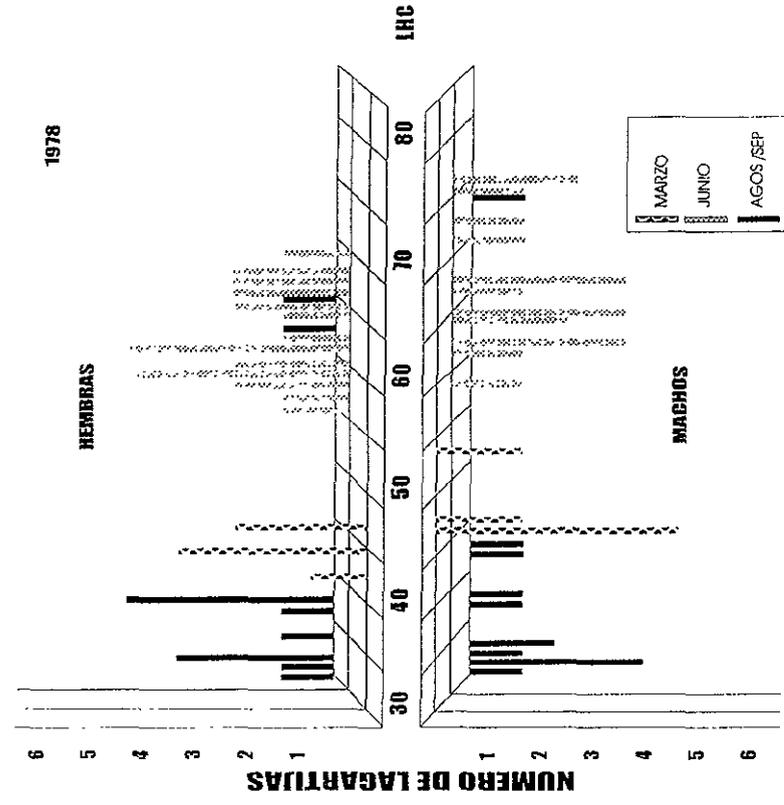
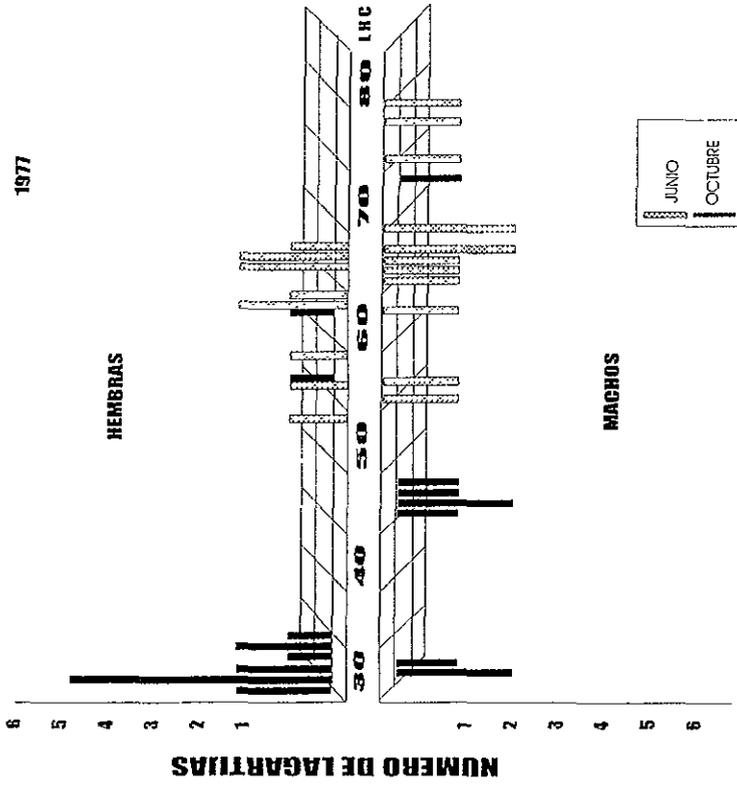
La densidad durante los años de muestreo tuvo una marcada variación anual (Cuadro 8). La densidad total más elevada fué de 44 lagartijas/ha en 1978 y la mínima de 5 lagartijas/ha en 1982. La variación de la densidad de las hembras fué de 2 a 25 lagartijas por hectárea y de los machos fué de 3 a 19 lagartijas por hectárea.

La estructura de la población se determinó a dos niveles, por tamaños y por edades. La estructura de la población por tamaños se analizó únicamente para 1977 y 1978, porque el muestreo se realizó en distintas épocas del ciclo de actividad (marzo-octubre). La Figura 10 muestra la estructura de la población por tamaños en junio y octubre de 1977 y en marzo, junio y agosto-septiembre de 1978. Se pueden distinguir tres categorías en la población de acuerdo a su tamaño (LHC): (i) recién eclosionados (Clase 0), (ii) jóvenes que eclosionaron en la anterior estación reproductiva (entre Clase 0 y Clase 1), y (iii) adultos que ya han adquirido la madurez reproductiva. El tamaño mínimo en las hembras es de 44 mm y de 49 mm los machos y el tamaño máximo de 70 mm hembras y 76 mm machos (Clases 1,2 y 3). En octubre de 1977, la proporción de hembras y machos eclosionados durante esa estación fué de un 87.5 % y solo un

CUADRO 8. Densidad (número de individuos/ha) de *Cophosaurus texanus* en junio - julio en un matorral crasicaule de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

Año	Hembras	Machos	Total
1977	11	13	24
1978	25	19	44
1979	15	10	25
1980	11	13	24
1981	8	11	19
1982	2	3	5
1983	3	7	10
1984	10	8	18
1985	6	6	12
1986	12	4	16
1987	10	9	19
1988	7	5	12
1989	10	4	14
1990	7	7	14
1991	11	11	22

FIGURA 10. Estructura de la población de *Cophosaurus texanus* por tamaño (LHC en mm) en diferentes épocas durante 1977-1978.



12.5 % de adultos continuaban activos. En 1978 se observan claramente las tres categorías de la población; en marzo la población activa está constituida totalmente por jóvenes, en junio la población fué solo adultos y en agosto-septiembre el 88 % fué de individuos recién eclosionados.

La estructura de edades y proporción de sexos en junio- julio (1977-1991), se muestra en la Figura 11. En la Clase 3 se incluyeron los pocos individuos de 4 años, hembras en 3 años (1981, 1983, 1984) y machos en 5 años (1982, 1983, 1985, 1989 y 1991). En todos los años, excepto en 1983, la estructura de edades estuvo constituida principalmente por la Clase 1. La proporción promedio de hembras fué de 0.67 (± 0.17) de Clase 1, 0.32 (± 0.11) de Clase 2 y 0.22 (± 0.23) de Clase 3. En el caso de los machos, la Clase 1 sólo dominó en los años 1978, 1979, 1981 y 1983; la proporción promedio fué de 0.39 (± 0.18) para la Clase 1, 0.34 (± 0.15) para la Clase 2 y 0.34 (± 0.2) para la Clase 3.

La proporción de sexos no fué diferente de la proporción 1:1, excepto en 1986 ($G= 4.187$, $gl= 1$, $P< 0.05$). El tamaño (LHC) de las hembras es diferente entre las cuatro clases de edad ($F_{3,180} = 313.5$, $P< 0.00001$). Los machos también difieren en tamaño (LHC) con la edad ($F_{3,152} = 424.2$, $P< 0.00001$).

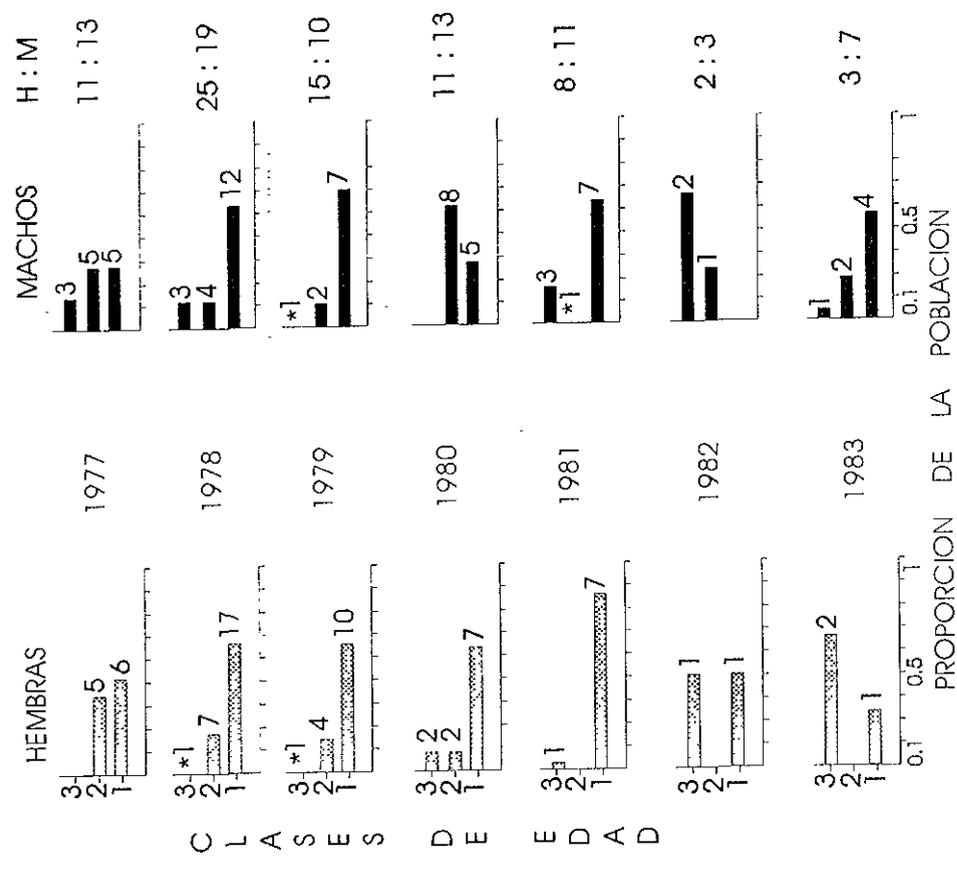
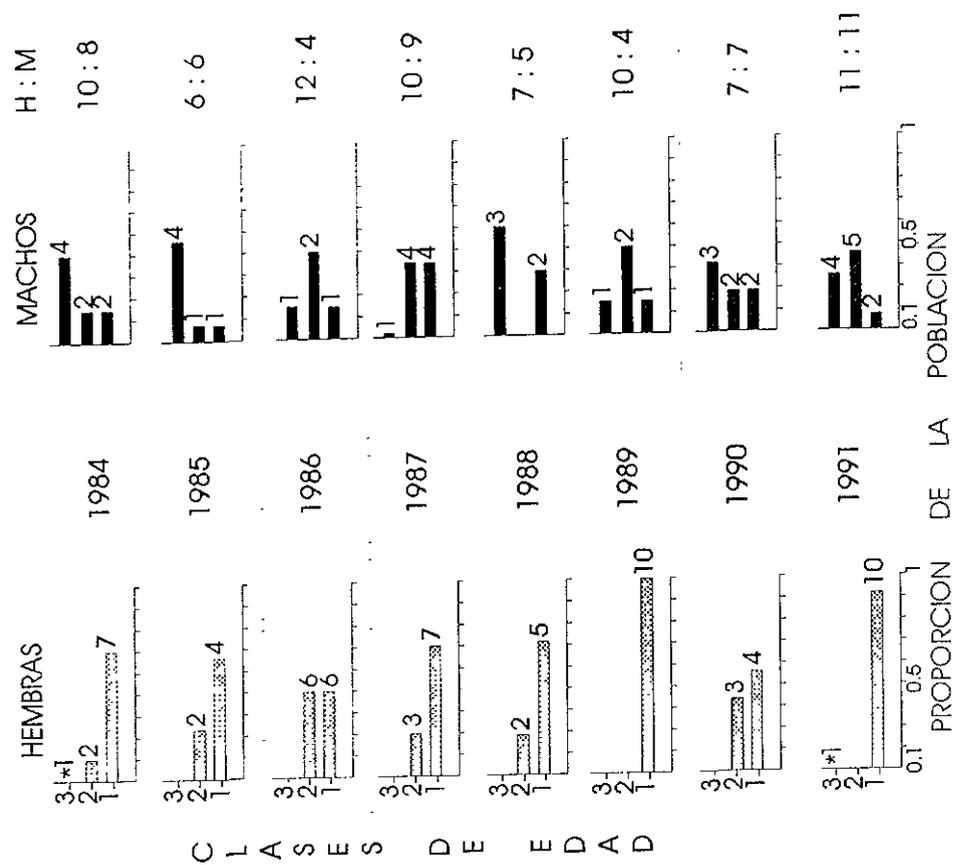
La supervivencia anual de *C. texanus* durante todos los años (Cuadro 9) es diferente entre jóvenes y adultos, entre sexos y entre años. La supervivencia de hembras jóvenes (0.24) fué significativamente menor ($G= 9.07$, $gl= 1$, $P< 0.005$) que la de machos jóvenes (0.31). La supervivencia de hembras adultas (0.27) también fué menor ($G= 95.24$, $gl= 1$, $P< 0.001$) que en los machos adultos (0.31). La supervivencia de los jóvenes en ambos sexos fué significativamente menor que la de los adultos, tanto para las hembras $G= 13.50$, $gl=1$, $P< 0.001$, como para los machos $G=84.94$, $gl= 1$, $P<0.001$.

FALTA PAGINA

No. 55

FIGURA 11. Estructura y proporción de sexos de la población de *Cophosaurus texanus*.

Los histogramas muestran la proporción de las tres clases de edad, indicando el número de individuos ($* < 0.1$). H : M es la proporción de sexos en cada año.



C L A S S E S D E E D A D
 C L A S S E S D E E D A D
 C L A S S E S D E E D A D

CUADRO 9. Proporción de supervivencia anual de *Cophosaurus texanus* en un matorral crasicaule de la Reserva de Mapimí.

Año	Jóvenes		adultos		Total
	hembras	machos	hembras	machos	
1977-1978	0.50	0.40	1	0.11	0.44
1978-1979	0.26	0.08	0.13	-	0.15
1979-1980	0.20	0.83	0.40	0.75	0.48
1980-1981	-	1	0.25	0.43	0.42
1981-1982	0.14	-	1	0.40	0.21
1982-1983	-	-	1	0.33	0.40
1983-1984	-	-	0.50	0.33	0.20
1984-1985	-	-	-	0.13	0.06
1985-1986	0.50	-	-	0.17	0.25
1986-1987	0.40	-	-	0.25	0.19
1987-1988	0.29	-	-	0.40	0.21
1988-1989	-	0.50	-	0.33	0.17
1989-1990	0.40	-	-	0.33	0.36
1990-1991	-	-	0.33	0.80	0.36
Promedio	0.34	0.56	0.58	0.37	0.28
Desv. Estan.	0.13	0.32	0.34	0.20	0.12

La variación en la supervivencia durante el periodo 1977-1991 fué significativamente heterogéneo entre los años ($G= 24.08$, $gl= 13$, $P< 0.025$).

En el Cuadro 10 se muestra la supervivencia de lagartijas residentes e inmigrantes obtenida en cada año del estudio. La variación en la proporción de supervivientes residentes e inmigrantes en cada año muestran una gran homogeneidad ($G= 3.98$, $gl= 13$, $P< .99$).

La supervivencia de hembras residentes (0.35 ± 0.26) fué mayor ($G= 59.87$, $gl= 1$, $P< 0.0001$) que la de los machos residentes (0.18 ± 0.18). Mientras que la supervivencia de los machos inmigrantes (0.42 ± 0.37) fué mayor ($G= 107.35$, $gl= 1$, $P< 0.0001$) que la de las hembras inmigrantes (0.14 ± 0.35).

Las tablas de vida (Cuadro 11) se elaboraron considerando el promedio de tres periodos, el periodo total (15 años), el periodo normal (5 años) y el periodo seco (4 años). Los dos últimos periodos se definieron en función de la precipitación y del patrón ombrotérmico (ver Figura 2). Tomando en cuenta que el ciclo de actividad de *C. texanus* se inicia en marzo (Maury, 1981 a), la precipitación total anual se cuantificó de marzo a febrero del siguiente año. De marzo de 1978 a febrero de 1991, la precipitación promedio fué de 295.9 ± 76.4 mm (Apéndice II). Años considerados secos son aquellos que tuvieron una precipitación menor promedio y cuyo patrón ombrotérmico fué diferente. Años considerados normales son aquellos con precipitación igual o mayor al promedio y con un patrón ombrotérmico similar. Un periodo húmedo no se definió debido a que los años lluviosos son raros y aislados. Años secos fueron de 1982 a 1985, 1989 y 1990 y años normales de 1977 a 1981, de 1986 a 1988 y 1991. Sin embargo, para la elaboración de las tablas de vida se tomaron en cuenta unicamente los periodos continuos.

CUADRO 10. Supervivencia de *Cophosaurus texanus* residentes e inmigrantes en un matorral crasicaule de la Reserva de Mapimí.

Año	Residentes		Inmigrantes		Total	
	hembras	machos	hembras	machos	hembras	machos
1978 [*]	0.64	0.15	1	1	0.69	0.21
1979 ^{**}	0.45	0.12	-	-	0.36	0.09
1980	0.27	0.38	-	-	0.27	0.30
1981	0.09	0.38	-	-	0.09	0.23
1982	0.25	0.11	-	0.50	0.25	0.18
1983	1	-	-	0.50	0.50	0.33
1984	0.50	-	-	0.33	0.33	0.14
1985	-	-	-	0.17	-	0.13
1986	0.50	-	-	0.33	0.33	0.17
1987	0.50	-	-	0.33	0.25	0.25
1988	0.20	0.13	-	1	0.20	0.22
1989	-	0.25	-	1	-	0.40
1990	0.40	0.50	-	-	0.40	0.25
1991	0.14	0.50	-	0.67	0.14	0.57
Promedio	0.35	0.18	0.14	0.42	0.27	0.25
Desv. Estan.	0.26	0.18	0.35	0.37	0.18	0.12

* Individuos marcados en junio y octubre

** Individuos marcados en marzo, junio, agosto y octubre

CUADRO 11. Tablas de vida de *Cophosaurus texanus* en un matorral crasicaule de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Para la categorización de los años normales y secos veáse el texto.

Tabla de vida I (Promedio total)				
x	Q _x	l _x	m _x	l _x m _x
Oviposición	37.4	1.0		
Hasta 1 año	6.7	0.180	3.4	0.612
Hasta 2 años	2.1	0.055	4.6	0.254
Hasta 3 años	0.7	0.019	4.6	0.089
Hasta 4 años	0.1	0.004	4.6	0.016
				Ro = 0.97
				t = 1.45

Tabla de vida II (Años normales)				
x	Q _x	l _x	m _x	l _x m _x
Oviposición	61.0	1.0		
Hasta 1 año	9.8	0.16	3.4	0.546
Hasta 2 años	3.0	0.049	4.6	0.226
Hasta 3 años	1.6	0.262	4.6	0.120
Hasta 4 años	0.2	0.003	4.6	0.015
				Ro = 0.91
				t = 1.42

Tabla de vida II (Años secos)				
x	Q _x	l _x	m _x	l _x m _x
Oviposición	20.8	1.0		
Hasta 1 año	2.5	0.120	3.4	0.408
Hasta 2 años	0.25	0.012	4.6	0.055
Hasta 3 años	0.50	0.024	4.6	0.11
Hasta 4 años	0.25	0.012	4.6	0.055
				Ro = 0.63
				t = 1.07

x: edad en años (excepto tiempo oviposición); Q_x: probabilidad que un individuo de edad x pueda sobrevivir a la edad x+1; l_x: probabilidad que una lagartija de edad 0 pueda sobrevivir a la edad x; m_x: número de huevos hembra producidos por cada hembra; l_xm_x: número total de hembras descendientes producidas por todas las hembras de edad x; Ro: tasa neta de reemplazamiento de la población generacional; t: tiempo generacional.

La tasa de reemplazo (R_0) obtenida para el periodo total fué 0.9729, y para el periodo más corto, denominado años normales, fué 0.9084. Durante el periodo de años secos el valor de la tasa de reemplazo es menor ($R_0 = 0.6295$). La supervivencia de la Clase 1 es la que influye mayormente en la tasa de reemplazo. El tiempo generacional es semejante en el promedio total ($t = 1.45$) y en el periodo normal ($t = 1.42$), pero es menor en el periodo seco ($t = 1.27$).

DISCUSION

La densidad estimada de *C. texanus* muestra una marcada variación anual durante los 15 años; las densidades menores se presentaron en los periodos precedidos por poca precipitación y/o cuando el patrón ombrotérmico fué diferente del patrón general (ver Figura 1). Esto no implica que sólomente la temperatura y la precipitación son los factores que determinan las fluctuaciones en la densidad de esta población; también hay que considerar que las variaciones climáticas pueden desencadenar otros cambios en el medio ambiente, como en la productividad primaria, densidad de artrópodos, entre otros, que pueden afectar la reproducción de las lagartijas y de sus parámetros demográficos (Dunham, 1981; Abts, 1987).

La estructura de la población va cambiando durante el ciclo de actividad de marzo a octubre (Maury, 1981 a). En marzo, los individuos que primero emergen de su hibernación son los jóvenes que eclosionaron en la estación reproductora anterior (Clase 1). En junio se encuentran activas todas las lagartijas sobrevivientes de la estación anterior y la estructura de la población está representada aproximadamente por más del 50% de lagartijas jóvenes y entre 25% y 30% de lagartijas de más de dos años. Durante

agosto, septiembre y octubre, aproximadamente el 85% de la población activa está constituida por lagartijas recién eclosionadas. Este cambio de la estructura de la población de *C. texanus* a través del ciclo de actividad permite suponer que hay un reparto del espacio y del alimento temporal entre las diferentes clases de edad de la población; así, en primavera el espacio y el alimento es utilizado principalmente por lagartijas jóvenes (entre Clase 0 y Clase 1), en verano por individuos sexualmente maduros (Clase 1, 2 y 3) y en otoño por lagartijas recién eclosionadas (Clase 0).

Engeling (1972) reporta que la población de *C. texanus* en el centro de Texas, se reemplaza cada año y que consiste casi completamente de lagartijas de un año y sus descendientes. A diferencia, Howland (1983) menciona que en el parque Big Bend la población de *C. texanus*, no se reemplaza, ya que sobreviven entre un 30 y 20% de lagartijas de más de dos años. Algo similar ocurre con la población de *C. texanus* en la reserva de Mapimí; un 70% de la población de hembras está constituido por jóvenes que eclosionan en la estación reproductiva anterior y aproximadamente un 30% por hembras de más de dos años. El hecho de que las hembras no sobrevivan más de dos-cuatro años puede ser debido al esfuerzo reproductivo ó a la depredación (Nagy, 1983). Por otro lado, la supervivencia de hembras jóvenes fué menor que la de hembras adultas, lo cual representa una aportación muy importante a la población, pues las hembras adultas de más de dos años tienen mayor descendencia.

En machos no sucede lo mismo; un 42% de la población está constituido por jóvenes que eclosionaron en la estación reproductiva anterior y un 58% por machos de dos o más años. Quizás los machos adultos desplazan a los jóvenes; una evidencia de este hecho es que la proporción de supervivencia de machos jóvenes fué menor que la de machos adultos. La proporción de machos adultos también se incrementa por los inmigrantes. *C. texanus* es una especie territorial y los machos tienen mayor movilidad

que las hembras; además, la supervivencia de machos inmigrantes es mayor que en hembras y la inmigración de los machos ocurre en todos los años a diferencia de las hembras que es poco frecuente.

La elaboración de tablas de vida considerando tres periodos, permitió definir una tendencia de la población. En periodos de sequía prolongados, la población de *Cophosaurus texanus* decrece considerablemente y la tasa de reemplazo (R_0) fué de 0.63 en tanto que la tasa obtenida para el promedio total (15 años) y para el periodo denominado normal (5 años), fué muy cercana a 1. Estos valores indican que la población se reemplaza de generación en generación, pero que en periodos de sequía la población decrece; sin embargo, la población logra recuperarse cuando mejoran las condiciones del medio ambiente.

Tomando en cuenta que la tasa neta de reproducción o de reemplazo de una población depende tanto de la supervivencia como de la fecundidad, la tasa calculada pudo haber sido afectada porque tanto el promedio de progenie por hembra, como la supervivencia de huevos a hembras jóvenes hayan sido subestimadas. Tampoco se evaluó la mortalidad de huevos, ni la emigración de las hembras recién eclosionadas. En comparación, Howland (1992) encuentra una tasa de reemplazo = 1.64; sin embargo, no es apropiado hacer una comparación más detallada, porque este autor tomó en cuenta diferentes parámetros a los utilizados en este estudio.

En síntesis, la población de *Cophosaurus texanus* en el área de estudio se caracteriza por tener una marcada fluctuación de densidad a través del tiempo, vida corta, menor en hembras que en machos, proporción de sexos 1:1 y con una vulnerabilidad a periodos prolongados de sequía. De acuerdo a la clasificación basada

en tácticas reproductivas, descrita por Tinkle *et al.* (1970) y Dunham *et al.* (1988), la población estudiada se puede incluir en el grupo: caracterizado por una talla pequeña, madurez temprana, múltiples puestas y tamaño de puesta pequeño.

DISCUSION GENERAL

Este estudio ha demostrado una variación anual significativa en varias características de la historia natural de *Cophosaurus texanus*. Esta especie forrajea quieta y al acecho de sus presas; este comportamiento está asociado con su dieta generalista. La variabilidad estacional y anual de su dieta, esta relacionada con la disponibilidad de sus presas, las cuales fluctúan en abundancia y diversidad.

El modo de forrajeo está relacionado con ciertas tácticas reproductivas, las especies que forrajean quietas y al acecho tienen puestas mayores que las que forrajean activamente (Pianka, 1986). Sin embargo, el tamaño de la puesta también puede estar relacionado con la disponibilidad del alimento. Se ha demostrado, para otros géneros de Phrynosomatidae, una relación positiva entre la precipitación y los recursos alimentarios y de éstos con varios parámetros reproductivos (Ballinger, 1977; Dunham, 1981).

A pesar de que no se evaluó la correlación precipitación-alimento-reproducción, los resultados de este estudio permiten suponer que esta secuencia está estrechamente relacionada. En este estudio se encontró que la disponibilidad de alimento (artrópodos) varía en función de la precipitación, también que el tamaño de la puesta fué menor cuando la lluvia es escasa en el período que precede al ciclo reproductivo. Además, Howland (1992) sugiere que el uso y acumulación de las reservas de lípidos para la producción de huevos depende de la disponibilidad de alimento.

Las variaciones en los parámetros poblacionales también pueden ser a consecuencia de la dieta y del forrajeo. Las lagartijas pueden responder de manera diferente en años secos con baja abundancia de presas. Una respuesta puede ser que el esfuerzo de forrajeo se mantenga constante, lo que evita que aumente la mortalidad, pero el peso del cuerpo disminuye. Dunham (1981) demostró esto para *Sceloporus*

merriami y *Urosaurus ornatus*. Otra posibilidad puede ser que ante la baja disponibilidad del alimento se incremente el forrajeo, aumentando la mortalidad debido a una mayor exposición a los depredadores y a la reducción del peso corporal, o a sus reservas en los cuerpos grasos. En Mapimí, la densidad de *C. texanus* disminuyó durante los años secos, debido probablemente entre otras causas al alto costo por adquirir el recurso.

Los parámetros poblacionales de *C. texanus* presentaron dos patrones de variación, uno interanual y otro durante un ciclo de sequía prolongado (más de dos años seguidos). En términos generales, existen fluctuaciones interanuales en la densidad de población, la proporción de sexos se mantiene casi siempre 1:1, la supervivencia varía cada año y es baja, la supervivencia de las hembras es de 9.6 % y anualmente la mayor parte de la población se reemplaza. Durante el período de sequía prolongado, la densidad disminuye un 36 % con respecto al promedio anual, la proporción de sexos se mantiene igual y la supervivencia de las hembras es de 3.5 %.

Habiendo encontrado estas dos tendencias se utilizaron tres periodos diferentes para calcular la tasa de reemplazo (R_0). Durante el período de sequía la tasa fué menor de 1 en tanto que durante un período normal y durante el periodo total la tasa de crecimiento fué muy cercana a 1. A pesar de que estos son cálculos aproximados de la tasa de reemplazo de la población, estas diferencias sugieren que la población tiene una plasticidad fenotípica que permite la expresión de ciertos caracteres ante fuertes presiones ambientales (recursos alimentarios y fluctuaciones climáticas), haciendo posible la recuperación de la población.

Ballinger y Congdon (1980) y Ferguson et al. (1990), argumentan que la variación temporal en algunos atributos de la historia de vida en una población puede ser la expresión fenotípica que varía con las condiciones ambientales.

En el Cuadro 12 se resumen las características de historia de vida de *Cophosaurus texanus* en dos áreas del desierto Chihuahuense. Tres diferencias son muy notables, la densidad, el tamaño (LHC) y la frecuencia de la puesta. Estos parámetros son mayores en la población del Big Bend que en la reserva de Mapimí.

Tinkle et al. (1970) demostraron que el tamaño de puesta varía dentro de una población así como entre poblaciones que pueden estar separadas geográficamente, y que el tamaño de puesta es mayor en individuos más grandes. Estos autores mencionan que esta variación puede ser estacional y que el tamaño de puesta puede tener una tendencia latitudinal.

La variación de la fecundidad puede ser ocasionada por la combinación de factores bióticos (densidad) y abióticos (heterogeneidad ambiental). La densidad en Big Bend es mayor que en Mapimí y puede estar fuertemente influenciada por factores ambientales. Howland (1983) argumenta que la alta densidad de población de *C. texanus* es debida a la estabilidad del medio ambiente y a la disminución de la mortalidad. El observó que los jóvenes son forzados a moverse a áreas más altas donde tienen menos probabilidad de morir a causa de las inundaciones.

En el Big Bend probablemente haya más disponibilidad de recursos puesto que la precipitación media anual es mayor (327 mm) que en Mapimí (290 mm); esta diferencia fué mayor durante el período en que se realizaron ambos estudios (ver Cuadro 12). Como se mencionó anteriormente, estas variaciones en los patrones de lluvia ocasionan una variabilidad en la producción primaria y como consecuencia en la disponibilidad de artrópodos (Ballinger, 1977; Maury, 1995), lo cual repercute en la reproducción de lagartijas (Dunham, 1981).

Cuadro 12. Parámetros reproductivos y poblacionales de *Cophosaurus texanus* en dos zonas del Desierto Chihuahuense. Datos del Big Bend tomados de Howland (1983, 1992).

Parámetro	Mapimí	Big Bend
Altitud	1,170 m	1,030 m
Precipitación (Período de estudio)	290 mm	396 mm
Tamaño madurez sexual (LHC)	45 mm	52-55 mm
Edad	10-11 meses	10-12 meses
Tamaño de puesta promedio (variación)	4.2 (1-6)	3.2 (2-5)
Frecuencias de puestas	1-2	3
Oviposición	Fin abr-med ago	Med may-fin ago
Densidad	18.5 ind/ha	107 ind/ha
Hembras (LHC) promedio	53.3 mm	64.2 mm
Machos (LHC) promedio	63.5 mm	77.5 mm
Proporción de sexos	1 : 1	1 : 1
Supervivencia Hembras reproductivas	9.6 %	59 %
Tasa reemplazo	0.97 (15 años)	1.64 (2 años)
Tiempo generacional	1.45	1.39

En términos generales, la población estudiada sigue el patrón descrito por Tinkle et al. (1970) y Dunham et al. (1988), basado en tácticas reproductivas: de talla pequeña, madurez temprana, múltiples puestas, tamaño de puesta pequeño y estando estas características relacionadas filogenéticamente.

Se ha sugerido que la depredación, la competencia por el alimento y las condiciones ambientales son presiones selectivas que actúan sobre las características de historia de vida en reptiles (Ballinger, 1979; Tinkle et al., 1970). También se ha mencionado que las variaciones de historia de vida tienen un componente filogenético (Ballinger, 1983; Stearns, 1984; Dunham y Miles, 1985) y que también pueden tener bases genéticas (Tinkle y Ballinger, 1972, Fox, 1983), pero aún es desconocida la adaptación genética de las características de historia de vida en lagartijas a ambientes específicos.

Debido a que las relaciones entre el comportamiento de forrajeo, de termoregulación y social con la acumulación de energía, el crecimiento y la reproducción suelen ser muy complejas para cualquier especie, los patrones de comportamiento en lagartijas están definidos con respecto al espacio individual y rango de actividad; además, el comportamiento social está estrechamente relacionado con la filogenia y con el estilo de forrajeo. En Iguanidae y Agamidae, las especies diurnas, insectívoras y que forrajeen quietas al acecho de sus presas, generalmente defienden un territorio. Por otro lado, en las familias Scincidae, Lacertidae y Teiidae, las especies diurnas, insectívoras y que forrajean activamente generalmente no son territoriales (Stamps, 1983).

Los iguánidos y agámidos insectívoros generalmente son uniformes en su comportamiento, siendo su sistema de apareamiento la poliginia. Durante la estación reproductiva los machos son territoriales y muchas veces también durante la estación no reproductiva. Las hembras tienden a ser agresivas y pueden defender territorios o

presentar jerarquías de dominancia con otras hembras. Asimismo, los juveniles son agresivos y pueden formar jerarquías o defender territorios de otros juveniles. Los eventos reproductivos dependen del número de hembras que se encuentran dentro del territorio de un macho y la selección sexual es muy importante (Stamps, 1983).

El comportamiento de las lagartijas que son depredadoras quietas y que esperan a sus presas como es el caso de *C. texanus*, posiblemente les permite conservar energía para otras actividades como escape, encuentros agonísticos, crecimiento y reproducción. La defensa de un territorio confiere una ventaja selectiva individual incrementando la posibilidad de obtener recursos y apareamientos. Por ejemplo, en el caso de la *Iguana iguana*, la territorialidad limita el número de individuos que pueden vivir en una misma área, esto es, limita la densidad de población. El control de la población puede ser medido por la competencia interespecífica o a la posibilidad de sobrevivir durante presiones del medio ambiente (Rand, 1967).

La táctica de forrajeo también va a influir en el comportamiento termorregulador. Las lagartijas que son forrajeras ambulantes, permanecen expuestas al sol pocas horas y disminuyen su actividad durante las horas más calientes del día; cuando inspeccionan hoyos o grietas realizan posturas termorreguladoras. Las que son depredadoras quietas, permanecen mucho tiempo en lugares abiertos y orientan su cuerpo con respecto al sol o al aire para aumentar o disminuir la temperatura, como es el caso de *Sceloporus undulatus*. Otras como *Cophosaurus texanus* separan su cuerpo del sustrato caliente y también se protegen del sol haciendo viajes cortos a la sombra (Maury, 1981 a).

Las especies que forrajean quietas y al acecho, a diferencia de los forrajeros activos, tienen un metabolismo bajo, son territoriales, tienen un efectivo comportamiento termorregulador y escapan fácilmente de sus depredadores por sus características

morfológicas, por ejemplo, *Sceloporus*, *Cophosaurus*, *Uma*, *Holbrookia*, entre otros géneros (Regal, 1983).

En géneros estrechamente relacionados como con *Cophosaurus*, *Callisaurus* y *Holbrookia*, Vitt y Price (1982) discuten como las adaptaciones ecológicas influyen en la masa relativa de la puesta. Las habilidades para el escape varían en estos géneros, *Holbrookia maculata* se mueve a cortas distancias de la roca donde percha y permanece inmóvil confiando en su cripsis (o camuflaje) para evitar ser detectadas. *C. texanus* y *Callisaurus draconoides*, corren velozmente distancias considerables y cuando paran también son crípticas. La masa relativa de la puesta es mayor en *Holbrookia* que en *Cophosaurus* y *Callisaurus*. Evitar la depredación puede ser una coadaptación con el modo de forrajeo, morfología y comportamiento.

Las relaciones entre el comportamiento termorregulador y la ecología seguramente incluyen compromisos (trade-off) de interés particular. Por ejemplo, en Mapimí dos especies de Phrynosomatidae, a pesar de ser territoriales tienen diferencias de comportamiento. *Sceloporus undulatus* es más sedentaria y para asolearse utiliza perchas, *C. texanus* es más móvil y se asolea en lugares abiertos (Maury, 1981 a). Las variaciones de su comportamiento al asolearse y el cambio a ser más sedentario de *S. undulatus* puede ser el resultado de incrementar su fecundidad y para *C. texanus* el ser más ágil es el resultado de disminuir la mortalidad.

En Mapimí la población de *C. texanus*, está sujeta a una variación ambiental periódica. En este estudio se consideraron dos periodos, en el periodo seco fueron incluidos los años que tuvieron una precipitación menor que la promedio (295.9 mm), y en el periodo normal los años con precipitación igual o mayor que la promedio (Figura

12). La disponibilidad del alimento durante el periodo seco o normal, influye en el crecimiento y en la acumulación de energía, así como en ciertos parámetros reproductivos y en la dinámica poblacional. Durante el periodo normal hay alimento disponible y fácil de obtener, logrando incrementar su tamaño y acumular sus reservas de lípidos, a su vez éstos influyen en el tamaño y frecuencia de la puesta. También al obtener fácilmente su alimento, disminuye la mortalidad, incrementando la densidad y supervivencia. Por el contrario, durante el periodo seco, la disponibilidad de los recursos disminuye afectando la historia natural de esta especie.

FIGURA 12. Diagrama que muestra el efecto de la variación ambiental sobre la población de *Cophosaurus texanus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.



RO ↑



- > TAMAÑO DE PUESTA
- > SUPERVIVENCIA ♀

RO ↓

- < TAMAÑO DE PUESTA
- < SUPERVIVENCIA ♀

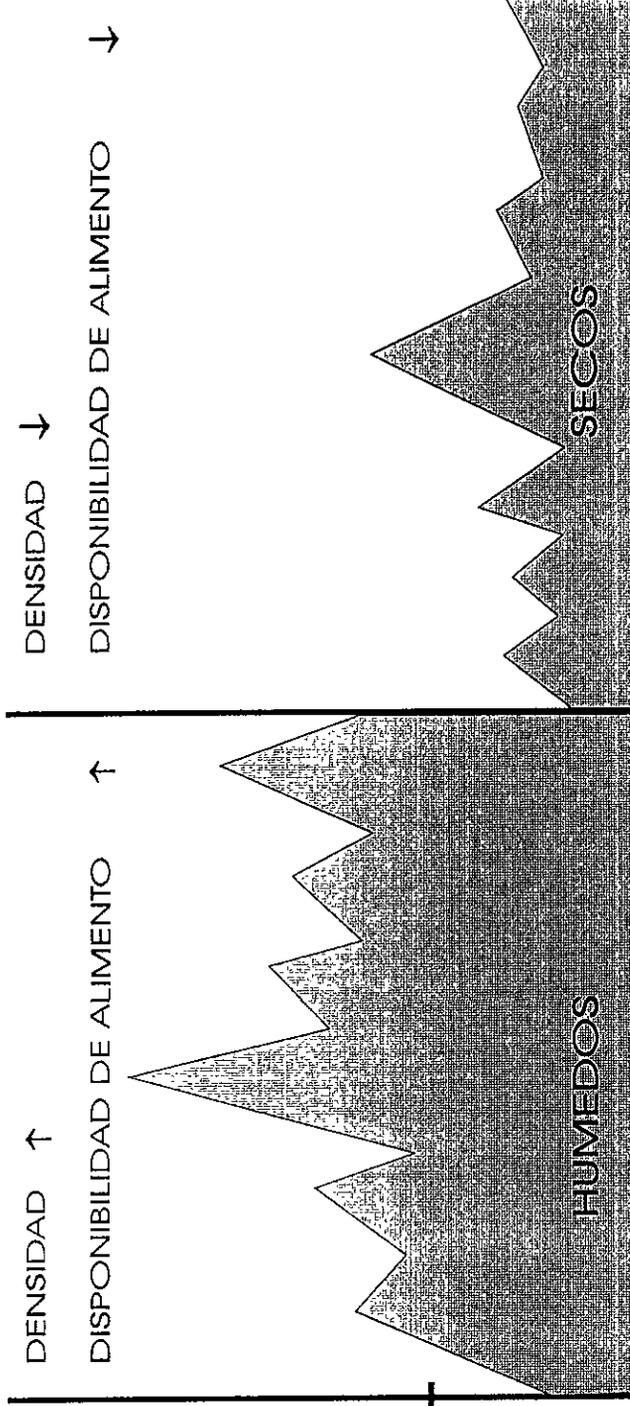
DENSIDAD ↑

DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO ↑

DENSIDAD ↓

DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO ↓

PRECIPITACIÓN
(X) 295.9



TIEMPO (AÑOS)

LITERATURA CITADA

- Abts, M. L. 1987. Environment and variation in life history traits of the Chuckwalla *Sauromalus obesus*. *Ecol. Monogr.* 57: 215-232.
- Adest, G. A. 1978. The relations of the sand lizards *Uma*, *Callisaurus* and *Holbrookia* (Sauria: Iguanidae): an electrophoretic study. Ph. D. Diss. Univ. California, Los Angeles.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*. 58: 628-635.
- Ballinger, R. E. 1979. Intraespecific variation in demography and life history of the lizard *Sceloporus jarrovi* along an altitudinal gradient in Southeastern Arizona. *Ecology*. 60: 901-909.
- Ballinger, R. E. 1983. Life-history variations: 241-260. In: R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Editores). *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Ballinger, R. E. y J. D. Congdon. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980 4: 921-923.
- Ballinger, R. E., E. D. Tyler y D. W. Tinkle. 1972. Reproductive ecology of a West Texas population of the Greater Earless Lizard, *Cophosaurus texanus*. *Am. Midl. Nat.* 88 : 419-428.
- Barbault, R. 1976. Contribution à la théorie des stratégies démographiques: Recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 101: 671-693.
- Barbault, R. 1981. *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- Barbault, R. y C. Grenot. 1977. Richesse spécifique et organisation spatiale du peuplement de lézards du Bolsón de Mapimí (México). *C. R. Acad. Sci.*, Paris 284: 2281- 2283.
- Barbault, R., C. Grenot y Z. Uribe. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les espèces de lézards du désert de Mapimí (México). *La Terre et la Vie* 32: 135-150.
- Barbault, R. y M. E. Maury. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan Desert lizard community. *Oecol. (Berl.)* 51: 335-342.
- Bartolino, J. R. 1988. Cenozoic geology of the eastern half of the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, México: 115-134. In: C. Montaña (Editor). *Estudio integrado de los recursos vegetación suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí I Ambiente natural y humano*. Publ. 23 Instituto de Ecología. México.

- Breimer, R. 1985. *Soil and Landscape survey of the Mapimi Biosphere Reserve Durango, Mexico*. UNESCO - MAB. Montevideo.
- Cagle, F. R. 1950. Notes of *Holbrookia texana* in Texas. *Copeia* 1950 : 230-231.
- Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- Clutton - Brock, T. H. 1988. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. Chicago Univ. Press. Chicago, Illinois.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life-history phenomena. *Q. Rev. Biol.* 29: 103-137.
- Cody, M. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas: 45-77 In: C. Montaña (Editor). *Estudio integrado de los recursos vegetación suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí I Ambiente natural y humano*. Publ. 23 Instituto de Ecología. México.
- Cuellar, O. 1993. Lizard population ecology: a long term community study. *Bull. Ecol.* 24: 109-149.
- Degenhardt, W. G. 1966. A method of counting some diurnal ground lizard of the genera *Holbrookia* and *Cnemidophorus* with results from the Big Bend National Park. *Amer. Midl. Natur.* 75: 61-100.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- Dunham, A. E. 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the Iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 158: 1-62.
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38: 208-221.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition: 261-280 In: R. B. Huey, E. R. Pianka y T.W.Schoener (Editores). *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Dunham, A. E. y D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126: 231-257.

- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Redznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles: 441-522 *In*: B. C. Gans y R. B. Huey (Editores). *Biology of the Reptilia* Vol. 16. Alan R. Liss. New York.
- Engeling, G. A. 1972. Ecology of the iguanid lizard *Cophosaurus texanus* (Troschel) in Comal County, Texas. M. S. Thesis. Southwest Texas State University; San Marcos, Texas.
- Ferguson, G. W., H. L. Snell y A. J. Landwer. 1990. Proximate control of variation of clutch, egg and body size in a West-Texas population of *Uta stansburiana stejnegeri* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 46: 227-238.
- Fox, S F. 1983. Fitness, home-range quality, and aggression in *Uta stansburiana*: 149-168 *In* : R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Editores). *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Frost, D. R. y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ., Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist.* 81: 1-65.
- Gallina, S., M. E. Maury, K. Rogovin y D. Semenov. 1985. Comparación de dos comunidades de lagartijas de los desiertos Chihuahuense y de Karakum. *Acta Zool. Mex.(ns)* 11: 1-16.
- Gadsden-Esparza, H., F. R. Méndez-de la Cruz, R. Gil-Martínez y G. Casas-Andreu. 1993. Patrón reproductivo de una lagartija (*Uma parapygas*) en peligro de extinción. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 5: 42-50.
- Goldberg, S. R. 1975. Yearly variations in the ovarian cycle of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *J. Herpetology* 9: 187-189.
- Haces Gil, R. 1992. Artrópodos epígeos de la unidad fisiográfica y de vegetación matorral de Larrea en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Juárez del Estado de Durango, México.
- Halffter, G. 1978. Las Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango: Una nueva política de conservación y estudio de los recursos bióticos: 15 - 45 *In*: G. Halffter (Editor). *Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*. Publ. 4 Instituto de Ecología. México.
- Halffter, G. 1981. The Mapimí biosphere reserve: local participation and development . *Ambio* 10: 93-96.
- Halffter, G. 1984. Las reservas de la biosfera: conservación de la naturaleza para hombre. *Acta Zool. Mex.(ns)* 5: 1- 50.
- Halffter, G. 1988. El concepto de reserva de la biosfera: 79-111 *In*: Instituto de Ecología. *El futuro del hombre en la naturaleza: Ensayos sobre reservas de la biosfera*. Publ. 24 Instituto de Ecología. México.

- Halffter, G., P. Reyes-Castillo, M. E. Maury, S. Gallina y E. Ezcurra. 1980. La conservación del germoplasma: soluciones en México. *Folia Entomol. Mex.* 46: 29-64.
- Henle, K. 1991. Life history patterns in lizards of the arid and semiarid zone of Australia. *Oecologia* 88: 347-358.
- Howland, J. M. 1983. Ecology and demography of an iguanid lizard: *Cophosaurus texanus* in Big Bend National Park, Texas. M. S. Thesis. University of Georgia. Athens, Georgia.
- Howland, J. M. 1992. Life history of *Cophosaurus texanus* (Sauria: Iguanidae): environmental correlates and interpopulational variation. *Copeia* 1992 : 82-93.
- Huey, R. B. y R. E. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- Johnson, C. 1960. Reproductive cycle in females of the Greater Earless Lizard, *Holbrookia texana*. *Copeia* 1960: 297 -300.
- Judd, F. W. y R. K. Ross. 1978. Year to year variation in clutch size of island and mainland populations of *Holbrookia propinqua* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herpetology* 12 : 203-207.
- Lack, D. 1948. The significance of litter size. *Journal of Animal Ecology* 17: 45-50.
- Krebs, J. R y N. B. Davis. 1978. *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford (Segunda Edición).
- MacArthur, R. W. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Marion, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38: 26-39.
- Martin, R. F. 1973. Reproduction in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) in central Texas: drought conditions. *Herpetologica* 29: 27-32.
- Martínez, O. E. y J. Morello. 1977. *El medio físico y las unidades fisonómico - florísticas del Bolsón de Mapimí*. Publ. 3 Instituto de Ecología. México.
- Maury, M. E. 1981 (a). Variability of activity cycles in some species of lizards in the Bolsón de Mapimí (Chihuahuan Desert, México): 101-118 *In: R. Barbault y G. Halffter* (Editores). *Ecology of the Chihuahuan Desert: Organization of some vertebrates communities*. Publ. 8 Instituto de Ecología. México.
- Maury, M. E. 1981 (b). Food partition of lizard communities at the Bolsón de Mapimí (México): 119-142 *In: R. Barbault and G. Halffter* (Editores). *Ecology of the*

- Chihuahuan Desert: Organization of some vertebrate communities* Publ. 8 Instituto de Ecología. México.
- Maury, M. E. y R. Barbault. 1981. The spatial organization of the lizard community of the Bolsón de Mapimí (México): 79-87 *In: R., Barbault, y G. Halffter (Editores). Ecology of the Chihuahuan Desert: Organization of some vertebrates communities.* Publ. 8 Instituto de Ecología. México.
- Maury, M. E. 1988. Reservas de la biosfera en México. *Ambiente.* 59: 4-8.
- Maury, M. E. 1995. Diet composition of the Greater Earless lizard (*Cophosaurus texanus*) in central Chihuahuan Desert. *J. Herpetology* 29: 266-272.
- Mayhew, W. W. 1964. Photoperiodic responses in three species of the lizard genus *Uma*. *Herpetologica* 20: 95-113.
- Mayhew, W. W. 1965. Reproduction in the sand-dwelling lizard *Uma inornata*. *Herpetologica* 21: 39-55.
- Miller, M. R. 1954. Further observations on reproduction in the lizard *Xantusia vigilis*. *Copeia* 1954: 38-40.
- Montaña, C. y R. Breimer. 1988. Major vegetation and environment units: 99-134 *In: C. Montaña (Editor). Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambiente natural y humano* Publ 23 Instituto de Ecología. México.
- Nagy, K. A. 1983. Ecological energetics: 24-54 *In: R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Editores). Lizard Ecology: Studies of model organism* Harvard University Press, Cambridge. Massachusetts.
- Nouira, S, M. E. Maury, J. Castanet y R. Barbault. 1982. Determination squelettochronologique de l'age dans une population de *Cophosaurus texanus* (Sauria, Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 3: 213-219.
- Palacios, L. E. 1993. Patrones alimentarios en un gremio de lagartijas en dunas del Bolsón de Mapimí. Tesis de Licenciatura Biología, Universidad Juárez del Estado de Durango. México.
- Parker, W. S. 1973. Notes on reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas and Utah. *Herpetologica* 29: 258-264.
- Parker, W. S. 1994. Demography of the Fence lizard, *Sceloporus undulatus*, in Northern Mississippi. *Copeia* 1994: 136-152.
- Parker, W. S. y E. R. Pianka. 1975. Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 1975: 615-632.

- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- Pianka, E. R. 1969. Habitat specificity, speciation and species density in Australian desert lizards. *Ecology* 50: 498-502.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "k" selection. *Am. Nat.* 106: 581-588.
- Pianka, E. R. 1971. Ecology of the agamid lizard *Amphibolurus isolepsis* in Western Australia. *Copeia* 1971: 527-536.
- Pianka, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.* 16: 775-784.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Pianka, E. R. y W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.
- Rand, A. S. 1967. The adaptative significance of territoriality in Iguanid lizards: 106-115 In: W. W. Milstead (Editor). *Lizard ecology a symposium*. Univ. Missouri Press.
- Regal, P. J. 1983. The adaptative zone and behavior of lizards: 105-118 In: R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Editores). *Lizard Ecology: Studies of a model organism* Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.
- Rogers, L. E., W. T. Hinds y R. L. Buschbom. 1976. A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. Entom. Soc. Amer.* 69: 387-389.
- Rogers, L. E., R. L. Buschbom y C. R. Watson. 1977. Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Ann. Entom. Soc. Amer.* 70: 51-53.
- Schrank, G. D. y R. E. Ballinger. 1973. Male reproductive cycles in two species of lizards (*Cophosaurus texanus* and *Cnemidophorus gularis*). *Herpetologica* 29: 289-293.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman. Sn. Francisco. 2nd Ed.
- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality: 169-204 In: R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Editores). *Lizard ecology: studies of a model organism* Harvard Univ. Press, Cambridge. Massachusetts.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123: 56-72.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, Oxford.

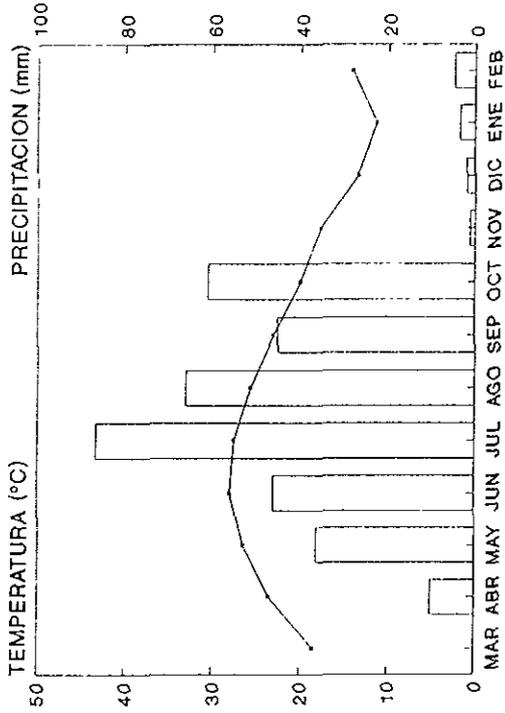
- Stephens, D.W. y J.R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Monogr. Pop. Biol. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Tinkle, D. W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories in lizards. *Am. Nat.* 103: 501-516.
- Tinkle, D. W. y R. E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- Tinkle, D. W. y A. E. Dunham. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia* 1986: 1-18.
- Tinkle, D. W., A. E. Dunham y J. D. Congdon. 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology* 74: 2413-2429.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Vitt, L. 1977. Observations on clutch and egg size and evidence for multiple clutches in some lizards of Southwestern United States. *Herpetologica* 33 : 333-338.
- Vitt, L. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *J. Herpetology*. 25: 79-90.
- Vitt, L. J. y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolutions of a paradox. *Am. Nat.* 112: 595-608.
- Vitt, L. J. y R. D. Ohmart. 1977. Ecology and reproduction of Lower Colorado river lizards:I. *Callisaurus draconoides* (Iguanidae). *Herpetologica* 33: 214-222.
- Vitt, L. J. y H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Vitt, L., R. C. Van Loben Sels y R. D. Ohmart. 1978. Lizard reproduction: annual variation and environmental correlates in the Iguanid lizard *Urosaurus graciosus*. *Herpetologica* 34 : 241-253.
- Whitford, W. G. y F. M. Creusere. 1977. Seasonal and yearly fluctuations in Chihuahuan Desert lizard communities. *Herpetologica* 33: 54-65.

APENDICE I. Tamaño promedio (LHC) de hembras y machos en las cuatro clases de edad.

Clases de edad	Hembras	Machos
	$\bar{X} \pm DE$ (n, variación)	$\bar{X} \pm DE$ (n, variación)
1	55.34 \pm 4.38 (102, 40-62)	57.28 \pm 5.33 (55, 42-69)
3	62.5 \pm 3.5 (10, 59-70)	73.2 \pm 2.4 (34, 70-78)
0	29.73 \pm 5.9 (30, 24-42)	34.88 \pm 7.7 (25, 25-49)
2	61.86 \pm 3.12 (36, 57-72)	66.71 \pm 2.65 (41, 60-71)

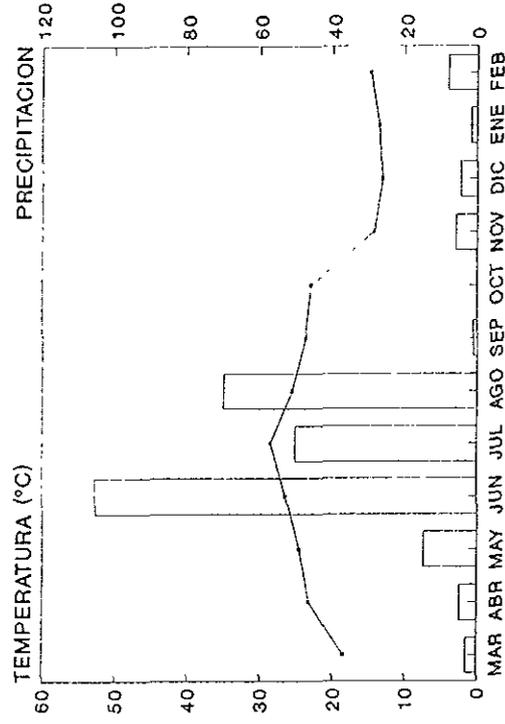
APENDICE II. Gráficas ombrotérmicas del Laboratorio del Desierto, mostrando la temperatura media mensual (barras) y la precipitación mensual (líneas).

MARZO 1978 - FEBRERO 1979



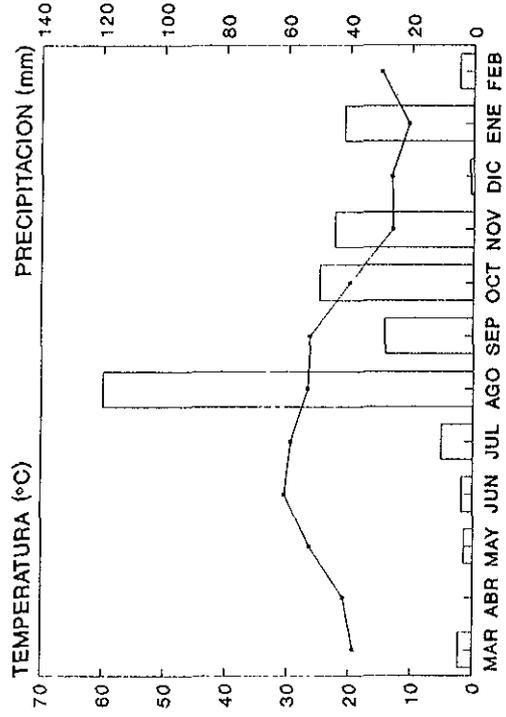
PRECIPITACION TOTAL: 362.7

MARZO 1979 - FEBRERO 1980



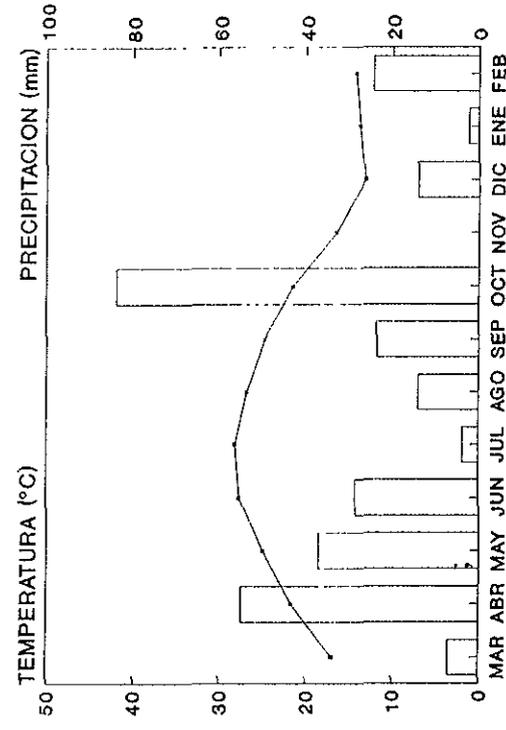
PRECIPITACION TOTAL: 268.8

MARZO 1980 - FEBRERO 1981



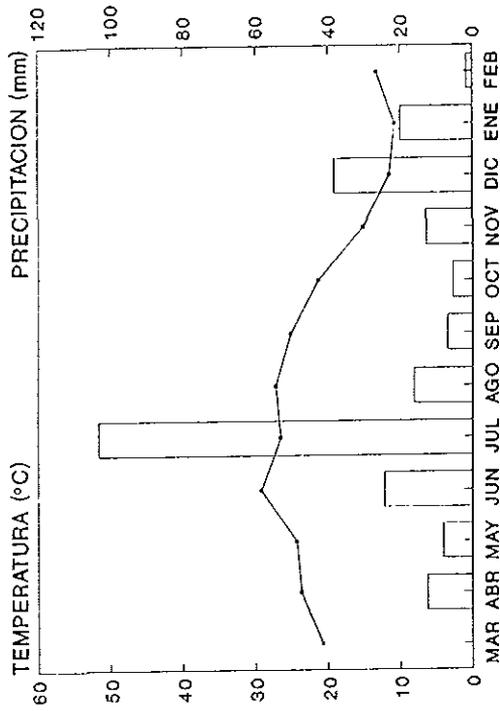
PRECIPITACION TOTAL: 310.8

MARZO 1981 - FEBRERO 1982



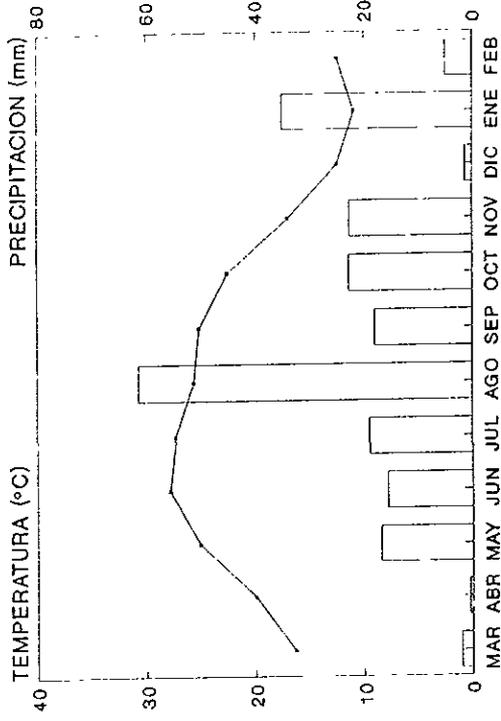
PRECIPITACION TOTAL: 292.5

MARZO 1982 - FEBRERO 1983



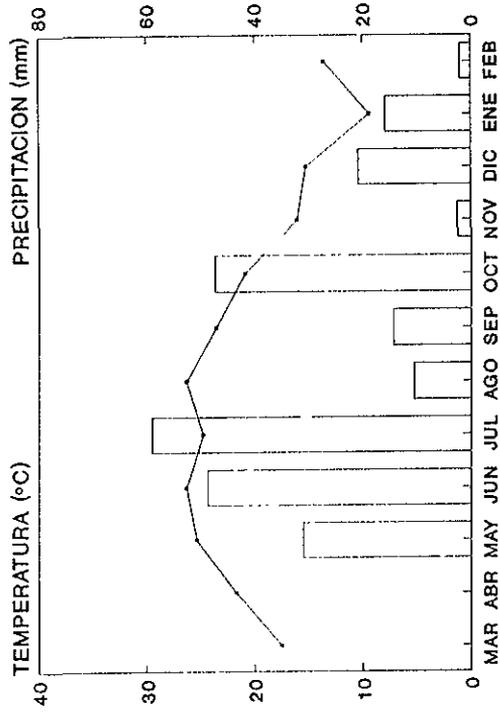
PRECIPITACION TOTAL: 248.8

MARZO 1983 - FEBRERO 1984



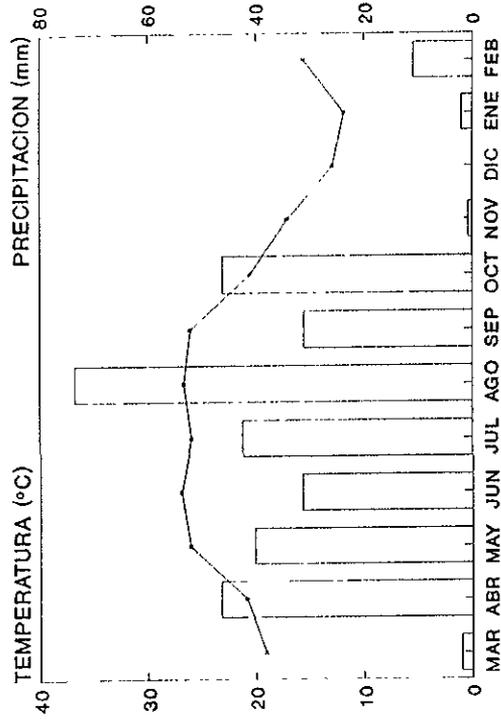
PRECIPITACION TOTAL: 219.7

MARZO 1984 - FEBRERO 1985



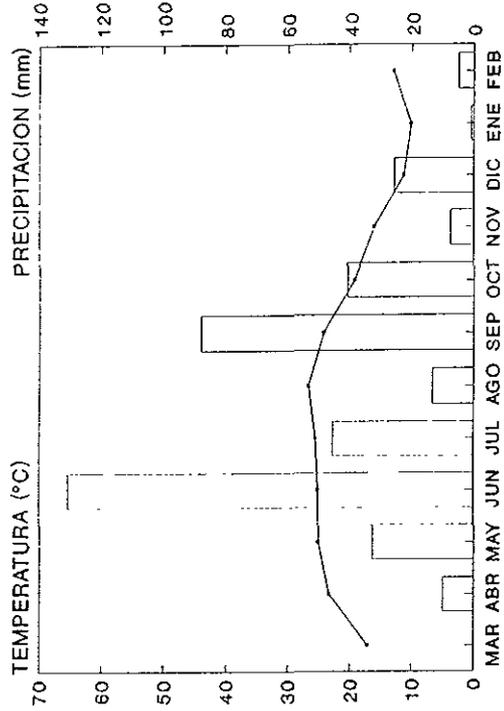
PRECIPITACION TOTAL: 251.5

MARZO 1985 - FEBRERO 1986



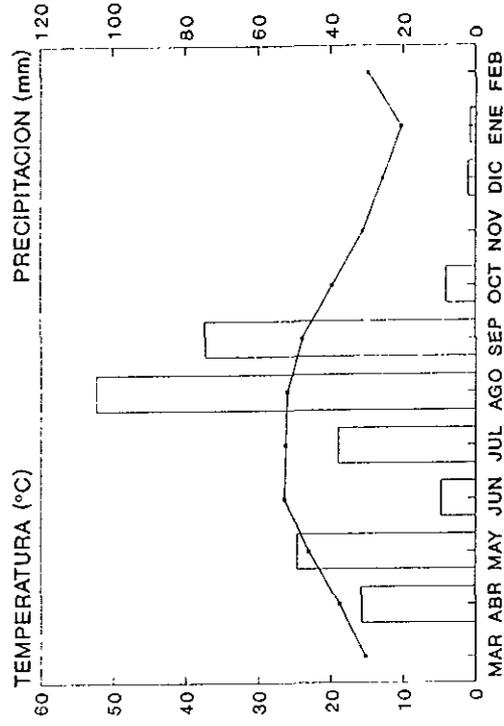
PRECIPITACION TOTAL: 326.4

MARZO 1986 - FEBRERO 1987



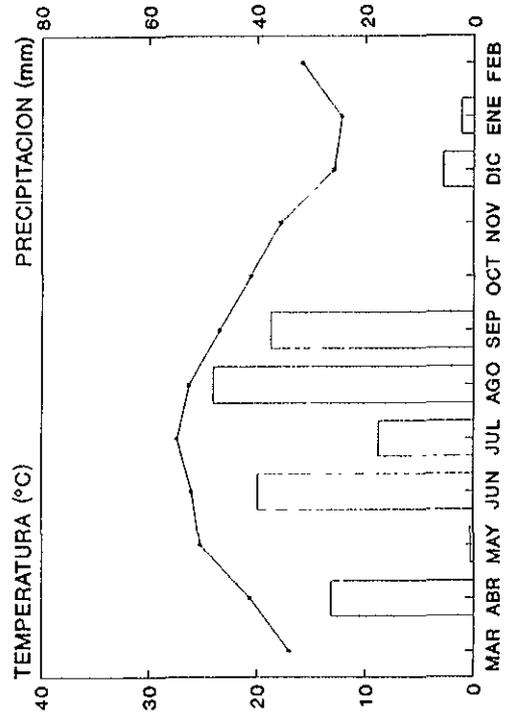
PRECIPITACION TOTAL: 399.7

MARZO 1987 - FEBRERO 1988



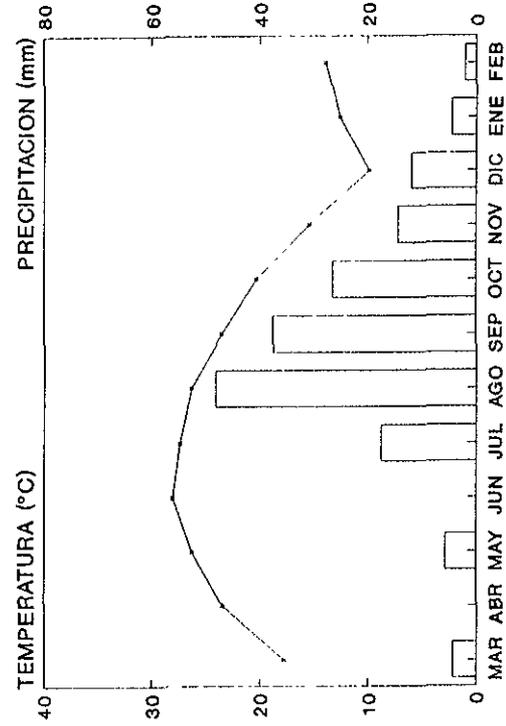
PRECIPITACION TOTAL: 319.9

MARZO 1988 - FEBRERO 1989



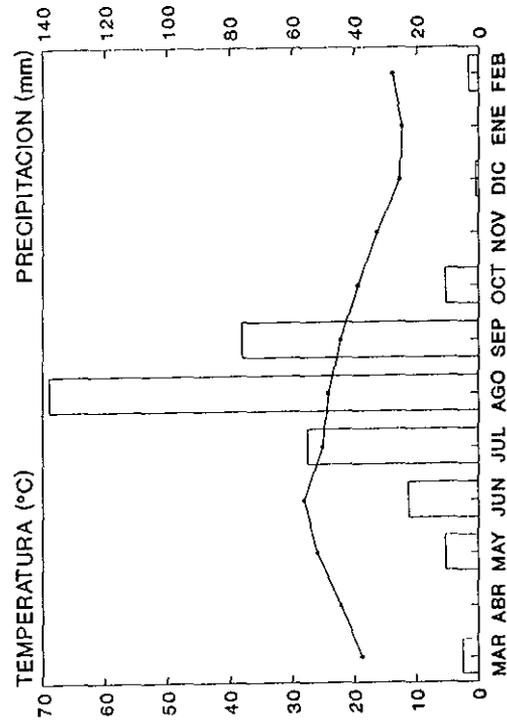
PRECIPITACION TOTAL: 119.4

MARZO 1989 - FEBRERO 1990



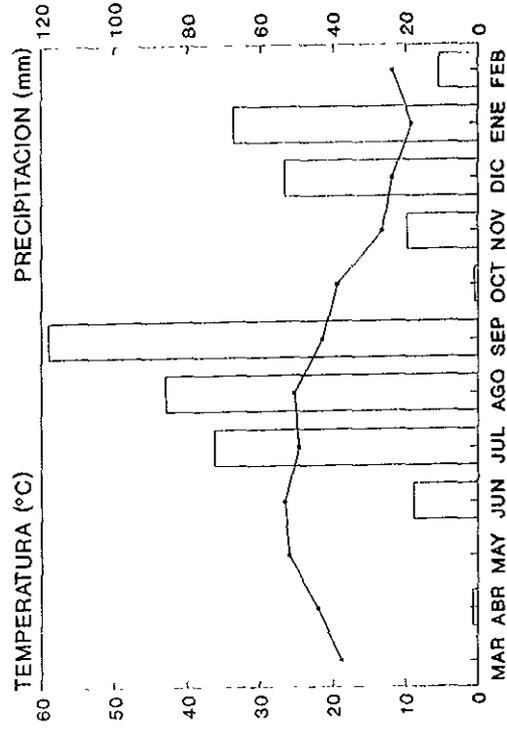
PRECIPITACION TOTAL: 172.6

MARZO 1990 - FEBRERO 1991



PRECIPITACION TOTAL: 321.8

MARZO 1991 - FEBRERO 1992



PRECIPITACION TOTAL: 447.7