



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DEMOGRAFÍA E HISTORIA DE VIDA DE LA LAGARTIJA *XENOSAURUS GRANDIS* EN CUAUTLAPAN, VERACRUZ

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2005



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Esta investigación se llevó a cabo gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México.

También recibí invaluable apoyo de la Fundación Alberto y Dolores Andrade y de los proyectos PAPIIT-IN200102 (DGAPA-UNAM) y CONACyT-40797-Q.

Quiero agradecer a mi tutor, Dr. Julio Lemos Espinal, por su apoyo y enseñanzas durante mi doctorado y también por haberme introducido en el mundo de la herpetología.

La Dra. Teresa Valverde Valdés fue una persona fundamental en el comienzo, desarrollo y culminación de esta investigación. Muchas gracias Tere por compartir conmigo tu tiempo y tus conocimientos.

El Dr. Adrián Nieto-Montes de Oca y el Dr. Rafael Lira Saade siempre estuvieron al tanto de mi desarrollo académico y contribuyeron también de manera notable en este trabajo.

Agradezco también a los demás miembros del Jurado, Dr. Gustavo Casas Andreu, Dra. Ma. del Carmen Mandujano Sánchez, Dr. Fausto Méndez de la Cruz y Dr. Eduardo Morales Guillaumin, por sus comentarios y sugerencias que mejoraron considerablemente esta investigación, pero sobre todo por el tiempo que amablemente han invertido en mi formación académica.

Un enorme agradecimiento para Ramón Isaac Rojas González, cuyas ideas ayudaron enormemente a darle forma y dirección a este trabajo. Muchas gracias Isaac por compartir todo lo que sabes y por dejarme ser tu padawan, este trabajo también es tuyo.

Gastón Zamora Abrego, Angela Ortega León e Iván Rubio Pérez también contribuyeron de manera notable en la culminación de mi posgrado. Siempre les voy a agradecer su amistad y apoyo y espero que continuemos con el gran equipo que hemos formado.

Gracias a Ricardo Serna Lagunes, Diego Gómez Meneses, Osvaldo Ramos Hernández y Carolina Torres López por su compañía en el campo y porque me abrieron las puertas de sus casas allá en Córdoba, sigamos trabajando duro chavos.

El Dr. Laurie Vitt me recibió amablemente en el museo de Historia Natural “Sam Noble” de la Universidad de Oklahoma para realizar allá la fase final de esta tesis. De igual modo le doy las gracias a los demás miembros de la comunidad de esta institución que colaboraron conmigo: Dra. Janalee Caldwell, Don Shepard, Adrian Garda, Amy Estep, Marcia Rodríguez y Daniel Mesquita.

Agradezco también el apoyo de las personas que trabajan (o trabajaban) en el Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología, principalmente Norma Manríquez Morán, Osvaldo Hernández Gallegos, Felipe Rodríguez Romero (antes andaban por ahí), Norberto Martínez Méndez y Martha Calderón Espinosa. Gracias también a la gran gente del Museo de

Zoología de la Facultad de Ciencias, particularmente a Itzel Durán Fuentes y a Luis Canseco Márquez por darme acceso a sus ejemplares.

Debo destacar la enorme labor del personal del Posgrado en Ciencias Biológicas, principalmente Lilia Espinosa, Dolores Rodríguez y Lilia Jiménez. Muchas gracias por hacernos la vida más fácil a los estudiantes de este posgrado.

Gracias al Arq. César Cornejo Ramírez por soportarme en su despacho y por su gran ayuda con un montón de gráficas, pero sobre todo por su invaluable amistad.

Un agradecimiento especial al Dr. Guillermo Zúñiga Gutiérrez, porque sin querer me enseñó lo increíble que es estudiar y entender la vida en este planeta.

Jimena, mil gracias por tu inesperada e irrepentina aparición, por tus tres pasos alrededor de mi mundo, por tu compañía y por el gigante horizonte.

Y finalmente, pero por supuesto antes que a nadie, gracias a mi familia, a mis enormes padres Lourdes y Jaime porque siempre han estado pendientes de mí en todo y a mis maravillosos hermanos, Carlos y Ricardo, simplemente por la bendición de existir cerca de mí.

A Lourdes y Jaime
por su inagotable presencia
y
a Carlos y Ricardo
por su inigualable compañía

“Y acudieron bestias
y moraron en las llanuras herbosas,
o en los ríos y los lagos,
o se internaron en las sombras de los bosques.”

J. R. R. Tolkien en el Quenta Silmarillion

INDICE

	Página
Resumen	1
Abstract	3
Capítulo I. Introducción General	5
1.1. La Teoría de Historias de Vida	5
1.2. Análisis Integral de las Historias de Vida	7
1.2.1. Demografía	8
1.2.2. Plasticidad Fenotípica	10
1.2.3. Compromisos entre Atributos de Historias de Vida	11
1.2.4. Restricciones Filogenéticas	12
1.3. Modelos Desarrollados para Explicar la Evolución de Historias de Vida	14
1.3.1. Selección $r - K$, Apuestas a lo Seguro y Estrategias de Plantas	15
1.3.2. La Mortalidad en Adultos: el Continuo “Rápido-Lento”	17
1.4. Historias de Vida de Lagartijas	19
1.4.1. El Continuo “Rápido-Lento” en Lagartijas	24
1.4.2. ¿Existe un Gradiente Altitudinal-Latitudinal Relacionado con el Continuo “Rápido-Lento”?	25
1.5. La Especie en Estudio	27
1.6. Sitio de Estudio	31
1.7. Objetivos	32
1.7.1. Objetivo General	32
1.7.2. Objetivos Específicos	33

	Página
1.8. Estructura de la Tesis	33
Capítulo II. Ecología del Crecimiento Corporal	36
2.1. Introducción	36
2.2. Métodos	42
2.3. Resultados	48
2.3.1. Variación en los Factores Ambientales	48
2.3.2. Patrón de Crecimiento Corporal	49
2.3.3. Estimación de Edades Críticas y Categorización de los Individuos de la Población	52
2.3.4. Comparaciones entre Años y entre Estaciones	53
2.3.5. Análisis de Regresión Múltiple	55
2.4. Discusión	57
Capítulo III. Análisis Demográfico	68
3.1. Introducción	68
3.2. Métodos	72
3.2.1. Estimaciones de Supervivencia	73
3.2.2. Análisis Matricial	74
3.2.3. Simulaciones Estocásticas	78
3.3. Resultados	80
3.3.1. Proporción de Sexos, Densidad y Supervivencia	80
3.3.2. Análisis Matricial	82
3.3.3. Simulaciones Estocásticas	90
3.4. Discusión	93

	Página
Capítulo IV. Exploración del Continuo “Rápido-Lento”	102
4.1. Introducción	102
4.2. Métodos	109
4.2.1. Exploración de la Hipótesis del Continuo “Rápido-Lento” en Diversas Especies de Lagartijas con Énfasis en la Posición Relativa de <i>Xenosaurus grandis</i> dentro del Continuo	109
4.2.2. Evaluación de los Efectos Filogenéticos en la Posición de las Especies de Lagartijas a lo Largo del Continuo “Rápido-Lento”	112
4.2.3. Exploración de la Relación entre el Continuo “Rápido-Lento” y un Gradiente de Distribución Altitudinal-Latitudinal en Especies de Lagartijas	114
4.3. Resultados	121
4.3.1. Exploración de la Hipótesis del Continuo “Rápido-Lento” en Diversas Especies de Lagartijas, Antes y Después de Remover Efectos Filogenéticos, con Énfasis en la Posición Relativa de <i>Xenosaurus grandis</i> dentro del Continuo	121
4.3.2. Relación entre el Continuo “Rápido-Lento” y un Gradiente de Distribución Altitudinal-Latitudinal en Especies de Lagartijas	131
4.4. Discusión	139
Capítulo V. Evaluación de la Inercia Filogenética en Tres Atributos de Historias de Vida dentro del Género <i>Xenosaurus</i>	147
5.1. Introducción	147
5.2. Métodos	152
5.2.1. Especies Consideradas e Hipótesis Filogenética Utilizada	152
5.2.2. Evaluación de la Inercia Filogenética	155

	Página
5.2.3. Correlaciones entre los Atributos Analizados y la Altitud y la Latitud	157
5.2.4. Cuantificación de la Proporción de Varianza en el Tamaño de Camada y en la Talla al Nacer que es Explicada por Diversos Factores Filogenéticos y Específicos	157
5.3. Resultados	161
5.3.1. Evaluación de la Inercia Filogenética	161
5.3.2. Correlaciones entre los Atributos Analizados y la Altitud y la Latitud	162
5.3.3. Proporción de Varianza en el Tamaño de Camada y en la Talla al Nacer que es Explicada por Factores Filogenéticos y Específicos	165
5.4. Discusión	168
Capítulo VI. Discusión General	177
6.1. Evolución y Ecología de la Historia de Vida de <i>Xenosaurus grandis</i>	177
6.2. El Continuo “Rápido-Lento” y su Relación con un Gradiente de Altitud-Latitud en Especies de Lagartijas.	189
Literatura Citada	196
Apéndice A. Relaciones Filogenéticas entre los Principales Grupos de Lagartijas	212
Apéndice B. Hipótesis Filogenética Utilizada para la Exploración Multivariada del Continuo “Rápido-Lento”	213
Apéndice C. Matrices de Transición y sus Respectivas Matrices de Elasticidades de 22 Especies de Lagartijas.	215
Apéndice D. Listado de los Especímenes de Colecta Revisados para la Determinación del Tamaño de Camada y de la Talla de las Crías al Nacer de Especies del Género <i>Xenosaurus</i> .	218

Resumen

Se reportan los resultados de un análisis ecológico y evolutivo de la historia de vida de una población de la lagartija *Xenosaurus grandis* localizada a un costado del poblado de Cuautlapan en el estado de Veracruz, México. Se realizó también una exploración de la hipótesis del continuo “rápido-lento” con especies de lagartijas, haciendo énfasis en la posición relativa de *X. grandis* dentro de este continuo. No se detectaron diferencias entre sexos ni entre años en las tasas de crecimiento corporal. Sin embargo, estas lagartijas crecen más rápido en la época húmeda en comparación con los meses secos. Las tasas de crecimiento fueron relativamente lentas y similares a otras especies del género, lo que sugiere un alto componente filogenético en este atributo. La edad a la madurez estimada fue de 28 meses en los machos y 32 meses en las hembras. La densidad poblacional promedio fue de 31 lagartijas por hectárea. La tasa de sobrevivencia anual fue similar durante todo el ciclo de vida y su elevado valor (0.7) se atribuye a la seguridad que les otorgan las grietas que habitan. La tasa finita de crecimiento poblacional fue más sensible a alteraciones en el crecimiento de las categorías no reproductoras y en la permanencia de los adultos. El crecimiento fue el proceso demográfico que realizó la mayor contribución a la adecuación promedio. Tres de los cuatro periodos anuales estudiados arrojaron tasas de crecimiento poblacional por encima de la unidad, mientras que el último año de estudio predijo un decremento del 15% de la población. Al integrar esta variación en el comportamiento demográfico pueden proyectarse fluctuaciones poblacionales considerables pero bajo riesgo de desaparición de esta población. Se sugiere a esta localidad como un foco de conservación para esta especie endémica de una región considerablemente deteriorada debido al elevado desarrollo industrial que se observa entre las ciudades de Córdoba y Orizaba. En esta investigación se apoya la existencia de un continuo “rápido-lento” de evolución de

historias de vida en especies de lagartijas, en el que la mortalidad adulta parece ser un factor selectivo capaz de promover la evolución correlacionada de atributos de historias de vida. *X. grandis* se ubicó en la porción central del continuo con cierta tendencia hacia el extremo “lento”, debido a que experimenta mortalidad moderada en las categorías adultas. El continuo “rápido-lento” se comprueba también al explorarlo solamente con especies del género *Xenosaurus* y además, parece tener una relación con la distribución geográfica de estas especies. Al evaluar posibles efectos filogenéticos en las características de historias de vida de *X. grandis*, se observa una fuerte influencia de la filogenia en el tamaño de la camada, mientras que la talla de las hembras y el tamaño de las crías al nacer no parecen estar significativamente afectados por las relaciones históricas entre las especies del género *Xenosaurus*. Se detectó un compromiso de historias de vida entre el número de crías y el tamaño de las mismas dentro de este género. Tres eventos históricos parecen haber ejercido un fuerte impacto en la historia de vida de *X. grandis*: la separación de los grupos Iguania y Scleroglossa, el surgimiento del grupo Anguimorpha y la aparición del género *Xenosaurus*. Se discuten con detalle las consecuencias de estos eventos sobre los atributos de historia de vida de la especie bajo estudio. Este trabajo representa una de las primeras contribuciones al conocimiento de los procesos ecológicos y evolutivos que han afectado las historias de vida de las especies de vida larga y madurez tardía que componen al clado Anguimorpha.

Abstract

I conducted an ecological and evolutionary analysis of the life history of a population of the lizard *Xenosaurus grandis* located in the vicinity of Cuautlapan, in Veracruz, México. Additionally, I performed an exploration of the “fast-slow” continuum hypothesis with lizard species, emphasizing the relative position of *X. grandis* within this continuum. No differences were detected between sexes nor among years in body growth rates. However, these lizards grow faster in the wet season in comparison with dry months. Growth rates were relatively slow and similar to other xenosaurid species, which suggests a high phylogenetic component in this trait. Estimated age at maturity was 28 months for males and 32 months for females. Average population density was 31 lizards per hectare. Annual survival rate was similar during the whole life cycle and its high value (0.7) is attributed to the safety provided by the rock crevices that these lizards inhabit. Population growth rate was more sensitive to changes in growth of non-reproducing categories and to changes in adult stasis. Growth was the demographic process with the highest contribution to average fitness. Three of the four studied annual periods yielded population growth rates above unity, whereas the last year predicted a 15% decrement of the population. When integrating this variation in the demographic behavior, considerable population fluctuations can be projected although low local extinction risk. I suggest this locality as a conservation focus for this endemic species that inhabits a considerably deteriorated region due to the high industrial development between the cities of Córdoba and Orizaba. In this study I support the existence of a “fast-slow” continuum in the evolution of life histories of lizard species, because adult mortality appears to be a selective factor that promotes correlated evolution of life history traits. *X. grandis* was located in the central portion of this continuum with slight tendency towards the “slow”

extreme, due to the intermediate adult mortality that these lizards experiment. The “fast-slow” continuum is also supported with only xenosaurid species, and furthermore, it appears to be related to the geographic distribution of these species. When evaluating possible phylogenetic effects in life history traits of *X. grandis*, a relevant phylogenetic impact is observed in clutch size, whereas female size and size at birth were not significantly affected by the evolutionary history of the genus *Xenosaurus*. A trade-off between number and size of offspring was detected within this lizard genus. Three historical events exerted a significant impact on the life history of *X. grandis*: divergence of Iguania and Scleroglossa, emergence of Anguimorpha and the origin of the genus *Xenosaurus*. The consequences of these events on the life history traits of the study species are discussed in detail. This study represents one of the first contributions to the knowledge of the ecological and evolutionary processes that have influenced life histories of long-lived, late-maturing anguimorph species.

Capítulo I

Introducción General

1.1. La Teoría de Historias de Vida

El objetivo principal de la teoría de historias de vida es explicar los procesos que han generado la gran diversidad de ciclos de vida que se observan en los seres vivos (Begon et al. 1996). Los rasgos característicos de un ciclo de vida, como la longevidad, la edad y talla a la madurez sexual y la cantidad de progenie producida -entre otros-, están determinados en gran medida por la acción de la selección natural, como convencionalmente se considera que lo están muchos de los atributos fenotípicos de los organismos (Williams 1966). De hecho, la teoría clásica de historias de vida ha considerado que el conjunto de caracteres que conforman el ciclo de vida de las especies puede observarse como una estrategia¹ que ha evolucionado en respuesta a las distintas presiones de selección que experimentan los seres vivos en condiciones naturales (Stearns 1980).

El principio de asignación (Fisher 1930) es la base primordial para el análisis de las historias de vida. Los organismos disponen de una cantidad finita de recursos que deben asignar diferencialmente entre los procesos fundamentales de crecer, sobrevivir y reproducirse, de tal manera que el número de descendencia viable que puedan aportar a las siguientes generaciones sea el mayor posible (Cody 1966). En este sentido, puede considerarse que cada ciclo de vida

¹ La palabra *estrategia* se refiere a un arreglo de caracteres de historias de vida que se supone han evolucionado conjuntamente en respuesta a determinadas condiciones ambientales. En esta investigación se omitirá la controversia que ha generado el uso del término “estrategia” (Véase Chapleau et al. 1988).

particular ha evolucionado de tal forma que la adecuación² de los organismos de la especie en cuestión sea la “óptima” posible bajo las condiciones que han experimentado a lo largo del tiempo (Roff 1992). De este modo, el objeto de análisis de la teoría de historias de vida es la evolución del patrón de asignación de los recursos disponibles (energía, materia y tiempo) entre los procesos que se consideran los principales componentes de la adecuación (crecimiento, sobrevivencia y reproducción) (Morales 1999).

La historia de vida de un organismo puede definirse entonces como la historia evolutiva de las características que componen su ciclo de vida, mismas que sintetizan los procesos de reproducción, crecimiento y sobrevivencia que, a su vez, determinan su adecuación en el ambiente que habita (Stearns 1992). De esta definición se desprende que los atributos de historias de vida son aquellos caracteres relacionados con el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción, entre los que se cuentan las tasas de crecimiento corporal, el número y tamaño de los vástagos producidos, la duración de la vida, la edad y el tamaño en los que se alcanza la madurez sexual, las tasas de sobrevivencia específicas de cada categoría de edad o estadio y el número de eventos reproductivos por unidad de tiempo. El estudio de las historias de vida incluye la descripción de las características mencionadas para el organismo de interés, la evaluación de los factores que les han dado forma a lo largo del tiempo y la exploración de las circunstancias que provocan la existencia de variación en los atributos de historias de vida entre especies e incluso entre poblaciones de la misma especie (Roff 1992).

² La definición que se utilizará en este trabajo del término *adecuación* es aquella citada por Stearns (1992): “La contribución relativa que hace un alelo, genotipo o fenotipo a la siguiente generación” (finalmente la combinación de sobrevivencia y descendencia).

1.2. Análisis Integral de las Historias de Vida

Stearns (1992) propone cuatro elementos conceptuales que deben abordarse en un análisis integral u *holístico* de la historia de vida de cualquier especie: 1) la demografía, 2) la genética cuantitativa y las normas de reacción, 3) los compromisos entre caracteres de historias de vida³, y 4) los efectos históricos o filogenéticos. En esta investigación se plantea analizar la historia de vida de una especie de lagartija de acuerdo con un esquema explicativo *integral* similar al planteado por Stearns (1992), no obstante, el punto 2 (genética cuantitativa y normas de reacción) no será abordado en estricto apego al esquema general de Stearns, debido a que este último autor propone en este rubro la evaluación de la variación genética en los atributos de historias de vida que condiciona la respuesta de éstos a la selección natural -¿cuánta variación genética existe?, ¿cómo se mantiene? y ¿cómo se expresa?-, para lo que es necesaria la estimación de las heredabilidades⁴ de los atributos (Falconer y Mackay 2001), aspecto que no se abarca en este trabajo. Sin embargo, Stearns (1992) incluye en este punto el estudio de la *plasticidad fenotípica* y las *normas de reacción* como el componente de la varianza de los caracteres que es atribuido a la interacción del genotipo con el ambiente (Via y Lande 1985, 1987). En este sentido, en el presente trabajo se presenta una evaluación sencilla de la plasticidad fenotípica como una de las fuentes de variación de los atributos de historia de vida de la especie en estudio.

³ *Compromisos de historias de vida* será el término utilizado aquí para referirnos al concepto definido por el vocablo inglés *trade-offs* citado con regularidad en la literatura sobre el tema.

⁴ La *heredabilidad* (b^2) se define como la parte de la varianza fenotípica que tiene una base genética, por lo general expresada como el cociente de la varianza genética aditiva (V_A) entre la varianza fenotípica (V_P), $b^2 = V_A / V_P$ (Falconer y Mackay 2001).

El marco conceptual en la presente investigación está conformado entonces por cuatro aspectos que componen el análisis holístico de las historias de vida: 1) *el análisis demográfico*, 2) *la evaluación de la plasticidad fenotípica*, 3) *los compromisos entre caracteres de historias de vida*, y 4) *las restricciones filogenéticas*.

1.2.1. Demografía

La demografía puede ser definida como el cuerpo teórico y el conjunto de metodologías que estudian los aspectos cuantitativos de los individuos dentro de sus poblaciones. Los modelos demográficos describen los cambios en el tamaño de las poblaciones que resultan de los nacimientos, muertes, emigraciones e inmigraciones (Begon y Mortimer 1986, Caswell 2001). Originalmente, la demografía fue desarrollada para pronosticar el crecimiento poblacional; sin embargo, su aplicación reciente no se ha restringido al estudio de la dinámica de las poblaciones, sino que ahora es comúnmente utilizada para entender la acción de la selección natural (Solbrig 1980). El desarrollo de la teoría de historias de vida ha permitido la interpretación evolutiva de la información demográfica.

La conexión entre la demografía y el estudio de las historias de vida puede explicarse de la siguiente manera: la *adecuación* se considera como una medida de la tasa a la cual un genotipo es capaz de propagarse a si mismo en futuras generaciones y ha sido interpretada como el producto de las tasas promedio de *fecundidad* y *sobrevivencia* (dos parámetros demográficos); por lo general se considera que los atributos de historias de vida han sido moldeados por la selección natural de tal manera que se han maximizado ambas probabilidades de sobrevivir y de reproducirse en las condiciones ambientales específicas en las que se desarrollan los

organismos (véase el concepto de optimización en Roff 1992); es por estas razones que los caracteres de historias de vida pueden verse representados en los parámetros demográficos clásicos (tasa de nacimientos, tasa de mortalidad, edad a la primera reproducción, etc.) que sintetizan los procesos de reproducción, sobrevivencia y crecimiento de los individuos dentro de sus poblaciones (Roff 1992, Morales 1999).

De acuerdo con lo anterior, las características demográficas de las poblaciones pueden proporcionar evidencia del proceso evolutivo, es decir pueden interpretarse como resultados de la selección natural que ha actuado a lo largo del tiempo y que ha producido el arreglo específico observado en las tasas de desarrollo, de nacimientos y de muertes como un ajuste que maximiza la adecuación promedio de los individuos dentro de las poblaciones. El estudio de las historias de vida y el concepto de “estrategia de historia de vida” están íntimamente relacionados al estudio de la demografía; esta última provee datos que permiten la caracterización de una historia de vida. La interpretación de esa historia de vida en términos de las fuerzas selectivas que se supone le dieron lugar es la “estrategia”, que puede ser vista como una hipótesis que explica el origen de un conjunto de caracteres demográficos y que, como tal, permite hacer predicciones sujetas a comprobación (Solbrig y Solbrig 1979).

Una gran cantidad de trabajos han caracterizado demográficamente poblaciones naturales de diferentes tipos de organismos. Muchos de esos trabajos se han enfocado a describir los cambios en la dinámica de las poblaciones, para intentar asociarlos con factores ambientales específicos y encontrar relaciones causales (Caughley 1966, Sarukhán 1974, Hughes y Connell 1987, Parker 1994, Goluvob et al. 1999, Mandujano et al. 2001). De manera similar, la información demográfica ha sido utilizada para pronosticar el futuro de las poblaciones

naturales con fines de conservación, aprovechamiento y control (Crouse et al. 1987, Crooks et al. 1998, Beissinger y McCullough 2002, Contreras y Valverde 2002). También existe una extensa literatura que relaciona la información demográfica con la evolución de historias de vida y mediante esta conexión se han propuesto modelos que postulan a diferentes factores como causales de la evolución de estrategias definidas de historias de vida (Goodman 1971, Gaillard et al. 1989, Charlesworth 1994, Saether y Bakke 2000) .

1.2.2. Plasticidad Fenotípica

La variación que se observa en un carácter fenotípico (V_P) entre los individuos de una población puede descomponerse en:

$$V_P = V_G + V_A + V_{G \times A}$$

donde V_G representa la variación explicada por el componente genético, V_A es la variación atribuida al ambiente y $V_{G \times A}$ es el porcentaje de varianza determinado por la interacción entre el genotipo y el ambiente (Falconer y Mackay 2001). La *plasticidad fenotípica* es la capacidad de variación que puede presentar un mismo genotipo en distintas condiciones ambientales y la *norma de reacción* se refiere al conjunto de fenotipos que podrían ser producto de un mismo genotipo a través de un rango de condiciones ambientales (Roff 1992). El componente de variación fenotípica compuesto por la interacción genotipo \times ambiente ($V_{G \times A}$) ha sido cuantificado y analizado mediante la estimación de la plasticidad fenotípica y de las normas de reacción de los caracteres (Stearns et al. 1991).

La discusión alrededor de la plasticidad fenotípica y su importancia en la evolución de historias de vida ha radicado no únicamente en la descripción y análisis de la capacidad de los caracteres

de variar cuando enfrentan condiciones disímiles, sino también en la posibilidad de considerar la plasticidad como un rasgo *adaptativo* que evoluciona en ambientes extremadamente variables. En este sentido, los trabajos que evalúan y estiman la plasticidad fenotípica contribuyen a poner a prueba la predicción de que los ambientes variables seleccionarán favorablemente a los genotipos con mayor plasticidad o, dicho de otro modo, con normas de reacción más amplias (Bradshaw 1965, Via y Lande 1985, 1987, Lynch y Gabriel 1987). Es importante evaluar en qué grado la plasticidad fenotípica puede ser considerada como un factor causal de la variación en la expresión de caracteres de historias de vida.

1.2.3. Compromisos entre Atributos de Historias de Vida

De acuerdo con el principio de asignación de recursos (Fisher 1930, Cody 1966, Levins 1968), los individuos disponen de una cantidad finita de recursos en forma de energía, materia y tiempo, mismos que deben distribuir entre sus distintos procesos y actividades. Si un organismo sólo puede adquirir una cantidad limitada de recursos, entonces, un incremento en la asignación de materia y energía a un proceso o actividad particular debe resultar en un decremento en los recursos que se asignen a otros procesos o actividades. Los compromisos (*trade-offs*) pueden detectarse por la existencia de correlaciones negativas entre atributos de historias de vida, en donde el desarrollo o beneficio aportado a un atributo representa un costo para otro (Stearns 1989). La teoría de historias de vida considera que estos compromisos entre caracteres restringen la evolución simultánea de dos o más de ellos.

Se ha descrito una cantidad considerable de compromisos entre atributos de historias de vida, de los que se han destacado aquellos que se presentan entre la reproducción y la sobrevivencia,

la reproducción actual y la probabilidad de dejar descendencia en el futuro, la reproducción y el crecimiento corporal, la inversión reproductiva y la condición parental, y entre el número y la calidad de la progenie producida. Estos compromisos han sido estimados como correlaciones negativas de carácter fenotípico o genotípico. Reznick (1985), Bell y Koufopanou (1986) y Stearns (1989, 1992) presentan revisiones de la evidencia de compromisos entre atributos de historias de vida.

1.2.4. Restricciones Filogenéticas

Se han hecho críticas importantes a la visión que explica las historias de vida de una manera exclusivamente adaptacionista, como si la selección natural fuera la única fuerza evolutiva (Gould y Lewontin 1979). Las características que se observan en la actualidad en los seres vivos son producto también de la “inercia filogenética” (Harvey y Pagel 1991). En diversos grupos y a distintos niveles taxonómicos muchas características no presentan variación. Por ejemplo, todas las especies de aves del orden Procellariiformes ponen un solo huevo por evento reproductivo, todas las especies de salmón del Pacífico son semélparas y todas las especies de aves existentes son ovíparas. Estas características, como muchas otras en la naturaleza, no presentan variación sobre la que pueda actuar la selección natural. Algunos de los atributos que no varían en un taxón pueden haber tenido un origen adaptativo, sin embargo, muchos de los caracteres fijos podrían ser el resultado de *restricciones* impuestas por la historia evolutiva del grupo en cuestión y, además, podrían estar limitando la evolución de otros atributos. Por estas razones, la teoría evolutiva considera que las adaptaciones y las restricciones filogenéticas representan los extremos de un continuo de explicaciones biológicas potenciales de los atributos que observamos (Martins y Hansen 1997).

Las características de historias de vida son una mezcla de adaptaciones y restricciones y su análisis debe considerar, por un lado, que las especies cercanas filogenéticamente son más parecidas entre sí en relación a otras especies más alejadas en la escala evolutiva porque comparten un ancestro común, y por otro lado, debe tomar en cuenta los procesos microevolutivos que han operado a nivel local en cada población en el pasado reciente (Morales 2000a).

Se han desarrollado métodos numéricos que permiten la identificación y cuantificación de los efectos provocados, por un lado, por la historia evolutiva del grupo (denominados en conjunto “*inercia filogenética*” o “*restricciones filogenéticas*”) y, por otro lado, por la evolución independiente que podría considerarse como “adaptativa”. Estos *métodos filogenéticos comparativos* ayudan a evaluar qué proporción de la variación de un carácter dentro de un grupo debe ser atribuida a la historia evolutiva compartida y qué proporción corresponde a las respuestas a presiones de selección experimentadas de manera independiente a nivel poblacional (Harvey y Pagel 1991, Martins y Hansen 1996, Diniz-Filho 2000).

La información antes mencionada enfatiza que las explicaciones simples no encajan dentro de la teoría de historias de vida. Si surge la pregunta: ¿por qué las tortugas marinas tienen tamaños de puesta tan grandes?, ningún enfoque de los anteriormente mencionados podría dar de manera aislada una respuesta satisfactoria. Cualquier explicación que dependa de un solo punto de vista nos mostrará únicamente un aspecto de las circunstancias que a lo largo del tiempo han construido los patrones de historias de vida que observamos en la naturaleza (Figura 1.1).

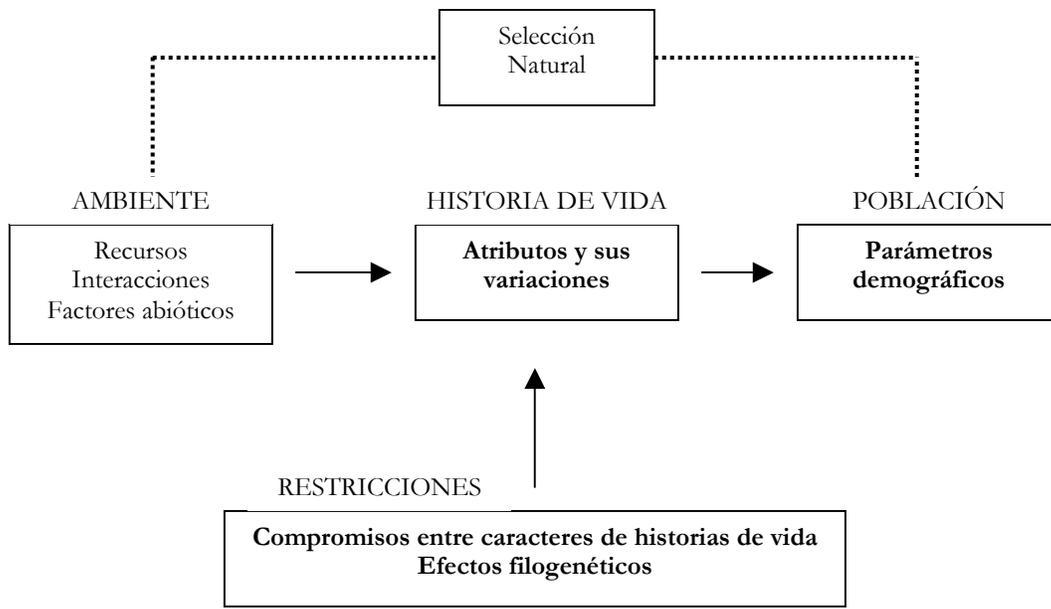


Figura 1.1. Representación de los principales factores que intervienen en la ecología y evolución de las historias de vida y que serán utilizados como puntos clave de análisis en el presente trabajo (Modificada de Stearns 1992).

1.3. Modelos Desarrollados para Explicar la Evolución de Historias de Vida

A lo largo del desarrollo de la teoría de historias de vida, se han propuesto diversos modelos con la finalidad de postular generalizaciones que expliquen la existencia de conjuntos particulares de caracteres de historias de vida (estrategias) en términos de respuestas a factores selectivos particulares. Estos modelos representan hipótesis que tratan de explicar la evolución conjunta de atributos de historias de vida en relación con algún factor causal. Las predicciones derivadas de cada hipótesis han sido y siguen siendo puestas a prueba para determinar en qué tipo de organismos, en qué grado y bajo qué condiciones se cumple cada modelo.

1.3.1. Selección $r-K$, Apuestas a lo Seguro, y Estrategias de Plantas

A partir de las ideas de Dobzhansky (1950), Lewontin (1965) y Wilson (1965), MacArthur y Wilson (1967) argumentan que cuando existe una alta disponibilidad de recursos per cápita (a bajas densidades poblacionales) la selección natural tenderá a favorecer fenotipos con una mayor tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r). Bajo este tipo de condiciones ambientales (i.e., baja densidad poblacional y alta disponibilidad de recursos) se promovería la evolución de características de historias de vida asociadas a ciclos de vida de especies colonizadoras, tales como madurez temprana, alta fecundidad por clase de edad, crías pequeñas, crecimiento corporal acelerado y corta longevidad (Pianka 1970b). A este tipo de selección natural se le denominó selección r . Por otro lado, MacArthur y Wilson (1967) proponen que en ambientes con alta densidad poblacional se seleccionarán los fenotipos con una mayor capacidad de carga (K). En este último caso, se promovería la evolución de caracteres asociados a una alta capacidad competitiva, tales como madurez tardía, bajas tasas de crecimiento corporal, menor esfuerzo reproductor por clase de edad y una mayor longevidad (Pianka 1970b). Este tipo de selección fue denominada selección K . De esta manera se originó la teoría de la selección $r-K$, donde el presunto factor capaz de promover un determinado conjunto de caracteres de historia de vida es la *densidad poblacional*. Una gran cantidad de trabajos en varios taxa han puesto a prueba las predicciones de esta teoría (Solbrig y Simpson 1974, Wilbur et al. 1974, McNaughton 1975, Law et al. 1977, Boyce 1984).

En aquellos ambientes donde existe una alta variación en la probabilidad de que la progenie sobreviva hasta reproducirse, se ha caracterizado una estrategia en donde se disminuye la inversión reproductiva para aumentar la probabilidad de sobrevivir más tiempo y producir

progenie una mayor cantidad de veces, incrementando así la frecuencia de vástagos nacidos en ocasiones favorables (Murphy 1968, Schaffer 1974). Esta estrategia ha sido denominada *bet-hedging* (traducida comúnmente como “apuesta a lo seguro” o “el mejor apostador”) y predice que, en ambientes altamente variables, lo más favorable selectivamente será una reducción en el promedio y en la varianza de la progenie producida (Slatkin 1974, Gillespie 1977). Este modelo supone que la *estocasticidad ambiental* es el factor capaz de producir la evolución correlacionada de caracteres de historias de vida. La literatura referente a este modelo es escasa en comparación con la que se ha desprendido de la discusión de la selección $r - K$, principalmente debido a que para ponerlo a prueba es necesario obtener datos demográficos de una considerable cantidad de años (Phillipi y Seger 1989).

Silvertown y Franco (1993) y Silvertown et al. (1993), utilizando la importancia relativa de los componentes del ciclo de vida de especies de plantas (i.e., contribución relativa de la sobrevivencia, del crecimiento y de la fecundidad para el crecimiento poblacional), encontraron que el tipo de historia de vida de las especies se encuentra relacionado con el *tipo de hábitat* en el que viven. De este modo, los autores documentan estrategias de historias de vida particulares para ambientes propensos a disturbios, para hábitats abiertos y para bosques. Silvertown y Franco (1993) también argumentan que entre poblaciones de una misma especie el tipo de historia de vida está relacionado con el estado de sucesión en el que se encuentra cada población, de tal modo que en ambientes con fases iniciales de sucesión es posible observar poblaciones con una mayor asignación de recursos hacia la fecundidad, posteriormente, cuando avanza la sucesión, se observan poblaciones con alta relevancia del crecimiento corporal y finalmente, en ambientes más estables, estas últimas son reemplazadas por

poblaciones que muestran una elevada importancia de la sobrevivencia, como por ejemplo en zonas boscosas.

Grime (1977) afirmó que existen dos factores principales que pueden regular la evolución de las estrategias de historias de vida en plantas: la *perturbación* y el *estrés*. La combinación de diferentes valores de estas variables genera tres tipos de estrategias: competitiva, ruderal y tolerante al estrés. Esta propuesta, al igual que las anteriormente mencionadas, ha sido fundamental en el desarrollo de la teoría de historias de vida; estos modelos representan intentos de explicar de manera general la amplia diversidad de historias de vida en términos de factores selectivos específicos. Es necesario considerar que cierto factor (por ejemplo la densidad) pudo haber sido fundamental en la evolución de la historia de vida de cierto tipo de organismos, más no en otros, de lo que se desprende que la diversidad de historias de vida sólo puede ser entendida mediante la exploración de la diversidad de las posibles causas que les dieron origen.

1.3.2. La Mortalidad en Adultos: el Continuo “Rápido-Lento”

A partir de la evidencia observada en aves y mamíferos (Saether 1988, Promislow y Harvey 1990) de que el patrón de mortalidad en adultos se correlaciona directamente con un conjunto de características de historias de vida, se ha desarrollado el modelo del *continuo “rápido-lento”* (Charnov 1991a). En este modelo, las especies en las que la mortalidad adulta es elevada, están situadas en el extremo “*rápido*”, debido a que comienzan a reproducirse a una edad temprana, presentan altas tasas de crecimiento y desarrollo, alta fecundidad con múltiples eventos reproductivos y ciclos de vida cortos. Por otro lado, las especies que experimentan baja

mortalidad una vez alcanzado el estado adulto, están situadas en el extremo “*lento*”, pues presentan una madurez tardía, bajas tasas de crecimiento corporal, baja fecundidad con un número menor de eventos reproductivos y ciclos de vida largos. La propuesta de este continuo “rápido-lento” está basada en los trabajos de Charnov (1990, 1991a, 1991b), Charnov y Berrigan (1990), y Promislow y Harvey (1990) en donde se documenta una correlación negativa entre la mortalidad adulta y la edad a la madurez, y una correlación positiva entre la mortalidad adulta y la fecundidad en diversas especies de mamíferos y aves. Con base en estas relaciones, el modelo del continuo “rápido-lento” centra su atención en la mortalidad adulta como factor primordial que tendrá un efecto decisivo sobre las características de historias de vida que serán seleccionadas favorablemente. Sin embargo, es importante destacar que estos mismos autores también encuentran correlaciones negativas entre la mortalidad de los juveniles y la edad a la madurez, y correlaciones positivas entre la mortalidad en estadios juveniles y la fecundidad; adicionalmente, documentan una correlación positiva entre las tasas de mortalidad de los adultos y las tasas de mortalidad de los juveniles.

Para probar si las predicciones del modelo del continuo “rápido-lento” son correctas, sería necesario evaluar si la mortalidad en los adultos, en comparación con la mortalidad de los juveniles, representa un factor capaz de promover la selección de una determinada covariación en los atributos de historia de vida de algún grupo taxonómico en particular.

Se ha encontrado evidencia de la existencia del continuo “rápido-lento” en especies de plantas (Franco y Silvertown 1996), aves (Saether 1988, Saether y Bakke 2000), mamíferos (Promislow y Harvey 1990) y en algunas especies de avispas parasitoides (Blackburn 1991). La evaluación de esta propuesta se encuentra aún en discusión debido a la falta de información demográfica

detallada (específicamente sobre tasas de mortalidad adulta) que permita extender esta hipótesis a un mayor número de taxa.

1.4. Historias de Vida de Lagartijas

Las lagartijas han sido consideradas como organismos modelo en el estudio no solamente de la ecología evolutiva, sino en muchos otros campos de la biología, como la fisiología (Porter y Tracy 1983, Beck et al. 1995), la etología (Regal 1983, Cooper 1994) y la biogeografía (Case 1975, Losos 2001, Zug et al. 2001). Diversas investigaciones realizadas con lagartijas han permitido el entendimiento de fenómenos naturales de gran relevancia, no únicamente para el conocimiento de este grupo de reptiles, sino para una gran variedad de taxa que viven bajo condiciones fisiológicas y ecológicas muy diferentes a las que experimentan estos organismos (Pianka y Vitt 2003). En particular, las lagartijas presentan diversas características por las que se les considera modelos eficaces para el estudio de la evolución de historias de vida. En primer lugar, muchas especies de lagartijas son abundantes y se distribuyen ampliamente, mostrando una interesante gama de variación en sus ciclos de vida. Esta variación puede ser cuantificada directamente en las poblaciones naturales, debido a que son relativamente fáciles de observar, presentan poca movilidad y consecuentemente resulta sencillo realizar estudios de marcaje y recaptura para obtener la información demográfica necesaria para caracterizar la historia de vida de las especies (Ballinger 1983, Vitt y Pianka 1994). Debido a que los tiempos generacionales de muchas especies de lagartijas son relativamente cortos, es posible estimar diferencias entre organismos de una misma población, o de diferentes poblaciones, en los atributos de historias de vida a lo largo de varias generaciones; esto permite analizar, en una escala de tiempo relativamente reducida, los efectos de la variación en las condiciones

ambientales sobre la historia de vida de los organismos. Por último, comparadas con las aves (que son todas ovíparas) o con los mamíferos (que son todos vivíparos), que son grupos en donde por lo general se presenta cierto grado de cuidado parental, en las lagartijas se incluye tanto a especies ovíparas como a especies vivíparas y pueden presentar o no cuidado parental (Shine 1988, Blackburn 1999, 2000). Esto ha permitido hacer inferencias acerca de la evolución de la viviparidad y del cuidado parental (Guillette et al. 1980, Méndez-de la Cruz et al. 1998). En síntesis, la gran variación en las características de historias de vida que puede observarse en las lagartijas (tanto entre individuos de una misma especie, como entre individuos de distintas especies), ha promovido que una alta proporción de las investigaciones que se realizan con estos organismos trate de identificar las causas de la evolución de tal variación; de manera análoga, muchas de las preguntas referentes a la evolución de los rasgos de historia de vida que afectan en mayor medida la adecuación de los seres vivos, se han tratado de responder utilizando lagartijas como especies modelo (Pianka y Vitt 2003).

Diversas investigaciones llevadas a cabo con lagartijas han discutido la evolución de los rasgos fenotípicos que tienen relación directa con los procesos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción. Se ha evaluado la naturaleza y magnitud de la influencia de los factores ambientales, fisiológicos y genéticos en los patrones de *crecimiento corporal* que se observan en lagartijas (Blair 1960, Andrews 1976, 1982, Dunham 1978, Van Devender 1978, Iverson 1979, Lemos-Espinal y Ballinger 1995). Similarmente, numerosos estudios han reportado estimaciones de diversas *características reproductivas* de especies de lagartijas, determinando sus variaciones entre especies y entre poblaciones e intentando explicar sus factores causales y su importancia en los procesos evolutivos (Fleming y Hooker 1975, Ballinger 1977, Méndez-de la Cruz et al. 1988, Lemos-Espinal et al. 1996a, Ramírez-Bautista et al. 1996, Hernández-Gallegos

et al. 2003). Se han explorado también los *compromisos entre caracteres de historias de vida* utilizando especies de lagartijas. Por ejemplo, Schwarzkopf (1994) llevó a cabo una revisión de los estudios que presentan evidencia de costos de la reproducción en lagartijas. Este autor concluye que existen tres principales costos asociados con la actividad reproductora: sobre la sobrevivencia, sobre el crecimiento corporal y sobre la reproducción futura; sin embargo, el autor evita realizar generalizaciones, puesto que existe la necesidad de ampliar la información disponible a grupos de lagartijas distintos de los géneros *Anolis* y *Sceloporus*, con los que se han llevado a cabo la mayoría de este tipo de evaluaciones.

Existe una extensa literatura centrada en el análisis de la *dinámica de poblaciones* de lagartijas, de la que han derivado diversas propuestas acerca del origen y naturaleza de las diferencias intra e interpoblacionales en los parámetros demográficos. Se han explorado los posibles factores que regulan las tasas de mortalidad en diferentes clases de edad o estadio y la evidencia destaca a la precipitación pluvial, la disponibilidad de alimento, la humedad, la temperatura, la competencia y la depredación como condiciones que alteran directamente la dinámica de las poblaciones y que, por lo tanto, representan agentes selectivos (Brown y Sexton 1973, Ballinger 1977, Ballinger y Congdon 1980, Dunham 1981, Abts 1987, Grant y Dunham 1990).

Aún a pesar del extenso desarrollo de análisis demográficos de poblaciones de lagartijas, un número muy reducido de esos trabajos se ha centrado en especies que habitan en México (Benabib 1991, Ramírez-Bautista 1995, Lemos-Espinal et al. 1998a, 2003c, Gadsden et al. 2001) a pesar de que este es uno de los países que cuentan con una alta diversidad de estos reptiles. Lo anterior resalta la necesidad de caracterizar demográficamente diversas especies y poblaciones de estos animales en el país. Esto permitiría poner a prueba hipótesis sobre la

evolución de historias de vida, desarrollar manipulaciones experimentales que generen nuevas perspectivas acerca de los factores reguladores de la dinámica de las poblaciones, estimar y predecir el crecimiento poblacional a largo plazo con fines de conservación y, además, contribuir al conocimiento de la biodiversidad ecológica y sus procesos mediante la información demográfica que se derivara de los diversos y numerosos grupos de lagartijas que habitan en México.

A partir del desarrollo de la teoría de la selección r y K (MacArthur y Wilson 1967, Pianka 1970b, Boyce 1984), diversos estudios han tratado de documentar la manera en que las especies y poblaciones de lagartijas se adecuan a las predicciones de esta teoría (Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1973, Congdon et al. 1982, Dunham 1982). Basándose a grandes rasgos en la dicotomía propuesta por la teoría de la selección r y K , Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970), dividen las historias de vida de las lagartijas en dos categorías o estrategias principales: 1) especies de madurez temprana, con vida corta, que tienen múltiples camadas con pocas crías; y 2) especies de madurez tardía, con longevidad relativamente mayor y que tienen generalmente una sola camada con un número mayor de crías por estación reproductiva. Estos autores argumentan que, en poblaciones de lagartijas que habitan en ambientes donde los periodos que son favorables para la reproducción son relativamente largos, como es el caso de regiones tropicales no estacionales, la selección natural tenderá a favorecer la madurez temprana y múltiples camadas por estación. Por otro lado, en ambientes que están expuestos a periodos desfavorables cada año (secos o fríos), como es el caso de regiones templadas o las zonas localizadas en altitudes elevadas, donde el periodo de tiempo favorable para la reproducción es reducido, la selección tenderá a favorecer una madurez tardía y una sola camada por estación, lo cual tiene el efecto de aumentar las probabilidades de sobrevivencia de

los adultos a futuros eventos reproductores. A partir del surgimiento de esta propuesta, numerosos investigadores han descrito la manera en que diversas especies de lagartijas pueden considerarse o no dentro de alguna de las dos categorías mencionadas (Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1973, 1977, Congdon et al. 1978, Ferguson et al. 1980, Dunham 1982, Tinkle y Dunham 1983, Abts 1987, Dunham et al. 1988).

En un análisis de las fuentes de variación de las estrategias de historias de vida en lagartijas, Ballinger (1983) propone que la varianza fenotípica (V_p) de los atributos de historias de vida puede dividirse de la siguiente manera:

$$V_p = V_y + V_c + V_e + V_r$$

El componente V_e representa la fuente ambiental de variación, o dicho de otro modo la capacidad de respuesta plástica de los fenotipos (interacción genotipo \times ambiente). El componente V_y es la varianza fenotípica que resulta de restricciones filogenéticas. Al componente V_c el autor lo denomina “varianza ecotípica”, que representa la variación fenotípica resultante de las adaptaciones con base genética a condiciones ambientales específicas. El componente V_r es la varianza residual que no puede ser explicada por ninguno de los componentes anteriores. Este modelo concuerda con la estructura de análisis integral propuesta por Stearns (1992) y retomada en este trabajo, donde se plantea que la evaluación de una historia de vida debe llevarse a cabo desde una perspectiva integral, abordando aspectos ecológicos y evolutivos: el análisis demográfico (que incluye aspectos de los componentes V_c y V_e), la evaluación de las respuestas plásticas (componente V_e), los compromisos entre caracteres de historias de vida (determinados en diferentes niveles de explicación: V_c , V_e y V_y) y las restricciones filogenéticas (componente V_y).

1.4.1. El Continuo “Rápido-Lento” en Lagartijas

La hipótesis que da dirección a la presente investigación es el modelo del continuo “rápido-lento” (Charnov 1990, 1991a, 1991b, Charnov y Berrigan 1990, Promislow y Harvey 1990), misma que evalúa el grado en el que la mortalidad adulta puede estar asociada a la evolución correlacionada de atributos de historias de vida particulares (ver sección 1.3.2). Desde el desarrollo de esta propuesta solamente dos trabajos han tratado de poner a prueba este modelo con especies de lagartijas: Clobert y colaboradores (1998) apoyan la teoría de un continuo “rápido-lento” en las historias de vida de noventa especies distribuidas entre los grupos Iguania y Scleroglossa, que se relaciona directamente con los diferentes patrones de mortalidad a los que se ven sujetas. Sin embargo, Bauwens y Díaz-Uriarte (1997) demostraron que especies de lagartijas pertenecientes a la familia Lacertidae presentan un patrón de covariación de atributos de historia de vida que no puede ser explicado por la hipótesis del continuo “rápido-lento”. Los resultados contradictorios de estas dos investigaciones resaltan la necesidad de evaluar la hipótesis con un mayor número de especies de lagartijas pertenecientes a distintos grupos, que es precisamente uno de los aspectos que abordará este trabajo. Adicionalmente, en esta investigación se propone la evaluación del mencionado modelo utilizando no solamente caracteres aislados de historias de vida (como en los trabajos citados), sino también utilizando la contribución relativa que hacen los componentes del ciclo de vida de las especies a la adecuación promedio de las poblaciones (i.e., análisis de elasticidad; ver Franco y Silvertown 1996)⁵.

⁵ Para revisar la metodología utilizada para la evaluación del continuo “rápido-lento” véanse los capítulos III y IV.

1.4.2. ¿Existe un Gradiente Altitudinal-Latitudinal Relacionado con el Continuo “Rápido-Lento”?

Se ha encontrado que poblaciones de lagartijas que se encuentran a mayores altitudes o latitudes usualmente tienen mayores tasas de sobrevivencia, tanto en juveniles como en adultos, en comparación con poblaciones situadas a menores altitudes o latitudes (Tinkle 1969, Pianka 1970a, Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1979). La principal explicación propuesta para este gradiente altitudinal-latitudinal en las tasas de sobrevivencia es que la duración de las estaciones de actividad (i.e., el periodo de tiempo en que las condiciones ambientales, principalmente la temperatura y la disponibilidad de recursos, son favorables para el desarrollo óptimo de las actividades fundamentales de las lagartijas) es mayor en las localidades situadas a bajas latitudes o altitudes y que los riesgos de mortalidad son mayores para lagartijas activas que para las inactivas (Rose 1981, Adolph y Porter 1993), por lo tanto, el índice de mortalidad debe aumentar conforme se incrementa la longitud de la estación de actividad. Si existe un gradiente en donde las tasas de mortalidad son menores a latitudes o altitudes mayores, podría esperarse que las poblaciones de lagartijas situadas en ambientes templados (en donde la duración de la estación de actividad es menor que en ambientes tropicales) tuvieran características de historia de vida que pudieran situarlas en el extremo “lento” del continuo: bajas tasas de crecimiento, madurez tardía, baja fecundidad y mayor duración de la vida. Por otro lado, en ambientes tropicales no estacionales se esperaría encontrar especies que desarrollen ciclos de vida “rápidos”. En conclusión, se podría esperar que el continuo “rápido-lento” estuviera asociado a un gradiente latitudinal y altitudinal en poblaciones de lagartijas. Son necesarios estudios comparativos que involucren diversas especies y poblaciones de lagartijas para proveer evidencia de este gradiente altitudinal-latitudinal relacionado con el

continuo “rápido-lento”. La tabla 1.1 resume la propuesta de la relación altitud-latitud con el modelo del continuo “rápido-lento”.

Tabla 1.1. Relación propuesta en esta investigación entre altitud y latitud, duración del periodo de actividad, intensidad de mortalidad adulta y los extremos del continuo “rápido-lento” en poblaciones de lagartijas.

Latitud / Altitud	Duración del periodo de actividad	Mortalidad adulta	Historia de vida
Mayor	Corto	Baja	Extremo “ <i>lento</i> ”: Madurez tardía Bajas tasas de crecimiento corporal Baja fecundidad Mayor longevidad
Menor	Largo	Alta	Extremo “ <i>rápido</i> ”: Madurez temprana Rápidas tasas de crecimiento corporal Alta fecundidad Menor longevidad

1.5. La Especie en Estudio

Xenosaurus grandis (Figura 1.2) es una especie de lagartija vivípara que habita exclusivamente las grietas que se forman entre las rocas calizas por debajo del dosel de la vegetación (Ballinger et al. 1995). La talla promedio de estas lagartijas es de 113 mm de longitud hocico-cloaca (LHC) (Ballinger et al. 2000a). Los individuos de esta especie presentan un modo de forrajeo acechador, se alimentan principalmente de artrópodos (Lemos-Espinal et al. 2003a) y no son capaces de termorregular de manera activa, por lo que se les considera “termoconformistas” (Ballinger et al. 1995, 2000b). En esta especie se ha reportado la presencia de dimorfismo sexual en el que los machos tienen la cabeza de mayores dimensiones en comparación con las hembras (Smith et al. 1997). El ciclo reproductor es bianual con un periodo de gestación de

aproximadamente nueve meses (Ballinger et al. 2000a). Las hembras alcanzan la madurez a los 100 mm LHC (Ballinger et al. 2000a), mientras que los machos lo hacen a los 95 mm LHC (Smith et al. 2000a).



Figura 1.2. Adulto de *Xenosaurus grandis* en la grieta de roca que habita. La longitud hocico-cloaca de este animal es de 110 mm.

Xenosaurus grandis pertenece a la familia Xenosauridae, conformada por un solo género (*Xenosaurus*), que a su vez cuenta con seis especies descritas hasta la fecha que se distribuyen desde el sur de Tamaulipas, México, hasta el centro de Guatemala (Ballinger et al. 1995, 2000b, 2000c, Nieto-Montes de Oca et al. 2001). Este género se caracteriza por una distribución aislada de sus poblaciones, mismas que habitan regiones de terrenos montañosos a lo largo de su rango de distribución. Estas características han determinado que en fechas recientes, nuevas poblaciones estén comenzando a ser caracterizadas (Lemos-Espinal com. pers.) y estudios adicionales sobre la filogenia del género podrían describir aún nuevas especies (Nieto-Montes

de Oca en preparación). Entre los trabajos sobre este género de lagartijas se destacan la descripción de las seis especies que lo conforman: *Xenosaurus grandis* (Gray 1856), *X. newmanorum* (Taylor 1949), *X. platyceps* (King y Thompson 1968), *X. rectocollaris* (Smith e Iverson 1993), *X. penai* (Pérez-Ramos et al. 2000) y *X. phalaroanthereon* (Nieto-Montes de Oca et al. 2001); la descripción y comparación de algunas características anatómicas de las tres primeras especies (Barrows y Smith 1947, Etheridge 1967, Wu y Huang 1986); algunos aspectos de la ecología e historia natural de las especies (Ballinger et al. 1995, Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 1997b, 1998b, 2003a, 2003b, Smith et al. 1997); aspectos conductuales (Cooper et al. 1998, 2000); aspectos reproductivos y demográficos (Ballinger et al. 2000a, Lemos-Espinal y Rojas González 2000, Lemos-Espinal et al. 2003c); revisiones taxonómicas del género (King y Thompson 1968, Ballinger et al. 2000c, Durán-Fuentes 2005) y de cuatro de las especies (Ballinger et al. 2000b, Lemos-Espinal et al. 2000a, 2000b, Smith et al. 2000b).

La familia Xenosauridae se encuentra ubicada dentro del grupo taxonómico denominado Anguimorpha, del cuál todos sus taxa (familias Varanidae, Lanthanotidae, Helodermatidae, Anguidae y Shinisauridae, además de Xenosauridae) están compuestos por especies de lagartijas de madurez considerablemente tardía y elevada longevidad (ver Apéndice A). La mayor parte de los trabajos sobre demografía y evolución de historias de vida de lagartijas se han enfocado a especies de madurez temprana y ciclos de vida cortos pertenecientes al grupo Iguania (i.e., géneros *Sceloporus* y *Anolis*), de tal manera que los procesos ecológicos y evolutivos que han moldeado las historias de vida de especies del grupo Anguimorpha permanecen aún prácticamente desconocidos (Auffenberg 1981, Pianka y Vitt 2003). En este sentido, es posible resaltar la importancia de esta investigación enfocada en *Xenosaurus grandis*, como una fuente

preliminar de información con respecto a los factores que influyen los atributos de historias de vida de las especies que componen al grupo Anguimorpha.

Una de las conclusiones más importantes que se deriva de los estudios relacionados con el género *Xenosaurus* es que todas sus especies comparten ciertos rasgos biológicos fundamentales, a saber: todas las especies son vivíparas y termoconformistas, habitan dentro de las grietas que se forman en las rocas, en donde pasan la mayor parte del tiempo, su modo de forrajeo es el que se conoce como “sentarse y esperar”⁶ y presentan tasas metabólicas muy bajas (Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 2003a, 2003b, Ballinger et al. 2000c).

El material publicado específicamente sobre *Xenosaurus grandis* es relativamente limitado, encontrándose aspectos generales sobre su ecología e historia natural (Ballinger et al. 1995), reproducción (Fritts 1966, Ballinger et al. 2000a, Smith et al. 2000a), dimorfismo sexual (Smith et al. 1997), quimiorrecepción (Rojas-González 1999) y la revisión taxonómica de la especie (Ballinger et al. 2000b).

Xenosaurus grandis, al igual que *X. newmanorum* y *X. platyceps*, se encuentra citada en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, como una especie bajo protección especial y, con excepción de la subespecie *X. g. rackhami* que tiene registro en Guatemala, las especies del género son endémicas de nuestro país. El desarrollo del presente proyecto es una pieza fundamental en el estudio de la familia Xenosauridae que, debido a su endemismo en México y a la posibilidad de descubrir dentro de ella nuevos taxa, representa un objetivo importante en el estudio de la biodiversidad de este país.

⁶ Traducción literal del término inglés “*sit and wait*”.

1.6. Sitio de Estudio

El sitio en el que se llevó a cabo este trabajo es una parcela de aproximadamente cinco hectáreas a una altitud de entre 1000 y 1200 msnm, situada en la cara este del Cerro Buena Vista, a un costado del poblado de Cuautlapan, entre las ciudades de Orizaba y Córdoba en el estado de Veracruz (Figura 1.3). Las coordenadas geográficas del sitio son 18° 52' 24" N y 97° 01' 57" W. El tipo de vegetación que corresponde a la zona es el bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978). Dentro de la parcela de estudio se encuentra una mezcla de cultivos de café, plátano, lima y vegetación secundaria. Una característica importante de este sitio es la abundancia de roca caliza bajo el dosel de la vegetación; los individuos de *Xenosaurus grandis* habitan exclusivamente en las grietas de las rocas. El clima de la región es de tipo *Aw* (caliente subhúmedo con lluvias en verano) según la clasificación de García modificada de Köppen (García 1973) y presenta dos estaciones bien definidas: una seca (de Noviembre a Abril) y la otra húmeda (de Mayo a Octubre); el promedio de la precipitación pluvial anual en los últimos treinta años es de 2472 mm (SARH-SMN 1980). Es importante señalar que tanto el Cerro Buena Vista como la gran mayoría de las elevaciones montañosas que rodean las ciudades de Orizaba y Córdoba se encuentran en un estado avanzado de deterioro debido a las intensas actividades humanas que se desarrollan en la zona (industria, agricultura y ganadería).

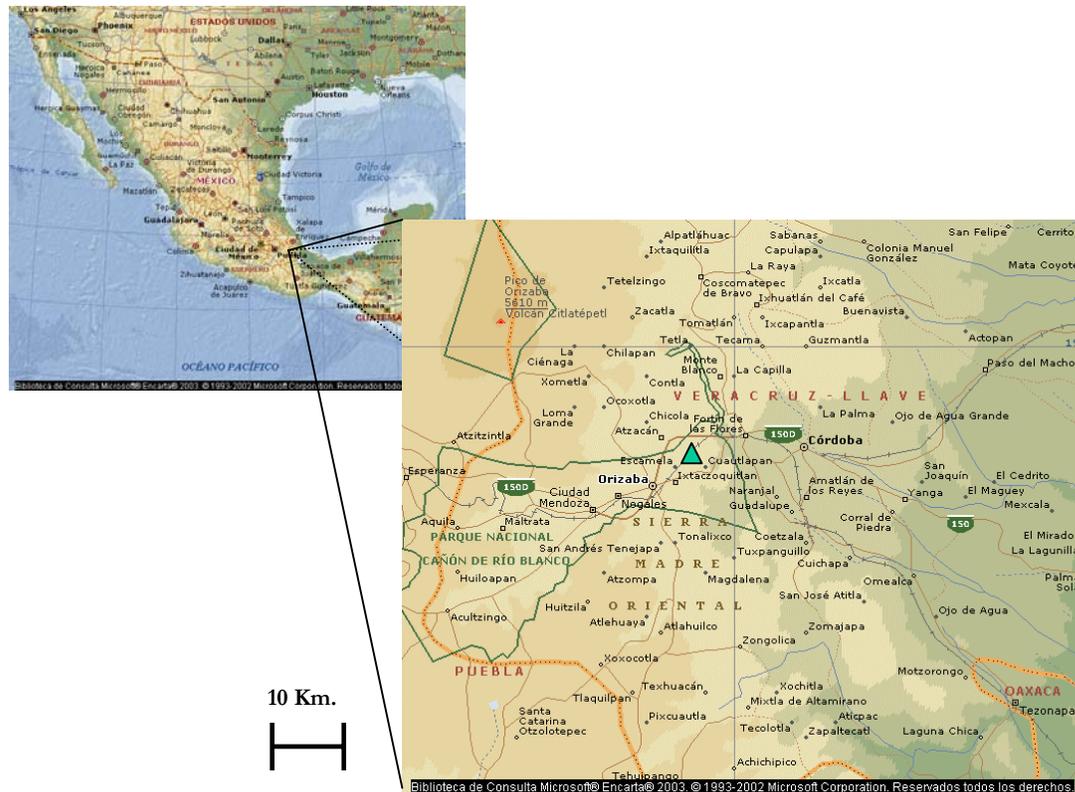


Figura 1.3. Ubicación de la zona de estudio. El triángulo verde indica la localización del cerro Buena Vista.

1.7. Objetivos

1.7.1. Objetivo General

Analizar la demografía e historia de vida de una población de *Xenosaurus grandis* dentro del contexto del modelo del continuo “rápido-lento”, a través de la evaluación integral de la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos (reproducción, crecimiento y sobrevivencia) para el crecimiento poblacional, de la variación del comportamiento demográfico y de los efectos filogenéticos en la historia de vida de esta especie.

1.7.2. Objetivos Específicos

- Analizar el patrón de crecimiento corporal de los individuos en la población, su variación y los posibles factores causales de tal variación.
- Llevar a cabo un análisis demográfico que permita estimar la contribución relativa del crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción en el crecimiento poblacional, y las causas y consecuencias evolutivas de posibles alteraciones en el comportamiento demográfico.
- Evaluar la evolución de la historia de vida de *Xenosaurus grandis* de acuerdo con las predicciones de la teoría del continuo “rápido-lento”.
- Estimar el impacto del arrastre filogenético sobre el tamaño de camada, la talla de las crías al nacer y la longitud adulta de la especie.

1.8. Estructura de la Tesis

Después de este primer capítulo en el que se presentaron el marco teórico y los objetivos generales de la tesis, el Capítulo II aborda la descripción y el análisis del crecimiento corporal de los organismos de la especie en estudio. La idea que dirige esta sección se encuentra contenida en la pregunta: ¿cuáles son los factores que provocan variación en los atributos de historias de vida?; en este capítulo se argumenta que diversos factores ambientales pueden provocar cambios en las tasas de incremento corporal. Se sugiere entonces la existencia de *plasticidad fenotípica* y se analizan las posibles causas que le dieron origen.

En el Capítulo III se presenta un análisis demográfico de la población de *X. grandis* durante 4 años, destacando la importancia de la interpretación evolutiva de los parámetros demográficos, así como la utilidad de estos últimos para proyectar las rutas que la población puede tomar en el futuro. El enfoque utilizado es el modelaje de la dinámica poblacional utilizando matrices de proyección y sus derivados análisis de sensibilidad y elasticidad (Caswell 2001).

El Capítulo IV se encuentra basado en la pregunta ¿qué tipos de historias de vida se espera encontrar en ambientes diferentes y por qué?, esta se aborda mediante la exploración de la hipótesis del continuo “rápido-lento” y su posible relación con un gradiente de mortalidad dependiente de la altitud o de la latitud, comparando los resultados obtenidos para *X. grandis* con la información disponible para otras especies de lagartijas pertenecientes a distintos géneros y familias. La metodología utilizada aquí son una vez más los análisis de elasticidad, además de algunas técnicas estadísticas multivariadas.

La importancia de las restricciones filogenéticas en el análisis de la historia de vida de la especie se examina en el Capítulo V, considerando que la historia evolutiva de las especies es uno de los factores que explica la variación en los atributos fenotípicos observados. Este aspecto se evalúa haciendo uso de algunas de las herramientas (denominadas métodos filogenéticos comparativos) que se han desarrollado con la finalidad de estimar los efectos de la filogenia en la varianza de los caracteres (Harvey y Pagel 1991, Diniz-Filho 2000).

El Capítulo VI retoma los resultados obtenidos en los capítulos precedentes para generar una discusión general respecto a la evolución de la historia de vida de la especie, discusión que intenta ser integrativa al enfatizar cada uno de los puntos propuestos en la estructura de

análisis: la interpretación evolutiva de los parámetros demográficos, la estimación de plasticidad fenotípica y la evaluación de las restricciones impuestas por los compromisos entre caracteres de historias de vida y por los efectos de la filogenia.

Capítulo II

Ecología del Crecimiento Corporal

2.1. Introducción

El crecimiento corporal se considera un importante atributo de la historia de vida de los organismos, debido a que junto con la sobrevivencia y la reproducción conforma a los principales procesos que afectan de manera directa la adecuación de los seres vivos (Fisher 1930, Andrews 1982, Stearns 1992). La tasa de incremento corporal se encuentra relacionada directamente con otros atributos de historias de vida, como son la edad y la talla a la madurez sexual (Gadgil y Bossert 1970, Adolph y Porter 1996). En consecuencia, con base en el análisis de los patrones de incremento corporal, es posible generar hipótesis referentes a los factores que influyen en la evolución de las historias de vida (Van Devender 1978). La mayor parte de los trabajos en los que se han aplicado modelos de crecimiento a especies de lagartijas, se han enfocado en especies de madurez temprana y vida corta pertenecientes al grupo Iguania. En contraste, prácticamente no existe información con respecto a los patrones de incremento corporal y los factores que los afectan en especies de madurez tardía y vida larga pertenecientes a las familias que componen al clado Anguimorpha (Anguidae, Varanidae, Shinisauridae, Lanthanotidae, Helodermatidae y Xenosauridae; ver Apéndice A). Este capítulo representa uno de los primeros estudios en aplicar un modelo de crecimiento corporal a una de tales especies (véanse Buffrenil et al. 1994, Buffrénil y Hémerly 2002).

En lagartijas, al igual que en los demás reptiles, el crecimiento es indeterminado, lo que implica que pueden crecer significativamente incluso después de la primera reproducción (Zug et al. 2001); sin embargo, generalmente existe una reducción en la velocidad del crecimiento posterior a la madurez sexual (Andrews 1982). Esta reducción en la tasa de crecimiento está asociada con las demandas de energía impuestas por la actividad reproductora (Shine 1980). Diversos estudios empíricos han documentado decrementos significativos en las tasas de incremento corporal una vez que se ha alcanzado la madurez sexual en especies de lagartijas tales como *Sceloporus grammicus* (Lemos-Espinal y Ballinger 1995), *S. merriami* (Dunham 1978), *Basiliscus basiliscus* (Van Devender 1978) y algunas especies del género *Anolis* (Andrews 1976, Schoener y Schoener 1978, Rougharden 1995). Estos trabajos apoyan la hipótesis de un compromiso de historias de vida entre reproducción y crecimiento en lagartijas.

Existe un alto grado de variación en los patrones de crecimiento de especies de lagartijas (Niewiarowski 1994), y la pregunta que surge de manera obligada es: ¿por qué las tasas de crecimiento son tan variables dentro de este grupo? Andrews (1982) menciona dos tipos principales de factores que pueden provocar variación en el patrón de crecimiento de los reptiles: *extrínsecos* e *intrínsecos*. Entre los primeros se encuentran aquellos factores que reflejan el ambiente físico y biótico de los individuos, mientras que los factores intrínsecos se refieren a aquellas respuestas que parecen tener una base genética. En el modelo propuesto por Ballinger (1983)¹ para explicar las fuentes de variación de las características de historias de vida en lagartijas, los factores extrínsecos corresponden al componente V_e (fuente ambiental de variación o interacción genotipo \times ambiente) y los factores intrínsecos al componente V_c

¹ Citado y explicado en el capítulo anterior. Véase la sección 1.4.1.

(varianza fenotípica resultante de adaptaciones con base genética a condiciones ambientales específicas: varianza ecotípica).

Entre los principales factores extrínsecos que afectan el crecimiento de las lagartijas se encuentran la disponibilidad de alimento y de agua. Se han encontrado bajas tasas de crecimiento en estaciones y años relativamente secos presumiblemente debido a cantidades limitadas de comida y humedad (Stamps y Tanaka 1981a, Abts 1987, Tinkle et al. 1993, Smith y Ballinger 1994, Rocha 1995, Lemos-Espinal et al. 2003c). La temperatura es otro factor extrínseco que puede afectar drásticamente las tasas de crecimiento corporal de organismos ectotérmicos debido a que los procesos fisiológicos fundamentales como la eficiencia digestiva y la tasa respiratoria se encuentran restringidos por la disponibilidad de regímenes térmicos favorables (Dunham et al. 1989, Sinervo y Adolph 1994, Brown y Weatherhead 1999). De este modo, la temperatura tiene una compleja relación con el crecimiento: las lagartijas responden a su ambiente externo mediante el ajuste conductual de sus temperaturas corporales y a su vez, esta conducta termorreguladora, a través del incremento en la eficiencia digestiva y metabólica, promueve las tasas de crecimiento corporal (Grant y Dunham 1988, Sinervo y Adolph 1989, Angilletta 2001). Adolph y Porter (1996) argumentan que la temperatura, a través de su influencia en los tiempos de actividad y en las tasas de crecimiento, puede determinar en un alto grado el tamaño y la edad a la madurez de las lagartijas. El ambiente social es otro factor externo que puede ocasionar variación en el crecimiento corporal, sobre todo en ambientes competitivos en los que se promueve la ventaja de los individuos más grandes (Van Devender 1978, Stamps y Tanaka 1981b). Se ha propuesto también que la pérdida de la cola en lagartijas puede afectar significativamente las tasas de incremento corporal, debido a que la regeneración

usualmente ocurre a expensas del crecimiento del cuerpo (Vitt et al. 1977, Ballinger y Tinkle 1979, Smith 1996b, Niewiarowski et al. 1997).

Los factores intrínsecos que determinan el crecimiento corporal en lagartijas incluyen aspectos con base genética, como es el caso del dimorfismo sexual. Las especies dimórficas usualmente exhiben diferencias entre sexos en el patrón de crecimiento corporal, mientras que de manera inversa, cuando no existe dimorfismo sexual por talla, los machos y las hembras crecen a la misma tasa (Tanner y Krogh 1973, Stamps 1993, Lemos-Espinal y Ballinger 1995, Van Sluys 1998). Las tasas de crecimiento también pueden reflejar adaptaciones locales a conjuntos específicos de condiciones ambientales (Niewiarowski y Roosenburg 1993, Smith et al. 1994, Bronikowski 2000), así como a formas particulares de vida (Andrews 1982, Hailey y Davies 1986, Webb et al. 2003). En este último caso, es posible que las especies de lagartijas con hábitos relativamente “sésiles”, tasas metabólicas lentas y baja frecuencia de encuentros con presas potenciales, exhiban tasas de crecimiento relativamente lentas (Anderson y Karasov 1981, Perry et al. 1990, Kratochvíl y Frynta 2003). Este podría ser el caso de las especies que pertenecen a las familias Xantusiidae y Xenosauridae, que viven en microhábitats restringidos (e.g. grietas de rocas en el caso de todas las especies de *Xenosaurus* y de algunas especies del género *Xantusia*; Zweifel y Lowe 1966, Ballinger et al. 1995, 2000c, Lemos-Espinal et al. 2003b) y que tienen oportunidades limitadas de forrajear (Mautz 1979, Ballinger et al. 1995, Lemos-Espinal et al. 2003a). Adicionalmente, una proporción considerable de las diferencias entre especies de lagartijas en las tasas de incremento corporal debe tener una base histórica profunda, como parece suceder en una gran cantidad de aspectos de la ecología de lagartijas (Pianka y Vitt 2003, Vitt et al. 2003).

La capacidad de variar la expresión del fenotipo en relación con variaciones ambientales ha sido denominada plasticidad fenotípica y corresponde al componente V_e (interacción genotipo \times ambiente) de la varianza fenotípica (Ballinger 1983). Sin embargo, la plasticidad fenotípica se encuentra también determinada genéticamente y los trabajos de Via y Lande (1985, 1987) discuten su valor adaptativo y concluyen que los ambientes heterogéneos espacial y temporalmente favorecen la evolución de respuestas plásticas, y que la amplitud de las normas de reacción depende del grado de variabilidad ambiental al que estén sometidas las poblaciones. Diversos trabajos con lagartijas han encontrado correlaciones significativas entre distintas variables ambientales -como la precipitación, la temperatura, la humedad y la disponibilidad de alimento- y la variación en la expresión de atributos de historias de vida (Licht 1974, Ballinger 1977, Ferguson et al. 1980, Schoener y Schoener 1982, Abts 1987, Abell 1999). De este modo se ha encontrado evidencia de que el crecimiento corporal puede ser un atributo plástico cuando enfrenta variaciones en la temperatura, la precipitación y la disponibilidad de alimento (Stamps 1977, Dunham 1978, Ballinger y Congdon 1980, Stamps y Tanaka 1981a, Sinervo y Adolph 1989, Sinervo 1990, Lemos-Espinal y Ballinger 1995).

Los objetivos principales de este capítulo son describir y analizar el patrón de crecimiento corporal de los individuos en la población bajo estudio de *Xenosaurus grandis*, así como evaluar su variación y los posibles factores causales de tal variación. Específicamente se intenta dar respuesta a las siguientes preguntas: 1) ¿existen diferencias en el patrón de crecimiento corporal entre machos y hembras?; 2) ¿a qué edad se alcanza la madurez sexual?; 3) ¿varían las tasas de crecimiento corporal entre años o entre las estaciones dentro del año?; 4) ¿qué factores ambientales están relacionados con las variaciones en las tasas de incremento del cuerpo?; 5) ¿puede sugerirse la existencia de plasticidad fenotípica en este atributo de historias de vida?

Xenosaurus grandis es una especie de lagartija habitante de una región tropical con una marcada estacionalidad. Estos animales presentan dimorfismo sexual en donde los machos tienen un tamaño de cabeza proporcionalmente mayor en largo y ancho en comparación con las hembras, sin embargo la longitud del cuerpo de los machos no es significativamente distinta de la de las hembras (Smith et al. 1997). Sus hábitos están restringidos al uso de grietas de roca como microhábitat estricto; su modo de forrajeo corresponde al denominado “sentarse y esperar” y presentan tasas metabólicas bajas ligadas a una capacidad limitada para termorregular (Ballinger et al. 1995, 2000b, Lemos-Espinal et al. 2003a). Debido a todos estos aspectos característicos de la especie es posible enunciar las siguientes hipótesis respecto al patrón de crecimiento corporal de los individuos que conforman la población bajo estudio: 1) No habrá diferencias significativas entre sexos en el patrón de incremento corporal. 2) Las tasas de crecimiento corporal serán bajas en comparación con las que se han registrado para otras especies de lagartijas, particularmente contrastantes con las de especies que viven en otros tipos de microhábitats y que exhiben distintas características fisiológicas (e.g. termorreguladores activos, tales como especies de los géneros *Sceloporus* y *Anolis*). 3) La edad a la madurez sexual será tardía comparativamente con otras especies de lagartijas (especies ecológica y fisiológicamente diferentes). 4) Se encontrará plasticidad fenotípica en las tasas de crecimiento corporal, siendo éstas mayores en años y estaciones con mayor riqueza y abundancia de alimento potencial (e.g., en la época húmeda).

2.2. Métodos

Se utilizó un método de marcaje y recaptura de lagartijas en el que desde mayo del año 2000 y hasta octubre de 2004 se llevaron a cabo visitas mensuales a la zona de estudio. En cada visita se extrajo de las grietas a los individuos observados, mismos que fueron marcados con un número individual mediante ectomización de falanges. A cada organismo capturado se le tomaron los siguientes datos: 1) longitud hocico-cloaca en milímetros (LHC), utilizando una regla de plástico transparente; 2) masa corporal en gramos, con pesolas® de 10, 30 ó 60 g dependiendo de la talla del animal; y 3) sexo, determinado por medio de eversión de hemipenes o mediante la observación en los machos de un ensanchamiento en la base de la cloaca. Los datos climatológicos mensuales de precipitación pluvial, temperaturas medias, máximas y mínimas se obtuvieron de la estación meteorológica “El Naranjal”, perteneciente a la Comisión Federal de Electricidad. Esta estación se encuentra ubicada a 7 km al sureste de la zona de estudio. Para estimar mensualmente la abundancia y la riqueza del alimento disponible para estas lagartijas, se colocaron mes con mes dentro de la zona de trabajo 10 cuadros de 9 x 14 cm con adhesivo para insectos, mismos que estuvieron expuestos durante 12 horas (de las 0600 a las 1800 hrs) en cada visita. Una vez capturados, los artrópodos fueron preservados y cuantificados por volumen mediante desplazamiento de agua. Esta medida fue utilizada como estimador de la abundancia de alimento disponible para *X. grandis*. Adicionalmente, identificando a los artrópodos hasta familia cuando fue posible, se calculó un índice de diversidad de Shannon (Shannon y Weaver 1949) para cada mes como una estimación de la riqueza de alimento potencial.

Se estimaron 163 tasas de crecimiento individuales. Solamente se calculó una tasa de crecimiento por cada lagartija, aún si fue capturada en distintas ocasiones. Dichas tasas fueron estimadas de acuerdo con la siguiente fórmula:

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

donde la tasa de crecimiento de un organismo (TC) en milímetros por día (mm/día) es la diferencia entre dos longitudes a las que fue observado (LHC_2 y LHC_1), dividida entre el número de días transcurridos entre las dos capturas.

Utilizando técnicas de regresión no lineal, se ajustaron tres distintos modelos de crecimiento corporal a los datos que se obtuvieron con respecto a la relación entre la tasa de crecimiento (TC) con la longitud del cuerpo (LHC promedio entre las dos capturas). Se compararon los modelos de Von Bertalanffy (1951, 1957), el modelo de crecimiento logístico por longitud y el modelo de crecimiento logístico por peso (Dunham 1978, Schoener y Schoener 1978, Andrews 1982). El modelo de crecimiento logístico por longitud fue el que presentó un mejor ajuste a las tasas de crecimiento observadas (cuadrado medio del error más pequeño y mayor valor de R^2), razón por la que se escogió dicho modelo para representar al patrón de crecimiento corporal de estas lagartijas. La ecuación diferencial de este modelo de crecimiento logístico por longitud fue utilizada para estimar la talla asintótica (A_1) y el “parámetro característico de crecimiento” (r) para cada sexo. Tal ecuación diferencial es la siguiente función no lineal que relaciona el cambio en longitud (tasa de crecimiento) con la LHC promedio durante el correspondiente periodo de crecimiento:

$$TC = LHC r [1 - (LHC / A_1)]$$

De acuerdo con Schoener y Schoener (1978), se construyeron intervalos de confianza del 95% del tipo “plano de apoyo”² para los parámetros estimados para cada sexo (A_1 y r), de la siguiente forma:

$$\hat{\beta}_j - \sqrt{kF_{1-\alpha}^{(k, N-k)} s_j^2} \leq \beta_j \leq \hat{\beta}_j + \sqrt{kF_{1-\alpha}^{(k, N-k)} s_j^2}$$

donde β_j es el j -ésimo parámetro ajustado, $\hat{\beta}_j$ es el estimado de β_j , s_j es la desviación estándar asintótica de β_j , $F_{1-\alpha}^{(k, N-k)}$ es el valor de $F_{1-\alpha}$ con k y $N-k$ grados de libertad, N es el tamaño de muestra, y k es el número de parámetros ajustados, que en este caso es igual a 2. Los intervalos de confianza de tipo “plano de apoyo” representan la máxima confianza simétrica alrededor de un parámetro dado, sin importar el valor verdadero del otro parámetro. Estos intervalos de confianza son considerablemente conservadores. Los parámetros estimados para cada sexo (A_1 y r) deben considerarse significativamente distintos si sus intervalos de confianza no se sobreponen.

La curva de crecimiento se construyó mediante la solución a la ecuación diferencial del modelo de crecimiento logístico por longitud:

$$\text{LHC} = A_1 / (1 + be^{rt})$$

donde t representa un periodo de tiempo particular y b es una constante que puede ser calculada de la siguiente manera:

$$b = (A_1 / \text{LHC}_0) - 1$$

LHC_0 es la longitud de las crías al nacer, y para estimarla se recolectaron hembras vivas preñadas en los meses de junio, julio y agosto de los años 2001, 2002 y 2003, mismas que se mantuvieron en el laboratorio hasta el nacimiento de las crías, para posteriormente ser

² Traducción literal del término “*support plane*”.

regresadas al campo. Para evaluar el ajuste de la curva construida, se utilizaron trayectorias de crecimiento de lagartijas de edad conocida (porque fueron seguidas desde su nacimiento en el laboratorio hasta cierta longitud en el campo) y de lagartijas de diferentes tallas a las que se les asignó su correspondiente edad de acuerdo con la curva de crecimiento y que posteriormente se siguieron en el campo durante un periodo considerable de tiempo (entre uno y tres años).

Se realizó una categorización de los organismos en diferentes clases de tamaño³ utilizando la curva de crecimiento corporal para determinar la longitud que estas lagartijas alcanzan en puntos críticos a lo largo de su ciclo de vida: al cabo del primer año, al alcanzar la madurez sexual y al comenzar el periodo en que el crecimiento se vuelve despreciable (asintótico). La primera clase de talla está conformada desde individuos recién nacidos y hasta aquellos con un año de edad (crías: desde la talla al nacer hasta 71 mm LHC). Los juveniles componen la segunda clase de tamaño, y van desde >71 mm hasta <95 mm LHC en los machos y hasta <100 mm LHC en las hembras. Estas últimas longitudes representan las tallas a las que se alcanza la madurez sexual respectivamente en cada sexo de acuerdo con las estimaciones de Smith et al. (2000a) y Ballinger et al. (2000a). Los organismos reproductores fueron divididos en dos categorías: los adultos I, cuyas tallas varían desde 95 mm LHC en machos y desde 100 mm LHC en hembras hasta 112 mm LHC. Los individuos mayores a 112 mm LHC fueron considerados como adultos II o adultos asintóticos, debido a que ésta es la longitud a la que se comienzan a registrar tasas de crecimiento iguales a cero. La búsqueda de variación temporal en las tasas de crecimiento corporal se llevó a cabo dentro de cada una de estas clases de tamaño con la finalidad de evaluar la presencia e intensidad de tal variación dentro de cada categoría.

³ Esta categorización será utilizada también en el siguiente capítulo para el análisis demográfico.

Para verificar la existencia de posibles diferencias entre estaciones y entre transiciones anuales en el patrón de crecimiento corporal se utilizaron los residuales de la regresión no lineal entre las tasas de crecimiento y la longitud del cuerpo (función característica del modelo de crecimiento logístico por longitud). Estos residuales representan tasas de crecimiento corporal independientes de la talla (*TCIT*; Van Sluys 1998). Se asumió que los efectos de las condiciones ambientales que experimentan las lagartijas durante determinado año no son observables sino hasta el año siguiente, por lo que los periodos de tiempo que se consideraron fueron transiciones de un año a otro. En este sentido, para este análisis de crecimiento corporal, se obtuvieron datos de tres transiciones anuales (2000-2001, 2001-2002 y 2002-2003). Con la finalidad de evaluar posibles variaciones en las tasas de crecimiento corporal y si tales variaciones podrían haber sido ocasionadas por condiciones ambientales, se llevó a cabo un ANOVA de dos vías para analizar las *TCIT* con las estaciones (húmeda y seca) y las transiciones anuales como factores, utilizando los datos combinados de todas las categorías de talla. También se compararon las *TCIT* entre estaciones (húmeda vs. seca) dentro de cada clase de tamaño (crías, juveniles, adultos I y adultos II), combinando los datos de las tres transiciones anuales estudiadas. Estas últimas comparaciones se realizaron mediante pruebas de *t* de *student* en los casos en los que los datos cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. En aquellos casos en los que tales supuestos no se verificaron, se usaron pruebas de sumas de rangos de Mann-Whitney (Siegel y Castellan 1995). Para determinar si la condición física de estas lagartijas varía entre estaciones, presumiblemente a causa de una limitada disponibilidad de alimento durante los meses secos, se calcularon los residuales de una regresión lineal entre el logaritmo natural de la masa corporal y el logaritmo natural de la longitud hocico-cloaca (Le Cren 1951, Van Sluys 1998). Se compararon estos

residuales entre las estaciones seca y húmeda, utilizando pruebas de t de *student*. Se predijo que, de existir una limitante considerable en el recurso alimento durante los meses secos, que a su vez generase menores tasas de incremento corporal, entonces las lagartijas debían encontrarse más delgadas (residuales negativos) durante tal temporada seca en comparación con la época de lluvias (residuales positivos). Adicionalmente, se evaluó la presencia de diferencias en las *TCIT* entre transiciones anuales en cada categoría de talla, utilizando ANOVAs de una vía. Cuando no se cumplieron los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas, se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis (ANOVAs basados en rangos).

Se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple con el objeto de verificar los factores (extrínsecos e intrínsecos) cuya interacción es capaz de afectar significativamente las tasas de crecimiento corporal de *X. grandis*. La variable dependiente fueron las tasas de crecimiento corporal observadas (*TC*), mientras que las variables independientes incluidas en el análisis fueron: la longitud hocico-cloaca, el sexo, el peso corporal, las temperaturas promedio, máxima y mínima que cada lagartija experimentó durante el periodo en que fue observada, la precipitación total y la precipitación promedio que se registraron durante cada periodo de crecimiento individual, el volumen total y el volumen promedio de artrópodos que se estimaron en el tiempo transcurrido entre las dos capturas involucradas en el cálculo de la tasa de crecimiento correspondiente, y el índice de Shannon (*H*) que se calculó como una medida de la diversidad de artrópodos en cada periodo de crecimiento individual. Solamente se registraron correlaciones débiles entre las tres variables relacionadas con la temperatura ($R^2 < 0.25$ en todos los casos). Similarmente, las correlaciones entre la precipitación total y la precipitación promedio y entre el volumen total y el volumen promedio de artrópodos no fueron lo suficientemente altas como para excluir a ninguna de estas variables del modelo de

regresión ($R^2 < 0.25$ en todos los casos). Se utilizó un procedimiento denominado “regresión a pasos sabios”⁴ para identificar aquellas variables independientes con un efecto estadísticamente significativo en las tasas de crecimiento corporal. Dicho procedimiento se aplicó en ambas direcciones (tanto quitando como añadiendo variables)⁵ y los criterios utilizados para la selección de variables fueron la máxima suma de cuadrados y el valor mínimo del estadístico C_p de Mallows (Montgomery et al. 2002).

2.3. Resultados

2.3.1. Variación en los Factores Ambientales

La figura 2.1 muestra los datos de precipitación, temperatura y abundancia de insectos del área de estudio para el periodo que comprende desde enero de 2000 hasta mayo de 2003. Puede destacarse la marcada estacionalidad en la región, con un periodo de lluvia abundante (mayo-octubre, estación húmeda), temperaturas relativamente altas (aunque a simple vista la variación en la temperatura no es tan extrema como en el caso de la precipitación) y una mayor abundancia de insectos, en comparación con la estación seca (noviembre-abril). Se compararon cada uno de estos tres factores ambientales entre estaciones (mayo-octubre vs. noviembre-abril) mediante pruebas de sumas de rangos de Mann-Whitney y combinando los datos de todos los años. Los tres factores presentaron diferencias significativas entre estaciones (temperatura media: U de Mann-Whitney = 576.5, $P < 0.001$; precipitación: U de Mann-Whitney = 599.0, $P < 0.001$; volumen de artrópodos: U de Mann-Whitney = 586.5, $P < 0.001$).

⁴ Traducción literal de “*stepwise regression*”

⁵ Es decir, este método de selección de variables se aplicó en ambas direcciones, que en inglés se denominan “*backward*” y “*forward*”.

Debe destacarse también que existe una fuerte correlación positiva entre la precipitación pluvial y la abundancia de insectos ($r = 0.73$, $R^2 = 0.54$, $P < 0.001$), sugiriendo un incremento en la disponibilidad de alimento para estas lagartijas durante la estación húmeda.

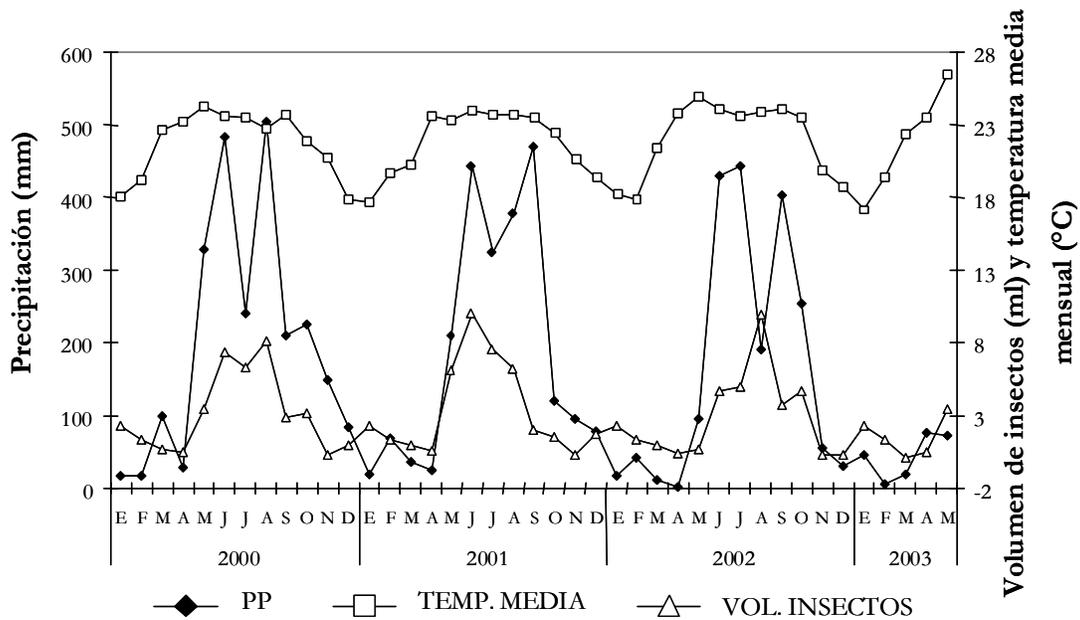


Figura 2.1. Precipitación, temperatura media, y volumen estimado de insectos mensuales en la región de Cuautlapan, Veracruz para el periodo comprendido entre enero de 2000 y mayo de 2003. Los datos fueron obtenidos de la estación meteorológica “El Naranjal” perteneciente a la Comisión Federal de Electricidad.

2.3.2. Patrón de Crecimiento Corporal

La figura 2.2 muestra las tasas de crecimiento estimadas para lagartijas de ambos sexos, así como las respectivas tasas de crecimiento predichas por el modelo de crecimiento logístico por longitud. Al comparar entre sexos, se encontró una considerable sobreposición de los intervalos de confianza construidos alrededor de los parámetros estimados (A_1 y r) por este mismo modelo de crecimiento (machos: $A_1 = 121.7157 \pm 4.2619$, $r = 0.0021 \pm 0.00039$, $N = 82$; hembras: $A_1 = 124.9057 \pm 7.8914$, $r = 0.0017 \pm 0.00048$, $N = 81$; Figura 2.3). Debido a

esto, se consideró que no existen diferencias entre sexos en el patrón de incremento del cuerpo, y por lo tanto, se construyó una sola curva de crecimiento combinando los datos de machos y hembras. La regresión no lineal que relacionó las tasas de crecimiento con las longitudes promedio correspondientes de ambos sexos, y que está definida por la ecuación diferencial del modelo de crecimiento logístico por longitud, fue estadísticamente significativa ($F_{2,161} = 169.82, P < 0.001$). Los parámetros estimados para este modelo que incluyó tanto a machos como a hembras fueron: $A_1 = 123.0004 \pm 4.034$ (talla asintótica) y $r = 0.0019 \pm 0.0003$ (parámetro característico de crecimiento). La talla promedio de las crías al nacer estimada con los nacimientos registrados en el laboratorio fue de 50.18 mm LHC \pm 0.27 (número de hembras = 7, número de crías = 30). Con los datos anteriores se construyó la curva de crecimiento corporal (Figura 2.4). El ajuste de la curva se verificó con trayectorias de crecimiento tanto de animales de talla y edad conocidas (animales que nacieron en el laboratorio cuyo crecimiento subsiguiente fue registrado en el campo mediante recapturas), como de lagartijas de edad asignada de acuerdo con la curva de crecimiento y cuyo crecimiento posterior también fue registrado en el campo. La curva de crecimiento construida predice de manera robusta el patrón de incremento del cuerpo de lagartijas menores a los 100 mm LHC, pero la varianza de tamaños que se observan en determinada edad aumenta considerablemente en lagartijas mayores a 100 mm LHC (Figura 2.4). Por lo tanto, la curva de crecimiento no puede predecir con precisión la edad de individuos reproductores (lagartijas mayores a 100 mm LHC).

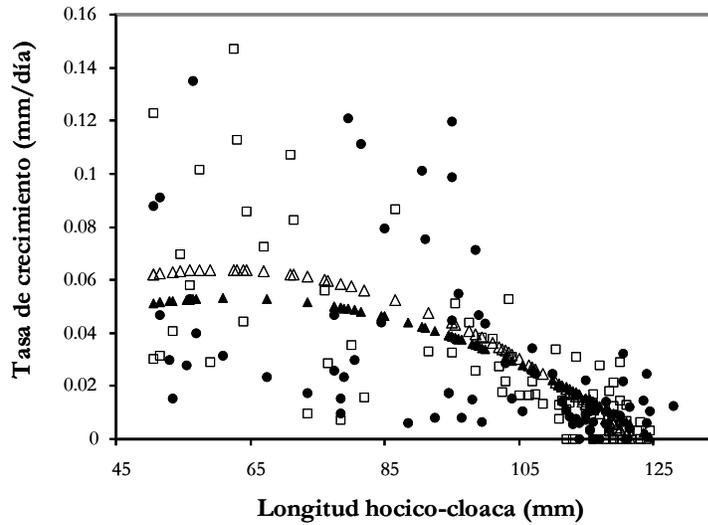


Figura 2.2. Tasas de crecimiento corporal observadas y predichas en función de la longitud hocico-cloaca. Los círculos negros representan tasas de crecimiento observadas en hembras. Los cuadrados blancos representan tasas de crecimiento observadas en machos. Los triángulos negros y blancos representan tasas de crecimiento predichas por el modelo de crecimiento logístico por longitud para hembras y machos respectivamente.

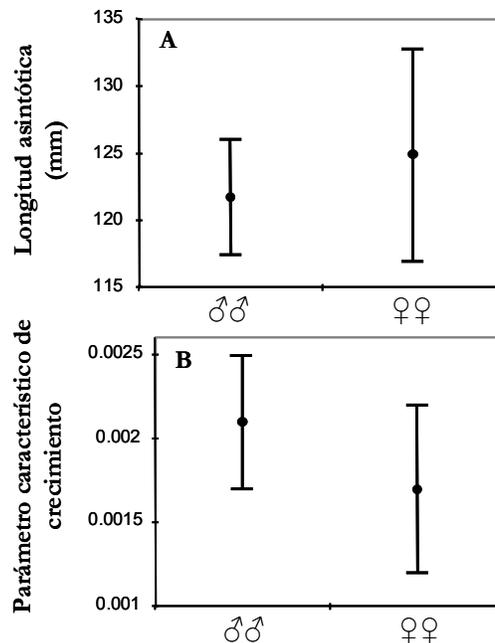


Figura 2.3. Comparaciones entre sexos de los parámetros estimados por el modelo de crecimiento logístico por longitud. Se muestran los intervalos de confianza del 95% del tipo “plano de apoyo”. (A) Longitud asintótica (A_1); (B) parámetro característico de crecimiento (r).

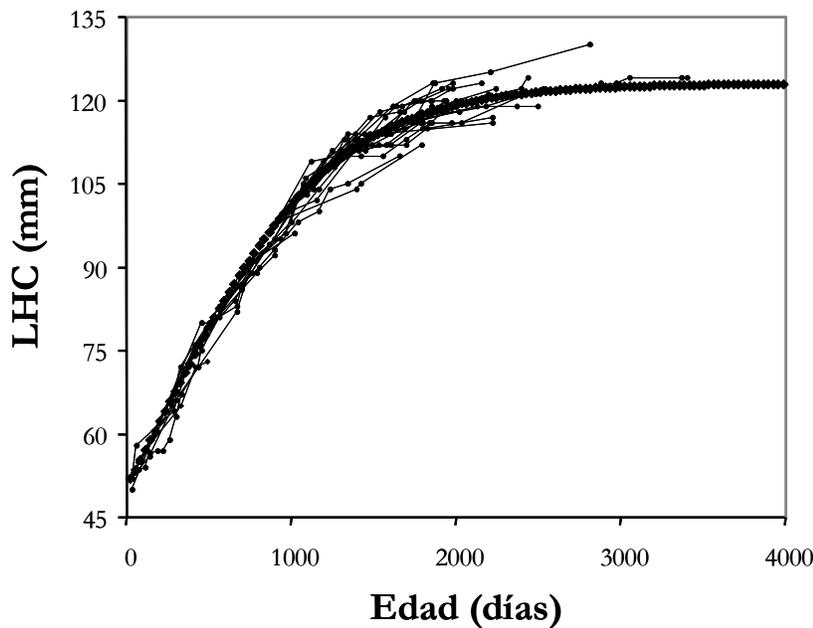


Figura 2.4. Curva de crecimiento calculada para *Xenosaurus grandis* utilizando datos de ambos sexos (línea gruesa). Las líneas delgadas con puntos representan trayectorias de crecimiento de lagartijas de edad conocida o asignada. LHC = longitud hocico-cloaca.

2.3.3. Estimación de Edades Críticas y Categorización de los Individuos de la Población

Una de las principales aplicaciones de la curva de crecimiento es la posibilidad de estimar la edad de los individuos a partir de su tamaño (Dunham y Gibbons 1990, Lemos-Espinal y Ballinger 1995). En este caso, el interés principal radica en las tallas y edades de ciertas etapas críticas del ciclo de vida de *X. grandis*. En primer lugar, la longitud hocico-cloaca a la cual las crías alcanzan el primer año de edad correspondió a un estimado de 71.29 mm LHC. Esta talla representa el límite entre *crías* y *juveniles*, una vez que las primeras sobrevivieron su primera temporada seca. En segundo lugar, la edad que corresponde a la talla mínima a la madurez

sexual en machos (95 mm LHC; Smith et al. 2000a) fue de 28 meses (2 años, 4 meses), mientras que para las hembras la edad estimada a la que alcanzan la talla mínima reproductiva (100 mm LHC; Ballinger et al. 2000a) fue igual a 32 meses (2 años, 8 meses). Los organismos adultos pueden dividirse en dos clases de talla: *adultos I* y *adultos II*. Los primeros son organismos que comienzan la actividad reproductora y que deben empezar a destinar energía a conseguir oportunidades de apareamiento; abarca las tallas que van desde 95 hasta 112 mm LHC en machos y desde 100 hasta 112 mm LHC en hembras. La segunda categoría adulta está determinada por aquellos individuos en los que el crecimiento comienza a ser imperceptible; son adultos que se encuentran en plena capacidad reproductora cuyas tallas son mayores a los 112 mm LHC. El criterio para determinar este tamaño crítico (>112 mm LHC) fue la medida donde se comenzaron a registrar tasas de crecimiento equivalentes a cero mm/día. Las tasas promedio de crecimiento corporal para cada una de las categorías consideradas se muestran en la tabla 2.1.

Tabla 2.1. Tasa promedio de crecimiento corporal y su respectivo error estándar para cada categoría de tamaño.

Categoría	Tasa promedio de crecimiento	Error estándar
Crías	0.064	0.007
Juveniles	0.04	0.007
Adultos I	0.026	0.007
Adultos II	0.008	0.002

2.3.4. Comparaciones entre Años y entre Estaciones

El ANOVA de dos vías reveló un efecto significativo de las estaciones en las tasas de crecimiento independientes de la talla (*TCIT*), con mayores tasas de incremento durante los

meses húmedos ($F_{1,68} = 73.31, P < 0.001$). Ni las transiciones anuales, ni la interacción entre estas últimas y las estaciones tuvieron un efecto significativo sobre las *TCIT* (transiciones anuales: $F_{2,68} = 2.28, P = 0.11$; transiciones anuales \times estaciones: $F_{2,68} = 0.17, P = 0.844$). Las comparaciones de las *TCIT* llevadas a cabo dentro de cada categoría de tamaño y combinando los datos de las tres transiciones anuales, mostraron que las crías, los juveniles y los adultos I difieren significativamente en el patrón de crecimiento entre estaciones, exhibiendo tasas de incremento más altas en la época húmeda (mayo-octubre). Los adultos II no presentaron diferencias significativas en las *TCIT* entre estaciones (Tabla 2.2). Las diferencias más marcadas fueron registradas en las crías y en los juveniles, mientras que en el caso de los adultos I la diferencia entre estaciones fue menor, aunque también estadísticamente significativa (Tabla 2.2). De manera similar, los residuales de la regresión entre la LHC y la masa corporal fueron estadísticamente distintos entre estaciones ($t = -2.607, gl = 72, P = 0.011$). En la estación húmeda el promedio de tales residuales fue positivo ($0.0371 \pm 0.022, N = 30$), mientras que en la estación seca el promedio fue negativo ($-0.0253 \pm 0.013, N = 44$). Por lo tanto, la condición física y la capacidad de crecer en estas lagartijas, se ven afectadas considerablemente por una limitación en los recursos durante los meses secos. El factor que probablemente afecta en mayor grado tales caracteres es una reducción en la disponibilidad de alimento durante la estación seca, aunque la baja humedad y las temperaturas extremas comunes en los meses secos, también podrían ser factores limitantes.

Tabla 2.2. Comparaciones entre estaciones de las tasas de crecimiento independientes de la talla (*TCIT*) en cada clase de tamaño, utilizando pruebas de *t* de *student* o *U* de Mann-Whitney (en los juveniles). Los datos de ambos sexos están combinados. Los valores en paréntesis representan un error estándar. *gl* = grados de libertad. * = Diferencias significativas con mayor crecimiento en la estación húmeda.

Clase de talla	<i>TCIT</i> promedio en la época de lluvias	<i>TCIT</i> promedio en la época seca	Valor del estadístico <i>t</i> o <i>U</i>	<i>gl</i>	Valor <i>P</i>
Crías	0.0298 (0.01)	-0.0197 (0.004)	-4.096	23	<0.001*
Juveniles	0.0361 (0.009)	-0.0276 (0.003)	243	-	<0.001*
Adultos I	0.0083 (0.005)	-0.013 (0.001)	-3.683	5	0.014*
Adultos II	0.0023 (0.013)	0.0007 (0.002)	-0.236	10	0.818

No se encontraron diferencias significativas entre años en las *TCIT* en ninguna de las clases de talla (crías: $F_{2,24} = 0.193$, $P = 0.826$; juveniles: ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis: $H = 2.433$, $gl = 2$, $P = 0.296$; adultos I: $F_{2,25} = 1.377$, $P = 0.271$; adultos II: $F_{2,57} = 2.189$, $P = 0.121$). Esta similitud entre años en los patrones de crecimiento corporal puede ser el reflejo de la similitud en las condiciones ambientales entre años: no se detectaron diferencias significativas entre años en la temperatura promedio (ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis: $H = 0.93$, $gl = 2$, $P = 0.628$), ni en la precipitación (ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis: $H = 0.799$, $gl = 2$, $P = 0.671$), ni en la disponibilidad de alimento (ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis: $H = 0.357$, $gl = 2$, $P = 0.836$).

2.3.5. Análisis de Regresión Múltiple

Se aplicó una primera regresión múltiple con el objetivo de identificar los factores que podrían afectar de manera significativa las tasas de crecimiento corporal. La variable dependiente (tasas observadas de crecimiento) fue transformada a su raíz cuadrada con la finalidad de cumplir los

supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas en los errores. Las variables independientes incluidas fueron la LHC, el sexo, el peso corporal, las temperaturas media, mínima y máxima, la precipitación total y promedio del periodo, los volúmenes total y promedio de insectos capturados y el índice de diversidad promedio de Shannon como estimador de la riqueza de artrópodos en cada periodo de crecimiento. Los resultados arrojados por el análisis demostraron que no todas las variables tuvieron un efecto significativo en las tasas de crecimiento corporal: cinco coeficientes parciales de regresión (las dos variables de precipitación, el índice de diversidad, la LHC y el sexo) no fueron estadísticamente distintos de cero ($P > 0.05$). Se implementó entonces un método estadístico para seleccionar variables denominado “*a pasos sabios*”. Este procedimiento eliminó las variables cuyos coeficientes de regresión no fueron distintos de cero, por lo que al parecer no tenían relación directa con la variable respuesta (tasas de crecimiento corporal). Una de las variables eliminadas fue el sexo, lo que confirma una vez más que los machos y las hembras no crecen de manera diferente. Otra variable eliminada fue la talla, misma que tiene una estrecha relación con el peso ($r = 0.964$, $R^2 = 0.93$, $P < 0.001$), por lo que no es necesario incluir en la regresión a dos variables que esencialmente explican lo mismo. Similarmente, tanto la precipitación total como la precipitación promedio fueron extraídas de la regresión debido a la relación positiva y significativa entre precipitación pluvial y volumen de insectos capturados ($r = 0.73$, $R^2 = 0.54$, $P < 0.001$) y una vez más la explicación es que no es necesario incluir como independientes a dos variables correlacionadas. De igual modo, la diversidad promedio de insectos que estuvo disponible en cada intervalo de crecimiento (índice de Shannon) resultó ser una variable sin un efecto significativo en las tasas de crecimiento corporal y por lo tanto también fue eliminada por el procedimiento de selección de variables. El modelo de regresión resultante fue significativo ($R^2 = 0.70$, $F_{6,122} = 47.65$, $P < 0.001$) e incluyó únicamente aquellas variables con

un efecto estadístico en las tasas de crecimiento corporal: el peso, las temperaturas promedio, máxima y mínima y los volúmenes total y promedio de artrópodos (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Análisis de regresión múltiple resultante que muestra las variables independientes que tienen un efecto estadísticamente significativo en las tasas de crecimiento corporal observadas ($R^2 = 0.70$, $F_{6,122} = 47.65$, $P < 0.001$). Se muestran los coeficientes parciales de regresión (Coeficiente) con sus respectivos valores t y P . Tmedia = temperatura promedio, Tmax = temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Atotal = volumen total de artrópodos, Amedia = volumen promedio de artrópodos.

Variables Independientes	Coeficiente	Valor t	Valor P
Intercepto	0.1397	1.18	0.2422
Peso	-0.0037	-6.03	<0.0001
Tmedia	0.0411	4.91	<0.0001
Tmax	-0.0191	-4.51	<0.0001
Tmin	-0.0136	-3.53	0.0006
Atotal	-0.0023	-3.52	0.0006
Amedia	0.0127	2.79	0.006

2.4. Discusión

Una gran proporción de los estudios que han aplicado modelos de crecimiento corporal a especies de lagartijas se han llevado a cabo con especies de vida corta y madurez temprana pertenecientes al grupo Iguania (e.g., Lemos-Espinal y Ballinger 1995, Roughgarden 1995, Stamps 1995, Ortega-Rubio et al. 1998, Van Sluys 1998). Del mismo modo, algunos trabajos se han enfocado a los patrones de crecimiento de lagartijas de grupos que se incluyen en el clado Scleroglossa, tales como geckos (Sarre 1998, Okada et al. 2002) y scíncidos (James 1991, Wapstra et al. 2001). Sin embargo, en la actualidad prácticamente no existe información con respecto a los patrones y procesos que afectan el crecimiento corporal de especies de lagartijas de vida larga y madurez tardía pertenecientes al grupo Anguimorpha (véase Auffenberg 1981,

Buffrénil et al. 1994, Buffrénil y Hémerly 2002, Lemos-Espinal et al. 2003c) (ver Apéndice A). Conducir investigaciones con especies de lagartijas de vida larga y madurez tardía puede generar enfoques nuevos dentro del estudio de la evolución de historias de vida de reptiles, sobre todo considerando la gran variabilidad que puede observarse en las características de historias de vida dentro del orden Squamata (e.g., Tinkle et al. 1970, Dunham y Miles 1985, Dunham et al. 1988). Las expectativas obvias en especies de vida larga y madurez tardía son, por un lado, que tengan relativamente bajas tasas de crecimiento corporal desde la etapa juvenil, o por otro lado, que alcancen una talla considerable rápidamente y que pospongan la madurez sexual. Aunque algunas especies que pertenecen al grupo Anguimorpha (e.g., *Varanus komodensis*) alcanzan un gran tamaño y son de madurez tardía, parecen alcanzar la madurez sexual cuando las tasas de crecimiento comienzan a declinar (Auffenberg 1981), de manera similar al patrón que se ha observado en especies de vida corta y madurez temprana. Por lo tanto, la primera hipótesis parece tener mayor soporte y es apoyada también aquí con los datos de *X. grandis*. En este caso, el tamaño del cuerpo no es tan grande (113 mm LHC en promedio, Ballinger et al. 2000a), las tasas de crecimiento son relativamente lentas en todas las etapas del ciclo de vida, la madurez se alcanza de manera tardía (28 – 32 meses) y además, estas lagartijas exhiben alta longevidad en comparación con iguánidos de la misma talla. Otra lagartija también de vida larga y madurez tardía, *Xantusia vigilis*, alcanza la madurez sexual a los 2 y 3 años (machos y hembras respectivamente), puede vivir hasta 11.5 años y presenta bajas tasas de incremento corporal (Zweifel y Lowe 1966).

El modelo de crecimiento logístico por longitud asume que las mayores tasas de aumento del cuerpo deben observarse en las tallas equivalentes al 50% del tamaño asintótico (Andrews 1982). En esta población de *X. grandis* las lagartijas con longitudes hocico-cloaca alrededor de

56 a 63 mm presentaron las mayores tasas de crecimiento (Figura 2.2); estas tallas corresponden a aproximadamente el 50% de la LHC asintótica estimada (123 mm LHC). Adicionalmente, este modelo fue precisamente el que proveyó el mejor ajuste a los datos de crecimiento obtenidos, en comparación con el modelo de Von Bertalanffy y con el modelo de crecimiento logístico por peso. De este modo, se consideró que el modelo de crecimiento logístico por longitud es el que mejor representa el patrón de crecimiento de la población bajo estudio, aun a pesar de que se observó una gran variabilidad en las tasas de crecimiento de lagartijas no reproductoras (menores a 100 mm LHC; Figura 2.2). Los nacimientos han sido observados hacia el final del verano (agosto y septiembre), por lo que es probable que el potencial de crecimiento corporal de lagartijas recién nacidas (tallas iniciales: 50-56 mm LHC) se vea limitado por las condiciones desfavorables que experimentan menos de dos meses después de haber nacido, al inicio de la estación seca (noviembre). Después de las tallas en las que se presenta el máximo incremento (56 – 63 mm LHC), las tasas de crecimiento comienzan a disminuir a medida que la longitud aumenta. Entre los factores que podrían estar contribuyendo al decremento que se observa en la velocidad de crecimiento se encuentran una mayor asignación de energía a otros procesos como la reproducción y el almacenamiento de cuerpos grasos, así como la variación estacional en los niveles de los recursos disponibles. Al parecer, la proporción de materia y energía que se destina al incremento de tamaño disminuye conforme las lagartijas alcanzan tallas mayores. En los adultos, la reducción en el crecimiento corporal puede estar reflejando un compromiso de historias de vida entre el crecimiento y la reproducción (Shine 1980, Stearns 1989, 1992). La búsqueda de oportunidades de apareamiento, así como los procesos fisiológicos asociados con la reproducción (aumento del volumen de las gónadas, vitelogénesis, gestación, etc.) imponen un costo (decremento) en la proporción de recursos que pueden destinarse al crecimiento corporal (Schwarzkopf 1993,

1994). En reptiles, esta es la principal razón de la disminución de las tasas de incremento corporal en las categorías reproductoras (véase Congdon et al. 1982).

La mayoría de las trayectorias de crecimiento de lagartijas menores a 100 mm LHC, correspondieron cercanamente con la trayectoria general predicha por la curva de crecimiento. Sin embargo, las lagartijas adultas presentan una alta varianza en la talla específica para cada edad, así como en las tasas de crecimiento (Figura 2.4). Estas diferencias en tamaños y en velocidad de crecimiento corporal pueden ser el resultado de las actividades reproductivas. El apareamiento y la gestación, por ejemplo, deben reducir considerablemente la proporción de energía que es asignada al aumento de talla. Cuando disminuye la actividad reproductiva, más energía puede destinarse al crecimiento y por consiguiente a alcanzar mayores longitudes. Debido a que en *X. grandis* el número de crías presenta una relación positiva con la longitud de las hembras, la ventaja del aumento de talla es un mayor número de crías (Ballinger et al. 2000a). A causa de que el ciclo reproductor de las hembras de esta especie es bianual (Ballinger et al. 2000a), es posible que se hayan incluido tanto hembras gestantes como hembras no reproductivas en la estimación de la curva de crecimiento, lo que a su vez generó una trayectoria promedio de crecimiento que no puede representar con precisión los distintos patrones de incremento corporal de los individuos adultos dentro de la población. Asimismo, las diferentes trayectorias de crecimiento pueden también deberse a diferencias genéticas entre los individuos. Por estas razones se sugiere que la curva de crecimiento puede ser un estimador robusto de la edad de crías y juveniles, pero la eficiencia de tales estimados disminuye considerablemente en lagartijas reproductoras.

Las especies de lagartijas que exhiben dimorfismo sexual pueden presentar diferencias significativas entre sexos en las tasas de aumento del cuerpo (Andrews 1982, Shine 1989, Stamps 1993). En la población estudiada no se encontraron tales diferencias entre machos y hembras en las tasas de crecimiento y esto es consistente con la falta de dimorfismo sexual en la longitud hocico-cloaca de los individuos de esta especie (Smith et al. 1997). Smith y colaboradores (1997) reportaron dimorfismo sexual para *X. grandis* en las dimensiones de la cabeza, demostrando que los machos presentan cabezas más largas y anchas que las hembras. El tamaño relativo de la cabeza debe divergir una vez que estas lagartijas alcanzan la madurez sexual tal como se ha documentado en especies del género *Eumeces* (Vitt y Cooper 1985, 1986) o probablemente las diferencias en las dimensiones de la cabeza deben existir desde el nacimiento.

Andrews (1982) menciona que las tasas de crecimiento corporal pueden ser adaptaciones con base genética a condiciones específicas de vida. En este sentido, *Xenosaurus grandis* es una especie cuyos individuos se encuentran la mayor parte del tiempo dentro de las grietas que habitan, presentan tasas metabólicas bajas, un modo de forrajeo que dista mucho de ser activo e intensivo y además exhiben una considerablemente baja capacidad de termorregular (Ballinger et al. 1995, 2000b, 2000c, Lemos-Espinal et al. 2003a). Por estas razones se predijo que estos organismos tendrían tasas de incremento corporal bajas en comparación con otras especies de lagartijas con hábitos diferentes, específicamente en comparación con especies que presentan termorregulación activa. Ramírez-Bautista (1995) reporta tasas de crecimiento corporal promedio de 0.04 mm por día en individuos adultos de *Anolis nebulosus* mientras que Van Devender (1982b) documentó tasas de crecimiento promedio de 0.372 mm por día en la iguana negra *Ctenosaura similis*. Estas dos observaciones se refieren a especies de lagartijas que

exhiben termorregulación activa, que utilizan diversos microhábitats y que presentan distintos modos de forrajeo que pueden catalogarse como “relativamente activos” en comparación con el forrajeo “sentarse y esperar” característico de *Xenosaurus grandis* (Huey y Pianka 1981). Asociado a esto encontramos que el crecimiento corporal adulto en *X. grandis* es de 0.026 ± 0.007 mm por día en la primera categoría adulta y de 0.008 ± 0.002 mm por día en los adultos que se aproximan al tamaño asintótico (Tabla 2.1), tasas menores a las reportadas para adultos reproductores de *Anolis nebulosus* ($t = 4.638$, $P < 0.001$) y *Ctenosaura similis* ($t = 19.222$, $P < 0.0001$). Adicionalmente, Van Devender (1978) estima tasas iniciales de crecimiento de entre 0.3 y 0.4 mm por día en *Basiliscus basiliscus*, lagartija de forrajeo activo y conducta termorreguladora, mientras que Stamps y Tanaka (1981a) calculan tasas de 0.17 mm por día en juveniles de *Anolis aeneus*, especie que también exhibe termorregulación activa y cuyo microhábitat son las ramas de árboles y arbustos. Las tasas de crecimiento que corresponden a las crías y juveniles de *X. grandis* se encuentran alrededor de los 0.064 ± 0.007 mm por día y 0.04 ± 0.007 mm por día respectivamente (Tabla 2.1), significativamente menores a aquellas de *B. basiliscus* ($t = 8.518$, $P < 0.0001$) y *A. aeneus* ($t = 3.5422$, $P < 0.001$). Por el contrario, las tasas de crecimiento corporal de *X. grandis* parecen ser similares a las que se han encontrado en otras especies de lagartijas que también presentan bajas tasas metabólicas y que son habitantes estrictos de grietas, tales como los miembros de la familia Xantusiidae (Mautz 1979) y otras especies del género *Xenosaurus*. Por ejemplo, las tasas de crecimiento de adultos de *X. newmanorum* varían entre 0.002 y 0.04 mm por día (Lemos-Espinal et al. 2003c), mientras que en los adultos de *X. grandis* oscilan entre 0.004 y 0.05 mm por día; Rojas-González (com. pers.) ha registrado tasas de crecimiento en juveniles de *X. platyceps* desde 0.008 hasta 0.07 mm por día, mientras que en *X. grandis* las tasas de crecimiento de lagartijas juveniles varían entre 0.006 y 0.12 mm por día. Aunque estos resultados apoyan la propuesta de Andrews (1982) que sugiere

que las tasas de crecimiento se encuentran íntimamente correlacionadas con las condiciones particulares de vida en los reptiles, las similitudes entre especies del género *Xenosaurus* sugieren también que las tasas de crecimiento lentas podrían tener un origen histórico. Más aún, es posible que tales bajas tasas de incremento corporal tengan un fuerte componente filogenético dentro del clado Anguimorpha, cuyas familias (*Xenosauridae* incluida) se componen exclusivamente de especies de vida larga y madurez tardía (Pianka y Vitt 2003). Futuras investigaciones podrían determinar en qué grado las tasas de crecimiento corporal de diversas especies, pertenecientes a distintos géneros y familias de lagartijas, se encuentran adaptadas funcionalmente a determinadas formas de vida, y por otro lado, en qué proporción están restringidas por efectos filogenéticos.

Ciertos factores intrínsecos y extrínsecos parecen producir variación en el patrón de crecimiento corporal de *Xenosaurus grandis*. Entre los factores extrínsecos que provocan variabilidad en las tasas de crecimiento corporal de especies de lagartijas se ha documentado una influencia significativa de la cantidad de alimento disponible, de la precipitación pluvial, de la temperatura y del ambiente social (Dunham 1978, Stamps y Tanaka 1981b, Andrews 1982, Rocha 1995, Sorci et al. 1996, Griffiths 1999). La mayor parte de los trabajos que han documentado un efecto de tales factores ambientales sobre el patrón de crecimiento corporal han evaluado la relación entre cada uno de los factores por separado y las tasas de crecimiento corporal observadas. En el caso de *X. grandis* la regresión múltiple sugiere la hipótesis de que la interacción entre el peso de cada animal (como factor intrínseco), las temperaturas promedio, máxima y mínima, y los volúmenes total y promedio de insectos (como medidas independientes de la disponibilidad de alimento para estas lagartijas) afecta de manera significativa el aumento del tamaño corporal. Se presenta entonces evidencia de la importancia

de la temperatura que experimentan los organismos ectotérmicos en la expresión de los caracteres de historias de vida, como el patrón de crecimiento, y de la misma forma se muestra que el intervalo de temperaturas ambientales puede restringir o promover el incremento de la longitud hocico-cloaca, probablemente mediante su influencia en la tasa metabólica y en la eficiencia digestiva (Bennett y Dawson 1976, Sinervo y Adolph 1994, Angilletta 2001, Chen et al. 2003). La cantidad de artrópodos presentes en el ambiente (el volumen total de artrópodos) puede considerarse un estimador robusto de la disponibilidad de alimento para los individuos de la población de interés, misma que tiene un efecto significativo sobre las tasas de crecimiento. Del mismo modo, la disponibilidad de alimento por unidad de tiempo (volumen promedio de artrópodos) parece afectar significativamente el incremento corporal de estas lagartijas. Por el contrario, la diversidad (riqueza) de artrópodos no pareció ejercer una influencia significativa en el crecimiento corporal; esto último concuerda con las observaciones hechas por Ballinger et al. (1995) y por Lemos-Espinal et al. (2003a) quienes analizan los hábitos alimentarios de tres especies del género incluyendo a *X. grandis* y las clasifican como oportunistas que se alimentan de una amplia gama de órdenes de artrópodos debido a su estrategia de forrajeo pasivo. Por estas razones es posible afirmar que la riqueza de insectos en el ambiente es de mínima importancia en comparación con la abundancia de alimento potencial en la expresión del crecimiento corporal. El efecto de la precipitación pluvial sobre las tasas de crecimiento es indirecto, a través de su influencia sobre la disponibilidad de alimento ($r = 0.73$, $R^2 = 0.54$, $P < 0.001$).

La influencia conjunta de los factores ambientales examinados sobre el incremento del cuerpo en estas lagartijas puede mostrarse no únicamente con los resultados de la regresión múltiple, sino también comparando las tasas de crecimiento entre las dos estaciones bien marcadas que

se presentan en la localidad. En la época lluviosa, en donde las temperaturas son menos extremas y hay una mayor cantidad de artrópodos, las tasas de crecimiento son significativamente más altas en las crías, en los juveniles y en la primera categoría adulta en comparación con la época seca, donde se registran las temperaturas más altas y más bajas y una menor cantidad de alimento disponible (Figura 2.1, Tabla 2.2). Adicionalmente, la condición física se afecta de manera negativa durante los meses secos, sugiriendo que estas lagartijas no pueden mantener un balance positivo de energía durante esta época. Por lo tanto, parece ser que la variación en el crecimiento corporal que es ocasionada por una disminución estacional de los recursos disponibles, y que ha sido ampliamente documentada en especies de vida corta y madurez temprana (Ballinger y Congdon 1980, Stamps y Tanaka 1981a, Smith y Ballinger 1994, Smith 1996a, Ortega-Rubio et al. 1999b) debe ser también un fenómeno común en especies de vida larga y madurez tardía como lo es *X. grandis* (véase Lemos-Espinal et al. 2003c). Estos resultados sugieren la existencia de plasticidad fenotípica en el crecimiento corporal de la especie, puesto que se observa la capacidad de variar la expresión de este atributo de historia de vida de manera correlacionada con las variaciones ambientales. De acuerdo con Via y Lande (1985, 1987) la plasticidad fenotípica se verá favorecida en ambientes heterogéneos y la amplitud de la norma de reacción dependerá de la cantidad de varianza en los factores ambientales. En este sentido, es probable que debido a que *Xenosaurus grandis* habita en un ambiente que presenta variación marcada a lo largo del año, se haya favorecido la presencia de plasticidad fenotípica no solamente en el crecimiento corporal de los individuos sino también en otros caracteres de historias de vida como el tamaño de puesta, el tamaño de las crías al nacer y la talla a la madurez sexual.

Un aspecto relevante derivado del presente análisis del crecimiento corporal es la estimación de la edad a la que maduran los individuos. Las hembras alcanzan la talla mínima para reproducirse (100 mm LHC, Ballinger et al. 2000a) en un periodo de aproximadamente 32 meses (2 años, 8 meses), mientras que los machos que maduran a una talla menor (95 mm LHC, Smith et al. 2000a) comienzan la actividad reproductora a una edad de 28 meses (2 años, 4 meses). Estos resultados destacan que en *X. grandis* la edad a la madurez sexual es tardía en comparación con otras especies de lagartijas. Por ejemplo, Vitt y Lacher (1981) reportan una edad a la madurez de nueve meses en la lagartija *Polychrus acutirostris* cuya talla promedio de las hembras adultas es de 125 mm LHC, tamaño ligeramente mayor que la talla promedio de las hembras reproductivas de *X. grandis* (113 mm LHC). De manera similar Van Devender (1982a) reportó una edad a la madurez de 20 meses en *Basiliscus basiliscus*, una lagartija que presenta una longitud promedio considerablemente mayor en las hembras adultas (160 mm LHC). Ahora bien, si se compara a *X. grandis* con los grupos de lagartijas que más se han estudiado en América, puede encontrarse que dentro del género *Anolis*, las edades a la madurez oscilan entre 4 y 12 meses (Roughgarden 1995), mientras que en lagartijas del género *Sceloporus*, la actividad reproductora comienza entre los 4 y los 25 meses (Dunham et al. 1988, Clobert et al. 1998), de lo que se destaca también el retraso notable en la edad a la primera reproducción en *X. grandis* (32 meses en las hembras). Las especies del género *Xenosaurus* parecen compartir la madurez tardía. Por ejemplo, las hembras de *X. platyceps* comienzan la actividad reproductora aproximadamente a los 36 meses de edad (Rojas-González com. pers.). Por lo tanto, la edad tardía a la madurez de *X. grandis* puede tener su origen en el ancestro común del género, e incluso más allá, en el ancestro que originó al grupo Anguimorpha. Las características ecológicas particulares que experimenta esta especie (e.g., uso estricto de grietas de roca como microhábitat), las bajas tasas metabólicas, la viviparidad y las altas probabilidades de

sobrevivencia⁶ probablemente han influido de manera determinante para seguir favoreciendo la madurez tardía (Bennett y Dawson 1976, Tinkle 1969, Tinkle et al. 1970). La evidencia presentada con *X. grandis* concuerda también con las ideas de Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970) que asociaban la madurez tardía con la viviparidad dentro de una misma estrategia reproductiva en especies de lagartijas.

La diferencia entre machos y hembras en la edad a la madurez genera preguntas interesantes: ¿qué ventajas obtienen los machos al madurar antes?, o alternativamente, ¿cuáles son las ventajas que obtienen las hembras al madurar después?, ¿qué factores han promovido esta diferencia? El relativo retraso en la madurez de las hembras podría permitirles alcanzar una talla mayor y en consecuencia la posibilidad de producir un número mayor de embriones. Por otro lado, una madurez relativamente temprana en los machos podría generarles oportunidades tempranas de obtener y defender un territorio así como de comenzar a competir por oportunidades de apareamiento. La presencia de conducta agresiva en la especie (Rojas-González 1999) y el hecho de que los machos presentan cabezas más largas y anchas (Smith et al. 1997) sugiere que estos últimos interactúan entre sí y que el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza puede ser una consecuencia de selección sexual. Son necesarias futuras investigaciones que exploren las posibles causas de esta diferencia intersexual en la edad a la madurez de *X. grandis*.

⁶ Véase el capítulo III donde se presentan estimaciones de las tasas de supervivencia en estas lagartijas.

Capítulo III

Análisis Demográfico

3.1. Introducción

Los análisis demográficos evalúan la forma en que las tasas de reproducción, crecimiento y sobrevivencia se reparten entre los organismos de diferentes edades o estadios dentro de las poblaciones naturales y su efecto sobre la dinámica que se produce en estas últimas y en sus tasas de incremento (Solbrig 1980). Además, el análisis de las características demográficas de las poblaciones permite evaluar aspectos de la historia de vida de las especies que se asume que han evolucionado en respuesta al ambiente en el que viven los organismos. De esta forma, las características demográficas de las poblaciones pueden proporcionar evidencia de los procesos evolutivos, al interpretarse como resultados de la selección natural.

Los análisis de dinámica poblacional basados en matrices de proyección (Leslie 1945, Lefkovitch 1965, Caswell 2001) permiten la incorporación de las tasas de crecimiento individual, así como las de nacimientos y muertes de organismos clasificados en diferentes categorías de talla, estadio o edad, y a partir de éstas estimar diversos parámetros demográficos de la población, como la estructura estable por estadios, los valores reproductivos específicos de cada categoría y la tasa finita de incremento poblacional (λ), misma que ha sido interpretada como una medida de la adecuación promedio de los organismos de una población (Stearns 1992, Begon et al. 1996). Derivados de estos modelos poblacionales matriciales, se han desarrollado recientemente los análisis de sensibilidad y elasticidad que permiten evaluar la contribución de las tasas vitales sobre λ , al estimar el efecto que se produciría en λ como

resultado de cambios en dichas tasas vitales (Caswell 1978, de Kroon et al. 1986, 2000). Si un cambio en una tasa vital provoca un cambio importante en la adecuación promedio de la población, se esperaría una presión de selección en esa tasa vital proporcional al cambio previsto en la adecuación. Debido a esto, tanto las sensibilidades como las elasticidades son estimaciones, en diferentes escalas, de las presiones de selección que se ejercen en los atributos de historia de vida de un organismo (Benton y Grant 1999, van Tienderen 2000). Adicionalmente, y debido a que la sumatoria de las elasticidades es igual a uno (de Kroon et al. 1986, Mesterton-Gibbons 1993), estas permiten cuantificar la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos (crecimiento, reproducción y sobrevivencia) y de las diferentes clases de edad, talla o estadio para la adecuación promedio de las poblaciones. Los análisis de elasticidad representan también una herramienta útil para la conservación, el aprovechamiento y control de poblaciones naturales, pues permiten identificar los estadios del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad y evaluar el resultado potencial de diferentes estrategias de manejo (Crouse et al. 1987, Silvertown et al. 1996, Caswell 2000, Wisdom et al. 2000, Contreras y Valverde 2002).

Mediante el uso de matrices de transición también es posible integrar la variabilidad demográfica observada entre años en simulaciones numéricas estocásticas con la finalidad de predecir las posibles consecuencias a largo plazo de tal variación (Bierzychudek 1982). La importancia de estas simulaciones estocásticas radica en su capacidad para evaluar la forma en que la variación temporal en el comportamiento demográfico puede resultar en fluctuaciones poblacionales considerables, además de en su potencial para estimar la probabilidad de persistencia de la población bajo diferentes posibles disturbios (Mandujano et al. 2001, Valverde et al. 2004).

A pesar de la alta versatilidad y utilidad de los análisis matriciales, se han dirigido en mayor medida a especies de plantas (Franco y Silvertown 1996, 2004, Valverde y Silvertown 1998, Golubov et al. 1999, Esparza-Olguín et al. 2002) y su uso en vertebrados terrestres es aún incipiente (Crouse et al. 1987, Saether y Bakke 2000). Para lagartijas, únicamente Blomberg y Shine (2001) han utilizado estas herramientas en la caracterización demográfica de una especie (*Eulamprus tympanum*). A pesar de esto, sí se cuenta con una gran cantidad de información demográfica sobre poblaciones de lagartijas (Ballinger 1973, 1979, Parker y Pianka 1975, Judd 1976, Ferguson et al. 1980, Ballinger y Congdon 1981, Van Devender 1982a, Dunham 1982, Tinkle y Dunham 1983, 1986, Abts 1987, Jones y Ballinger 1987, Tinkle et al. 1993, Parker 1994, Blomberg y Shine 2001), en la que se documenta la existencia de una gran variación dentro de y entre especies en la expresión de los atributos relacionados con el crecimiento corporal, la sobrevivencia y la reproducción, así como en la forma en que diversos factores ambientales, como la precipitación, la temperatura, la humedad relativa y la disponibilidad de alimento pueden ocasionar cambios drásticos en la dinámica de las poblaciones. La mayor parte del trabajo demográfico realizado con lagartijas se ha centrado en el estudio de especies de vida corta y madurez temprana pertenecientes al grupo Iguania, particularmente en especies de los géneros *Sceloporus* y *Anolis* (ver Apéndice A) (Dunham et al. 1988, Clobert et al. 1998). Las características demográficas de especies de lagartijas de vida larga y madurez tardía que se incluyen en el grupo Anguimorpha permanecen hasta la fecha prácticamente desconocidas (sin embargo véanse los trabajos de Auffenberg 1981 y Lemos-Espinal et al. 2003c). Por estas razones, las generalizaciones postuladas respecto de la evolución de las características demográficas de lagartijas deben interpretarse con precaución, además de que deben seguirse poniendo a prueba con especies de diversos géneros y familias de lagartijas. En México,

solamente unas pocas especies de lagartijas pertenecientes al grupo Iguania han sido caracterizadas demográficamente (Benabib 1991, Ramírez-Bautista 1995, Ortega-Rubio et al. 1999a, 2000, Gadsden et al. 2001). Sin embargo, recientemente Lemos-Espinal y colaboradores (2003c) llevaron a cabo un análisis demográfico de una población de *Xenosaurus newmanorum* en un bosque tropical de San Luis Potosí, México. Tanto *X. newmanorum* como la especie en la que se centra esta investigación, *X. grandis* (al igual que las demás especies del género), son lagartijas de vida larga y madurez tardía, cuya familia (Xenosauridae) se encuentra situada dentro del clado Anguimorpha.

En este estudio se caracterizó demográficamente una población de *Xenosaurus grandis* mediante matrices de transición y análisis de elasticidad, evaluando la variación temporal en los parámetros demográficos e incorporando esta variación en simulaciones estocásticas (Bierzychudek 1982) para evaluar sus probabilidades de persistencia a largo plazo y su estado de conservación, sobre todo debido a que esta población está localizada en medio de un corredor industrial entre dos ciudades (Orizaba y Córdoba) y al alto grado de deterioro ambiental de la región que circunda la localidad de Cuautlapan. Además, se determinó la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos para la tasa de crecimiento poblacional y se analizaron las presiones de selección sobre diversos caracteres de historias de vida.

Xenosaurus grandis es endémica de una región tropical en el centro de México, la cual presenta cierta estacionalidad en cuanto a la precipitación, la temperatura y la disponibilidad de alimento¹. Es una especie de lagartija vivípara que comparte ciertas características con las

¹ Véase la figura 2.1 en el Capítulo II.

demás especies del género: forrajeo pasivo, habitante estricto de grietas de roca dentro de las que pasa la mayor parte del tiempo, incapacidad para termorregular activamente y tasas metabólicas bajas (Ballinger et al. 1995, 2000b, Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 2003a, 2003b). Con base en lo anterior, se esperaría encontrar lo siguiente: 1) Las tasas de sobrevivencia serán altas (predominantemente en los adultos), de acuerdo a lo observado en otras especies del género (Lemos-Espinal et al. 2003c, Rojas-González com. pers., Zamora-Abrego com. pers.). 2) La sobrevivencia será mayor en la época en la que se puede sugerir una menor actividad en estas lagartijas, es decir, durante los meses secos. 3) Debido al alto grado de deterioro ambiental en la región que circunda al poblado de Cuautlapan, lugar en el que se localiza la zona de estudio, la tasa de crecimiento poblacional proyectará una disminución de la población.

3.2. Métodos

Desde mayo del año 2000 y hasta octubre de 2004, la población de *X. grandis* bajo estudio se visitó mensualmente. La información demográfica fue obtenida mediante el marcaje y la recaptura de organismos. Cada individuo fue marcado con un número individual mediante ectomización de falanges con el que fue identificado en recapturas posteriores. De cada lagartija capturada se obtuvieron los siguientes datos: 1) longitud hocico-cloaca en milímetros (LHC), utilizando una regla de plástico transparente; 2) masa corporal en gramos, con pesolas® de 10, 30 ó 60 gramos, dependiendo de la talla del animal; y 3) sexo, determinado por medio de eversión de hemipenes. Cada mes se contó, asimismo, con los datos climatológicos referentes a precipitación pluvial, temperaturas máximas, mínimas y promedio de la zona de

estudio a partir de la estación meteorológica “El Naranjal”, perteneciente a la Comisión Federal de Electricidad, ubicada 7 km al sureste de la parcela de trabajo.

3.2.1. Estimaciones de Supervivencia

Para estimar las tasas de supervivencia se empleó el método propuesto por Ballinger (1973), que consiste en tomar en cuenta únicamente a aquellos animales considerados como residentes (con dos recapturas como mínimo), evitando así considerar en las estimaciones de mortalidad a individuos migratorios. La supervivencia de las lagartijas residentes se calculó como la proporción de los individuos que fueron registrados al inicio de determinado periodo de tiempo (año o estación) que volvieron a ser observados al final de ese mismo periodo. A partir de estos datos, se modeló la dinámica poblacional para cuatro transiciones anuales: 2000-2001, 2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004.

Las tasas de supervivencia se estimaron para cada transición anual y también por separado para la estación húmeda y la estación seca de cada año; se compararon entre estaciones utilizando una prueba de suma de rangos de Mann-Whitney (U). Asimismo, las supervivencias se estimaron para cada categoría de tamaño (véase la siguiente sección). Se construyó una curva de supervivencia (L_x) simplemente proyectando la disminución de una cohorte a lo largo del ciclo de vida de acuerdo con las tasas de supervivencia de cada clase de talla. Dicha curva se elaboró promediando las estimaciones de supervivencia de las cuatro transiciones anuales estudiadas.

3.2.2. Análisis Matricial

Para llevar a cabo el análisis demográfico basado en matrices de transición, la población fue estructurada en cuatro clases de talla. En primer lugar las *crías*, que incluyen a todos los individuos desde su nacimiento hasta 71 mm LHC, longitud a la que de acuerdo a la curva de crecimiento se alcanza el primer año de edad. En segundo lugar, los *juveniles* que se encuentran entre >71 mm LHC y hasta <95.00 mm LHC en machos y hasta <100 mm LHC en hembras, tallas que han sido reportadas como mínimas a la madurez por Smith et al. (2000a) y por Ballinger et al. (2000a), respectivamente. La primera clase reproductora (*adultos I*) incluye todas aquellas lagartijas entre 95 y 100 mm LHC (machos y hembras respectivamente) hasta 112 mm LHC, que es la talla a la que se comienzan a registrar tasas de crecimiento iguales a cero mm/día. Aquellos animales mayores a 112 mm LHC se consideraron como *adultos II*, o *adultos asintóticos*.

Se elaboraron cuatro matrices de transición, una para cada periodo anual de observación (2000-2001, 2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004). Las matrices resumen en sus entradas los procesos fundamentales de crecimiento, sobrevivencia y reproducción de cada una de las cuatro categorías de tamaño (Caswell 2001). Cada entrada, a_{ij} , representa la probabilidad de transición o la contribución promedio que realizan los individuos de la categoría j a la categoría i . Las entradas referentes a la permanencia de los individuos en su misma categoría, o a su crecimiento a categorías superiores, se obtuvieron de acuerdo a los datos de marcaje y recaptura. La fecundidad correspondiente a la primera categoría reproductora (*adultos I*) fue calculada multiplicando el tamaño de camada obtenido mediante el seguimiento de las hembras gestantes que se mantuvieron en cautiverio hasta el nacimiento de las crías (4.5 crías por

hembra, $N = 7$) por 0.5, debido a que esta última es la proporción de hembras reproductoras cada año (Ballinger et al. 2000a). Este último valor se multiplicó a su vez por la sobrevivencia de la clase, puesto que la mayor parte del muestreo se llevó a cabo antes de los nacimientos (entre Mayo y Julio), por lo que fue necesario considerar la posibilidad que tienen las hembras de sobrevivir a lo largo del año para poder llegar a producir crías². Para la entrada de fecundidad correspondiente a la segunda categoría reproductora (adultos II) se utilizó el tamaño de camada reportado por Ballinger y colaboradores (2000a): 5.1 crías por hembra, multiplicado por la proporción de hembras reproductoras cada año (0.5) y por la sobrevivencia de esta clase adulta. La asignación de un mayor tamaño de camada (5.1) a la categoría de mayor talla (adultos II) se basó en la relación positiva entre tamaño y fecundidad que se ha reportado para *X. grandis* (Ballinger et al. 2000a).

El valor propio dominante (*eigenvalor*) de cada una de las matrices representa la tasa de finita de incremento poblacional (λ), mientras que los vectores propios (*eigenectores*) derecho (w) e izquierdo (v) corresponden a la estructura estable de edades de la población y al vector de los valores reproductivos específicos de cada categoría de talla, respectivamente (Caswell 2001).

Se construyeron matrices de sensibilidad y elasticidad para cada una de las matrices de transición construidas (Caswell 1978, 2001, de Kroon et al. 1986, 2000). La matriz de sensibilidades (s_{ij}) evalúa el cambio absoluto en λ que es ocasionado por un cambio absoluto en cada una de las entradas de la matriz. Cada entrada de la matriz de sensibilidades se calcula como:

$$s_{ij} = \partial \lambda / \partial a_{ij} = v_i \times w_j / \langle w, v \rangle$$

² Esta estimación de las entradas de fecundidad (F_{ij}) corresponden a un censo de tipo post reproductivo (*post breeding*) de acuerdo con Caswell (2001).

donde v_i corresponde al i -ésimo elemento del vector propio izquierdo (v), mientras que w_j representa el j -ésimo elemento del vector propio derecho (w); el denominador de la expresión es el producto de los vectores propios derecho e izquierdo ($\langle w, v \rangle$). Una vez obtenidas las sensibilidades, es posible estimar las elasticidades (e_{ij}), que miden el impacto relativo en la tasa finita de incremento poblacional que es ocasionado por un cambio relativo en cada una de las entradas de la matriz. Se calculan mediante:

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

Las elasticidades no son más que sensibilidades estandarizadas y como tales son útiles para hacer comparaciones de la importancia relativa de cada entrada de la matriz, además de que permiten comparar entre poblaciones o especies (de Kroon et al. 1986, 2000). Todas las elasticidades de una matriz suman uno (Mesterton-Gibbons 1993), propiedad que concede la posibilidad de observar la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos (e.g., crecimiento, sobrevivencia y reproducción) o de cada categoría de edad para el crecimiento poblacional, simplemente sumando las elasticidades correspondientes a cada proceso o categoría (Silvertown et al. 1993).

Silvertown y colaboradores (1993) propusieron una gráfica triangular en la que cada eje corresponde a uno de los tres procesos demográficos (crecimiento, reproducción y sobrevivencia), de modo tal que es posible ordenar a las poblaciones dentro de este espacio triangular de acuerdo con la contribución relativa de cada proceso demográfico (Figura 3.1). A esta herramienta gráfica se le denomina *triángulo demográfico*. Se construyeron matrices de elasticidad para cada transición anual (2000-2001, 2002-2002, 2002-2003 y 2003-2004) y se llevó a cabo la ordenación respectiva de cada una de estas matrices en el triángulo demográfico

para comparar entre años el patrón de importancia relativa de los tres procesos (crecimiento, sobrevivencia y reproducción).

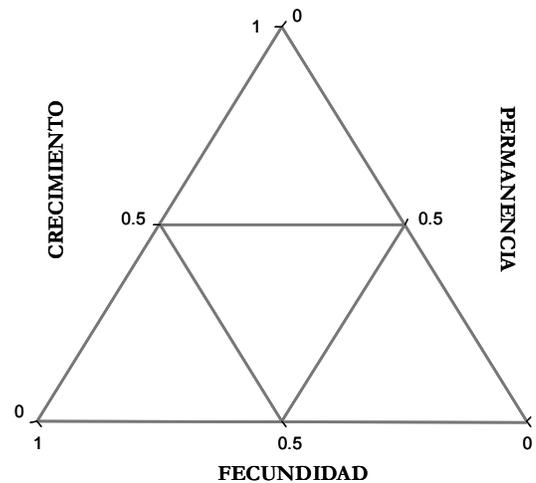


Figura 3.1. Triángulo demográfico. Los ejes representan la elasticidad de cada proceso demográfico.

Los intervalos de confianza para las tasas de crecimiento poblacional de cada año (λ) se calcularon de manera analítica, según lo recomendado por Caswell (2001):

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (s_{ij})^2 \times V(a_{ij})$$

donde, $V(\lambda)$ y $V(a_{ij})$ representan las varianzas de la tasa finita de crecimiento poblacional y la varianza de cada entrada de la matriz, respectivamente. Para el caso de probabilidades de transición (crecimiento y sobrevivencia), $V(a_{ij})$ se calculó utilizando la fórmula:

$$V(a_{ij}) = a_{ij}((1 - a_{ij}) / n)$$

donde n es el número de animales residentes con el que se estimó la probabilidad correspondiente. La varianza de las entradas de fecundidad correspondió a la variabilidad natural observada en la estimación del tamaño de puesta. La desviación estándar de λ (σ) se

calculó como la raíz cuadrada de $V(\lambda)$ y los intervalos de confianza de λ se estimaron como $\lambda \pm 2\sigma$.

3.2.3. Simulaciones Estocásticas

Se incorporó la variación demográfica observada entre años en simulaciones estocásticas que permitieron proyectar las consecuencias a largo plazo de la conducta demográfica de *X. grandis*. Para esto, se utilizaron las cuatro matrices de transición anuales obtenidas en este estudio, las cuales representan respuestas cuantitativas de la población a las condiciones ambientales de cada año. Se utilizó el método originalmente propuesto por Bierzychudek (1982) que incorpora estocasticidad en el comportamiento demográfico de la población al integrar todas las matrices construidas en una proyección del tamaño poblacional a través del tiempo. En cada iteración (i.e., multiplicación de la matriz por el vector que representa la estructura de la población) se utiliza una matriz elegida de acuerdo a un proceso aleatorio, de entre las cuatro matrices disponibles.

Se llevaron a cabo diferentes simulaciones estocásticas que representaron diversos escenarios ecológicos, según la probabilidad asignada para la aparición de cada una de las cuatro matrices de transición anual en las iteraciones matriciales, que se proyectaron a 1000 años. En la primera simulación, a todas las matrices se les asignó la misma probabilidad de aparecer (0.25). Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas en cada una de las transiciones anuales estudiadas presentaron una relación marginalmente significativa tanto con la temperatura promedio del año ($r = -0.942$, $P = 0.058$) como con la temperatura promedio de los meses húmedos ($r = -0.946$, $P = 0.054$), de tal manera que el aumento en la temperatura dentro del año parece tener

un impacto negativo en la adecuación promedio de estas lagartijas. De acuerdo con esto, en la segunda simulación se asignaron las probabilidades de aparición a cada matriz de acuerdo a las frecuencias relativas de años con temperaturas medias similares a las observadas ($N = 34$ años, de 1970 a 2003; Tabla 3.1). A la matriz que generó una λ por debajo de la unidad (2003-2004) se le asignó una probabilidad de 0.1176, mientras que a las tres matrices restantes se les asignaron similarmente probabilidades equivalentes a la frecuencia relativa de años con temperaturas medias semejantes a las registradas en los años correspondientes (matriz 2000-2001: 0.3088, matriz 2001-2002: 0.3088, matriz 2002-2003: 0.2647; Tabla 3.1). Por último, se realizaron simulaciones en las que se aumentó paulatinamente la probabilidad de aparición de años relativamente calientes (i.e., aumento de la probabilidad asignada a la matriz 2003-2004, que presenta una λ baja), hasta verificar con qué frecuencia de este tipo de años desfavorables se registraría un riesgo significativo de desaparición de la población. Cada simulación a 1000 años se repitió 30 veces y se reportan los resultados promedio de esas 30 repeticiones. Para cada repetición, la λ se calculó como la pendiente de la relación entre el logaritmo natural del tamaño poblacional proyectado y el tiempo (años) (Bierzychudek 1982). El número de veces que λ resultó por debajo de la unidad en esas 30 repeticiones se utilizó para calcular las probabilidades de extinción (Mandujano et al. 2001, Mondragón et al. 2004, Valverde et al. 2004).

Tabla 3.1. Temperaturas promedio registradas durante la época húmeda de cuatro periodos anuales. Los datos provienen de la estación climatológica “El Naranjal”. Se muestran también las frecuencias relativas de años en los que se observaron temperaturas semejantes. N = 34 años, de 1970 a 2003.

Transición anual	Temperatura promedio en la época húmeda (°C)	Frecuencia relativa de años con la temperatura correspondiente
2000-2001	23.47	0.3088
2001-2002	23.63	0.3088
2002-2003	24.08	0.2647
2003-2004	24.38	0.1176

3.3. Resultados

3.3.1. Proporción de Sexos, Densidad y Sobrevivencia

Desde mayo del año 2000 y hasta octubre de 2004 se marcaron un total de 521 lagartijas, de las cuáles 259 fueron registradas como hembras y 262 como machos. Esta proporción no es significativamente diferente de 1:1 ($\chi^2 = 0.5543$, $P = 0.45$). La densidad promedio a lo largo de todo el periodo de estudio, estimada mediante el conteo de lagartijas residentes, fue de 31 individuos por hectárea. La sobrevivencia de todas las categorías de edad en conjunto, de un año al siguiente, varió de 0.5 a 0.86 (Tabla 3.2). No se encontraron diferencias significativas entre estaciones en la tasa de sobrevivencia (sobrevivencia promedio en la época seca = 0.705, sobrevivencia promedio en la época húmeda = 0.695, U de Mann-Whitney = 11.0, $P = 0.857$), aunque existe una tendencia hacia una mayor sobrevivencia durante la época seca (Tabla 3.3).

Tabla 3.2. Número de lagartijas residentes de *Xenosaurus grandis* observadas en cada transición anual y tasas de sobrevivencia respectivas; estas últimas fueron calculadas considerando en conjunto animales de todas las clases de edad o tamaño de acuerdo al método propuesto por Ballinger (1973).

Transición anual	Residentes	Tasa de sobrevivencia
2000-2001	64	0.859
2001-2002	165	0.800
2002-2003	215	0.656
2003-2004	184	0.505

Tabla 3.3. Tasas de sobrevivencia por estaciones de las lagartijas de *Xenosaurus grandis*. Estas tasas fueron calculadas considerando en conjunto animales de todas las clases de edad o tamaño de acuerdo al método propuesto por Ballinger (1973).

Estación	Tasa de sobrevivencia
Seca 2000-2001	0.859
Húmeda 2001	0.743
Seca 2001-2002	0.800
Húmeda 2002	0.742
Seca 2002-2003	0.656
Húmeda 2003	0.600
Seca 2003-2004	0.505

Se construyó una curva de sobrevivencia promediando las estimaciones de sobrevivencia por categoría de talla de las cuatro transiciones anuales estudiadas. Esta curva de sobrevivencia fue de tipo II (Begon y Mortimer 1986), en la cual la mortalidad es aproximadamente constante a lo largo de todo el ciclo de vida (Figura 3.2).

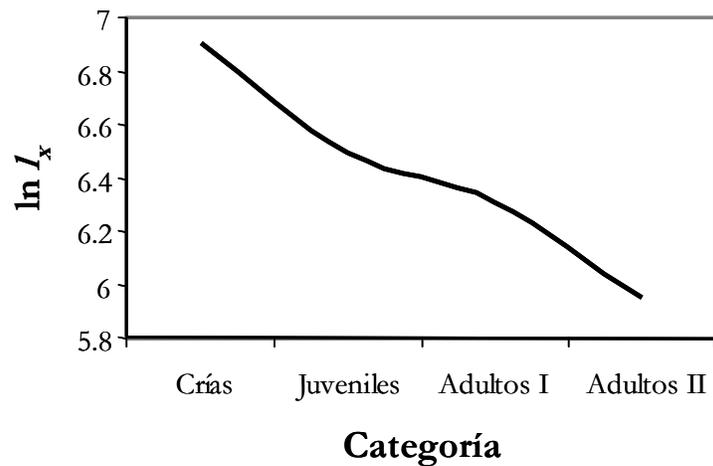


Figura 3.2. Curva de sobrevivencia estimada para la población bajo estudio de *Xenosaurus grandis*. l_x = proporción de una cohorte que sobrevive al inicio de cada categoría de tamaño. l_x se multiplicó por 1000 para que el logaritmo natural de l_x resultara positivo.

3.3.2. Análisis Matricial

Se construyeron cuatro matrices de transición anual (2000-2001, 2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004) mediante las cuáles se modeló el comportamiento demográfico de la población bajo estudio de *X. grandis*. Las tasas de sobrevivencia por categoría fueron un elemento fundamental en la construcción de estas matrices (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Tasas de sobrevivencia calculadas con organismos residentes de diferentes categorías de tamaño en cada transición anual.

	2000-2001	2001-2002	2002-2003	2003-2004
Crías	0.700	0.800	0.808	0.345
Juveniles	0.937	0.829	0.733	0.813
Adultos I	0.947	0.780	0.553	0.510
Adultos II	0.789	0.796	0.604	0.432

Según los resultados del análisis de las matrices, los tres primeros años dieron lugar a una tasa de crecimiento poblacional proyectada por encima de 1.0 ($\lambda_{00-01} = 1.294$, $\lambda_{01-02} = 1.323$ y $\lambda_{02-03} = 1.127$; Tabla 3.5); en contraste, la matriz del periodo 2003-2004 proyectó una disminución de la población aproximadamente del 15% ($\lambda_{03-04} = 0.851$). A pesar de que en los tres primeros años se proyecta crecimiento de la población, únicamente la λ de la matriz 2001-2002 ($\lambda_{01-02} = 1.323$) fue significativamente mayor que la unidad (Figura 3.3). A su vez, la tasa de incremento correspondiente a la transición 2003-2004 ($\lambda_{03-04} = 0.851$) no difiere significativamente de la unidad (Figura 3.3). De acuerdo a los intervalos de confianza de las tasas de crecimiento, puede observarse que aquellas de los dos primeros años (λ_{00-01} y λ_{01-02}) difirieron significativamente de la del último año (λ_{03-04}), pues el valor de las dos primeras no cae dentro del intervalo de confianza de la última (Figura 3.3).

Tabla 3.5. Matrices de proyección poblacional para los periodos 2000-2001, 2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004. Por encima de cada matriz se muestra el correspondiente valor de λ (\pm intervalos de confianza al 95%). q_x = mortalidad específica de cada categoría de talla, n_x = número de individuos por categoría de tamaño con los cuales fueron calculados las probabilidades de transición, w = estructura estable de categorías proyectada, v = valores reproductivos específicos para cada categoría de tamaño.

	Crías	Juveniles	Adultos I	Adultos II	n_x	w	v	
<i>2000-2001</i>		$\lambda = 1.294 \pm 0.361$						
Crías	0.4	0	2.1316	2.0132	10	0.575	1	
Juveniles	0.3	0.3125	0	0	16	0.178	2.98	
Adultos I	0	0.625	0.2105	0	19	0.101	4.68	
Adultos II	0	0	0.7368	0.7895	19	0.148	3.99	
q_x	0.3	0.0625	0.0527	0.2105				
<i>2001-2002</i>		$\lambda = 1.323 \pm 0.278$						
Crías	0.0571	0	1.7561	2.0306	35	0.408	1	
Juveniles	0.7429	0.3714	0	0	35	0.319	1.7	
Adultos I	0	0.4571	0.2439	0	41	0.135	3.55	
Adultos II	0	0	0.5366	0.7963	54	0.138	3.86	
q_x	0.2	0.1715	0.2195	0.2037				
<i>2002-2003</i>		$\lambda = 1.127 \pm 0.311$						
Crías	0.2308	0	1.2434	1.5412	26	0.454	1	
Juveniles	0.5769	0.0833	0	0	60	0.251	1.55	
Adultos I	0	0.65	0.1316	0	38	0.164	2.5	
Adultos II	0	0	0.4211	0.6044	91	0.132	2.95	
q_x	0.1923	0.2667	0.4473	0.3956				
<i>2003-2004</i>		$\lambda = 0.851 \pm 0.297$						
Crías	0.069	0	1.148	1.1027	29	0.474	1	
Juveniles	0.2759	0.1875	0	0	32	0.197	2.83	
Adultos I	0	0.625	0.1837	0	49	0.185	3.01	
Adultos II	0	0	0.3265	0.4324	74	0.144	2.63	
q_x	0.6551	0.1875	0.4898	0.5676				

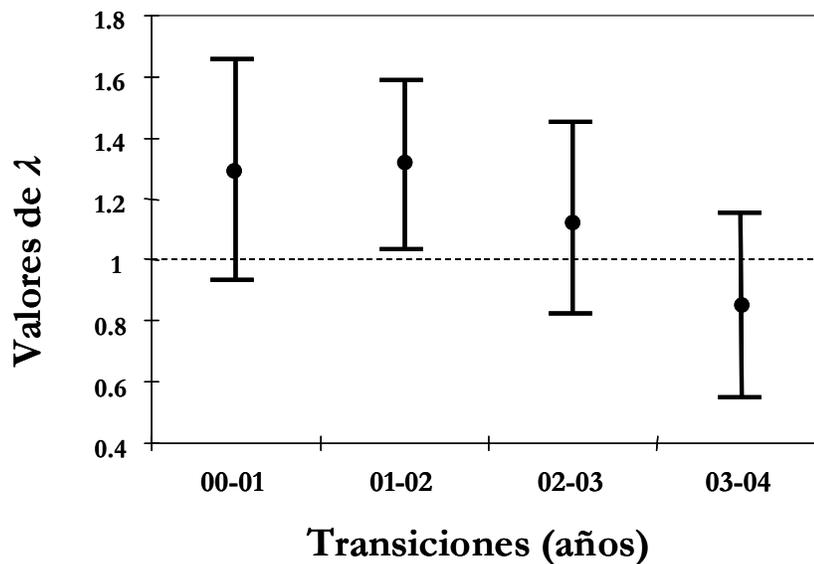


Figura 3.3. Tasas de crecimiento poblacional (λ) proyectadas por cada una de las matrices anuales con sus respectivos intervalos de confianza (95%).

El vector propio derecho (w) de cada una de las matrices de transición (columna w en la tabla 3.5) representa la estructura estable de categorías que se esperaría que alcanzara la población al cabo de un tiempo de mantener el mismo comportamiento demográfico. Se compararon las estructuras proyectadas con las que fueron observadas cada año y en ningún caso la estructura observada fue similar a la proyectada por las matrices (2000-2001: $\chi^2 = 77.64$, $P < 0.0001$; 2001-2002: $\chi^2 = 75.71$, $P < 0.0001$; 2002-2003: $\chi^2 = 200.83$, $P < 0.0001$; 2003-2004: $\chi^2 = 131.1$, $P < 0.0001$). La distribución de los valores reproductivos para cada una de las clases de talla mostró un patrón general: los mayores valores reproductivos se observaron en las categorías adultas (Figura 3.4), con excepción del último periodo de estudio (2003-2004) en el que la categoría juvenil presentó un valor reproductivo más alto (2.83) que el de los adultos II (2.63).

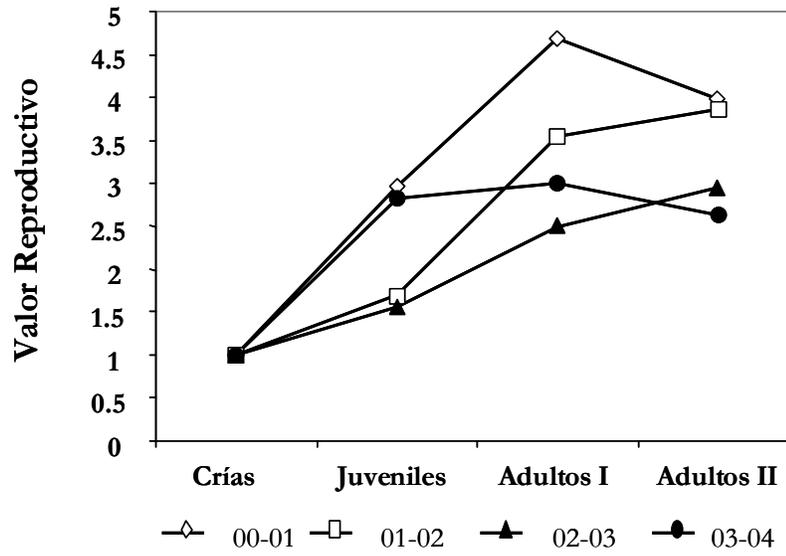


Figura 3.4. Valores reproductivos específicos por clase de tamaño obtenidos a partir de las cuatro matrices anuales de la población de *Xenosaurus grandis*.

Con respecto a los resultados del análisis de sensibilidad y de elasticidad, de manera general se observa que la tasa de crecimiento poblacional resultó ser más sensible a cambios en el crecimiento de crías y juveniles (entradas e_{21} y e_{32}) y en la permanencia de los adultos (entrada e_{44}) (Tabla 3.6). Son notorios también los valores bajos de elasticidad para las entradas que corresponden a la permanencia de los individuos en las categorías no reproductoras (entradas e_{11} y e_{22}) y de los adultos I (e_{33}) (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Matrices de sensibilidades y elasticidades correspondientes a cada una de las cuatro matrices anuales de la población de *X. grandis*. Se destacan en *italicas* las elasticidades más altas.

	Sensibilidades (s_{ij})				Elasticidades (e_{ij})			
	Crías	Juveniles	Adultos I	Adultos II	Crías	Juveniles	Adultos I	Adultos II
<i>2000-2001</i>								
Crías	0.27	0.08	0.05	0.07	0.08	0	0.08	0.11
Juveniles	0.79	0.24	0.14	0.20	<i>0.18</i>	0.06	0	0
Adultos I	1.24	0.38	0.22	0.32	0	<i>0.18</i>	0.04	0
Adultos II	1.06	0.32	0.19	0.27	0	0	0.11	<i>0.17</i>
<i>2001-2002</i>								
Crías	0.21	0.16	0.07	0.07	0.01	0	0.09	0.11
Juveniles	0.35	0.28	0.12	0.12	<i>0.20</i>	0.08	0	0
Adultos I	0.74	0.58	0.24	0.25	0	<i>0.20</i>	0.05	0
Adultos II	0.80	0.63	0.27	0.27	0	0	0.11	<i>0.16</i>
<i>2002-2003</i>								
Crías	0.28	0.15	0.10	0.08	0.06	0	0.11	0.11
Juveniles	0.43	0.24	0.16	0.12	<i>0.22</i>	0.02	0	0
Adultos I	0.69	0.38	0.25	0.20	0	<i>0.22</i>	0.03	0
Adultos II	0.82	0.45	0.29	0.24	0	0	0.11	0.13
<i>2003-2004</i>								
Crías	0.24	0.10	0.09	0.07	0.02	0	0.13	0.09
Juveniles	0.68	0.28	0.27	0.21	<i>0.22</i>	0.06	0	0
Adultos I	0.72	0.30	0.28	0.22	0	<i>0.22</i>	0.06	0
Adultos II	0.63	0.26	0.25	0.19	0	0	0.09	0.10

Siguiendo un procedimiento similar al empleado por Silvertown y colaboradores (1993), se sumaron las entradas de las matrices de elasticidad correspondientes a los mismos procesos demográficos: crecimiento (subdiagonales), permanencia (diagonal principal) y fecundidad (primer renglón), para evaluar la contribución relativa de cada uno de estos procesos a la tasa de crecimiento poblacional. En todos los años el crecimiento tuvo la mayor elasticidad, mientras que la fecundidad y la permanencia tuvieron elasticidades menores y similares, a excepción de la matriz correspondiente a la transición 2000-2001, en la que la permanencia tuvo una contribución relativamente mayor (0.34) que la fecundidad (0.18) (Tabla 3.7). En ningún caso se observó que una sola categoría de tamaño tuviera una importancia notablemente mayor en comparación con las restantes; el valor de elasticidad de todas las categorías osciló siempre entre 0.19 y 0.28 (Tabla 3.7). Al ordenar las cuatro matrices anuales en el triángulo demográfico con base en sus respectivos valores de elasticidad por proceso demográfico (Figura 3.5), se observó una contribución ligeramente mayor de la fecundidad en las matrices con mayores tasas de crecimiento poblacional (2000-2001 y 2001-2002), pero de manera general la población bajo estudio de *Xenosaurus grandis* se situó en la porción central del triángulo demográfico debido a que la mayor elasticidad correspondió siempre al crecimiento, aún en el periodo en el que se obtuvo una tasa finita de crecimiento poblacional por debajo de la unidad (2003-2004) (Tabla 3.7; Figura 3.5).

Tabla 3.7. Elasticidades por proceso demográfico y por clase de talla correspondientes a cada una de las cuatro matrices anuales de la población de *Xenosaurus grandis*.

	2000-2001	2001-2002	2002-2003	2003-2004
Elasticidad por proceso demográfico				
Fecundidad	0.19	0.20	0.22	0.22
Crecimiento	0.47	0.51	0.55	0.54
Permanencia	0.34	0.29	0.23	0.24
<i>Sumatoria</i>	1.0	1.0	1.0	1.0
Elasticidad por clase de talla				
Crías	0.27	0.21	0.28	0.25
Juveniles	0.24	0.28	0.24	0.28
Adultos I	0.22	0.24	0.25	0.28
Adultos II	0.27	0.27	0.23	0.19
<i>Sumatoria</i>	1.0	1.0	1.0	1.0

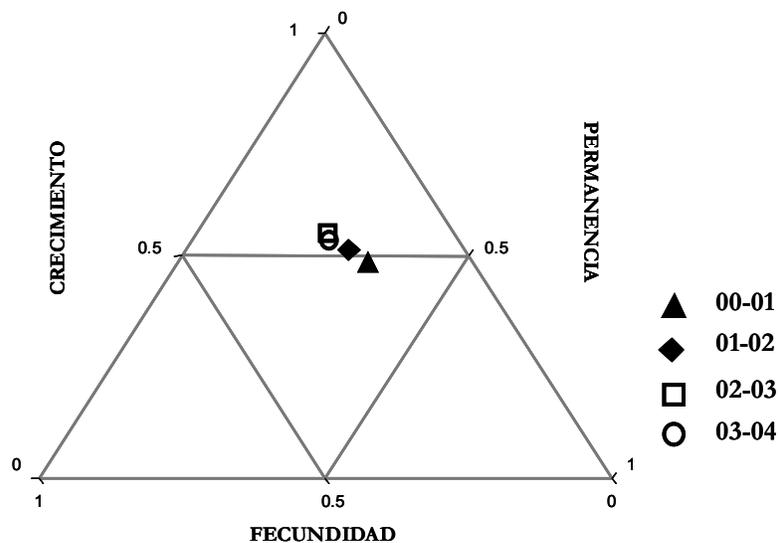


Figura 3.5. Ordenación de las cuatro matrices anuales en el triángulo demográfico de acuerdo a los valores de elasticidad del crecimiento, la permanencia y la fecundidad.

3.3.3. Simulaciones Estocásticas

En las simulaciones estocásticas se integraron las cuatro matrices de transición obtenidas en esta investigación para proyectar las consecuencias a largo plazo de la variación demográfica observada. La primera simulación, asumiendo que todas las matrices tendrían la misma probabilidad de representar el comportamiento demográfico de la población (i.e., 0.25), arrojó una tasa de crecimiento poblacional que indica un considerable potencial de incremento ($\lambda = 1.154$; Tabla 3.8, Figura 3.6). Similarmente, la segunda simulación, en la que se tomaron en cuenta las frecuencias relativas de años con determinadas temperaturas (2000-2001 = 0.3088, 2001-2002 = 0.3088, 2002-2003 = 0.2647, 2003-2004 = 0.1176; ver Tabla 3.1), también dio lugar a una tasa de incremento promedio por arriba de la unidad ($\lambda = 1.22$; Tabla 3.8, Figura 3.6). Posteriormente se simularon incrementos en la frecuencia relativa de años desfavorables, representados por la matriz 2003-2004 ($\lambda_{03-04} = 0.851$). En los casos en que la frecuencia relativa de dichos años se aumentó a 0.4 y 0.5 no se registraron tasas de incremento poblacional menores a uno. No fue sino hasta que se simuló un 60% de años desfavorables cuando se observó una frecuencia considerable (0.3) de tasas de crecimiento poblacional menores a la unidad (Tabla 3.8, Figura 3.6).

Tabla 3.8. Resultados de las simulaciones estocásticas. Se muestran las probabilidades asignadas a cada matriz en cada escenario simulado, las tasas de crecimiento poblacional resultantes y la probabilidad de extinción calculada en cada simulación.

Simulación	λ promedio	Probabilidad de extinción
1. Todas las matrices con una probabilidad = 0.25	1.154	0.0
2. Matrices 00-01 y 01-02 = 0.3088 Matriz 02-03 = 0.2647 Matriz 03-04 = 0.1167	1.22	0.0
3. Matrices 00-01, 01-02 y 02-03 = 0.2 Matriz 03-04 = 0.4	1.086	0.0
4. Matrices 00-01, 01-02 y 02-03 = 0.1666 Matriz 03-04 = 0.5	1.045	0.0
5. Matrices 00-01, 01-02 y 02-03 = 0.1333 Matriz 03-04 = 0.6	1.003	0.3

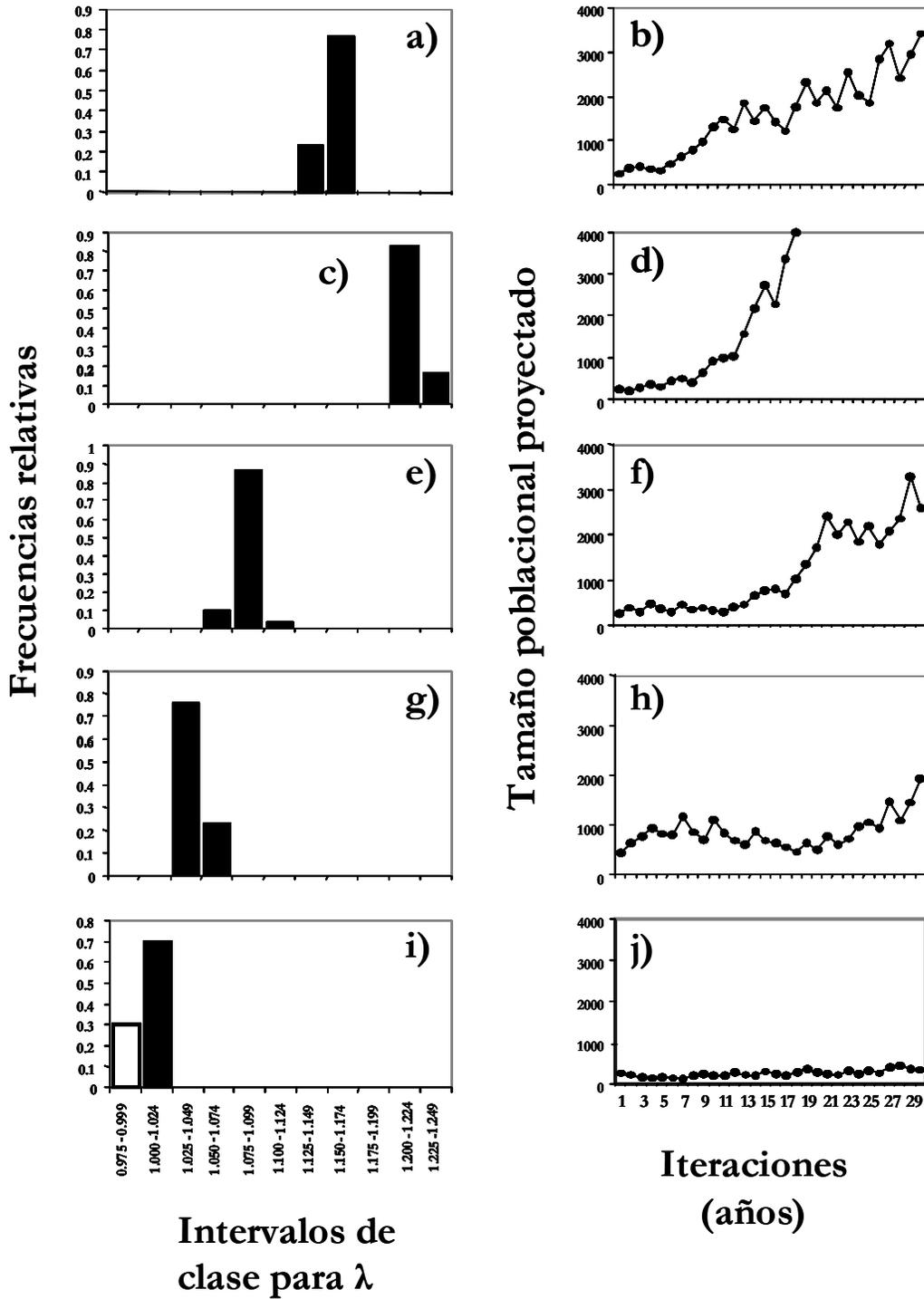


Figura 3.6. Distribuciones de probabilidad de las tasas de crecimiento obtenidas en cada simulación (columna izquierda) y ejemplos de proyecciones del tamaño poblacional a 30 generaciones para cada escenario simulado (columna derecha). *a* y *b*) Todas las matrices con igual probabilidad; *c* y *d*) matrices 00-01 y 01-02 = 0.3088, matriz 02-03 = 0.2647; matriz 03-04 = 0.1176; *e* y *f*) 40% de años desfavorables; *g* y *h*) 50% de años desfavorables; *i* y *j*) 60% de años desfavorables. La barra de color blanco en *j*) representa la frecuencia relativa de tasas de crecimiento por debajo de la unidad.

3.4. Discusión

Numerosos factores afectan las características demográficas de las poblaciones de vertebrados terrestres, entre los que se cuentan la estructura del hábitat (Pianka 1970a), el tipo de microhábitat (Bullock y Evans 1990), la disponibilidad de recursos (Dunham 1981, Andrews y Wright 1994), la cantidad de sitios de refugio (Stewart y Pough 1983), las variaciones ambientales (Dunham 1981, 1982) y la estructura social (Bustard 1970, Gier 1997, Stamps et al. 1997) por mencionar solo algunos. En lagartijas, las densidades poblacionales varían de manera notable, con algunas especies por debajo de 0.1 individuos por hectárea y otras por encima de 100,000 animales por hectárea (Rodda et al. 2001). La densidad poblacional se ve influida considerablemente por los costos y beneficios de la dispersión (Clobert et al. 1994). Clobert y colaboradores (1994) sugieren que la dispersión debe favorecerse cuando existe competencia intraespecífica, cuando existe riesgo de endogamia y en ambientes con inestabilidad ambiental en los que hay disponibilidad suficiente de microhábitats nuevos para colonizar. Por el contrario, en ambientes con estabilidad ambiental y escasos microhábitats adecuados, la filopatría (i.e., tendencia a permanecer en su área nativa) debe ser ventajosa. Las especies del género *Xenosaurus* están restringidas a las grietas que se forman entre las rocas, las cuales aparentemente les proveen de alta estabilidad ambiental, y estas grietas adecuadas podrían ser un recurso limitado. El mínimo porcentaje de grietas que fueron observadas con más de un individuo de *X. grandis* (sólo en la época de apareamientos se observaron parejas hembra-macho compartiendo la misma grieta) y la gran cantidad de grietas que nunca se observaron ocupadas por alguna de estas lagartijas, sugieren que existe una alta competencia intraespecífica

por grietas adecuadas. De ser así, la disponibilidad de microhábitats puede ser uno de los factores limitantes más importantes de la densidad poblacional en esta especie.

La densidad poblacional promedio de *Xenosaurus grandis* (31 organismos residentes por hectárea) es notablemente menor a la reportada para otras especies de lagartijas como *Sceloporus grammicus* (210 lagartijas/ha alrededor del mes de julio; Ortega-Rubio et al. 1999a), *Sceloporus scalaris* (85 lagartijas adultas en el mes de mayo; Ortega-Rubio et al. 2000), *Sceloporus graciosus* (221 animales/ha; Tinkle et al. 1993), *Urosaurus ornatus* (263 lagartijas/ha durante los meses de verano; Tinkle y Dunham 1983) y *Lacerta vivipara* (200 a 300 animales/ha; Sorci et al. 1996). Posiblemente esta diferencia relativa a las otras especies de lagartijas citadas se deba al sistema social: *X. grandis* tiene hábitos solitarios, mientras que todas las otras especies son gregarias; la mayor parte del año se observa a individuos de *X. grandis* ocupando una grieta de forma individual y solamente entre octubre y noviembre se observan parejas macho-hembra en una misma grieta. Por esta razón se ha sugerido que la época de apareamiento es a finales del otoño. Asociado a estas observaciones debe destacarse la conducta agresiva de las lagartijas de esta especie (Ballinger et al. 1995): cuando se colocan en el laboratorio a dos individuos de *X. grandis*, estos tienden a agredirse entre sí (Rojas-González 1999). Es posible que exista cierto grado de territorialidad en estas lagartijas, que pudo haber generado la conducta agresiva y la distribución espacial segregada de individuos con su consecuente baja densidad. La presencia de dimorfismo sexual en esta especie, en la que los machos tienen la cabeza de mayores dimensiones en comparación con las hembras (Smith et al. 1997), junto con las demás características mencionadas, sugiere una asociación entre territorialidad, conducta agresiva y selección sexual en esta especie.

La sobrevivencia promedio que se observó en estas lagartijas (0.705) es relativamente alta si se compara con la de otras especies. Por ejemplo, Van Devender (1982a) reporta una tasa de sobrevivencia de 0.4 en *Basiliscus basiliscus*, lagartija de tamaño mayor (160 mm LHC) en comparación con *X. grandis* (113 mm LHC). Alcalá y Howard (1967) documentan que en *Emoia atracostata* (talla adulta: 90 mm LHC) la proporción de sobrevivientes cada año es de 0.3. *Crotaphytus collaris*, lagartija de 96 mm LHC de talla adulta promedio, experimenta una sobrevivencia anual de 0.48 (Turner 1977). Las tasas de sobrevivencia de lagartijas más pequeñas son usualmente mucho menores. Por ejemplo, la sobrevivencia anual de especies del género *Anolis* oscila entre 0.01 y 0.37 (Ramírez-Bautista 1995, Roughgarden 1995, Clobert et al. 1998), mientras que en especies del género *Sceloporus* se han registrado tasas de sobrevivencia que van desde 0.01 hasta 0.5 (Tinkle et al. 1970, Tinkle y Ballinger 1972, Tinkle y Dunham 1986, Dunham et al. 1988, Clobert et al. 1998). Estas diferencias pueden ser atribuidas, al menos parcialmente, a efectos filogenéticos; las especies del grupo Anguimorpha son por lo general de vida larga y madurez tardía, mientras que la mayoría de los iguánidos y los scíncidos pequeños son de vida corta y madurez temprana (Dunham y Miles 1985, Dunham et al. 1988, Zug et al. 2001, Pianka y Vitt 2003). Sin embargo, el hábito de permanecer dentro de grietas de roca la mayor parte del tiempo, debe también jugar un papel fundamental en la alta probabilidad de sobrevivir que presentan los individuos de *X. grandis*. Puede entonces esperarse que las elevadas tasas de sobrevivencia sean similares entre las especies que conforman al género *Xenosaurus*, puesto que todas ellas comparten el uso de grietas como microhábitat estricto (Ballinger et al. 1995, 2000b, Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 2003b). *Xenosaurus newmanorum* presenta tasas de sobrevivencia de aproximadamente 0.73 (Lemos-Espinal et al. 2003c), *X. platyceps* de 0.67 (Rojas-González com. pers.) y una especie aún no descrita de este género, que habita en el noreste del estado de Querétaro, registra una proporción de

sobrevivientes de 0.7 (Zamora-Abrego com. pers.). Todos estos valores son similares al 0.705 obtenido para *X. grandis* en el presente estudio.

Adolph y Porter (1993, 1996) argumentan que, en lagartijas, la duración diaria y anual del periodo de actividad tiene una influencia directa sobre los atributos de historias de vida, debido a que la mortalidad en estos organismos depende en gran medida de la cantidad de tiempo en que se encuentran activos. Una de las predicciones de estos autores es que la sobrevivencia será mayor durante los periodos de inactividad, como son los meses fríos o secos, puesto que el riesgo de morir (principalmente por depredación) es significativamente menor cuando las lagartijas no están activas (Rose 1981). En este sentido, se esperaba que la sobrevivencia de los individuos de *X. grandis* fuera menor en la época húmeda, que corresponde a la época de mayor actividad. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre estaciones en la tasa de sobrevivencia. La similitud encontrada entre estaciones en la mortalidad de estas lagartijas puede explicarse de dos maneras. En primer lugar, es posible que efectivamente los individuos de *X. grandis* presenten riesgos de mortalidad similares a lo largo de diferentes épocas del año. En este caso, la probabilidad de morir debe ser constante y reducida gracias a la fidelidad a una misma grieta de la cuál prácticamente no salen; las grietas son simplemente refugios seguros. Por lo tanto, la predicción de Adolph y Porter (1993, 1996) no se cumpliría en esta especie debido a que el patrón de actividad es equivalente en ambas estaciones (compárese con termorreguladores activos como especies de los géneros *Aspidoscelis*, *Anolis* y *Sceloporus*). En segundo lugar, es probable que la mortalidad sea ligeramente más alta en la estación lluviosa, sobre todo debido a que es durante estos meses cuando se presentan en mayor medida las interacciones sociales (entre octubre y noviembre se observan parejas en una misma grieta y además es posible que en estos meses de mayor abundancia de alimento se maximice la

dispersión de crías y juveniles), sin embargo, posiblemente estas diferencias no se detectaron estadísticamente debido a un tamaño reducido de muestra o a un número reducido de muestreos (sólo se compararon cuatro estaciones secas contra tres estaciones lluviosas).

Los resultados obtenidos de las proyecciones matriciales resaltan la existencia de variación interanual en el comportamiento demográfico. La última transición estudiada (2003-2004) proyectó un decremento de la población ($\lambda_{03-04} = 0.851$) que al parecer estuvo asociado al aumento de temperatura durante el 2003, año en el que la temperatura promedio de los meses húmedos estuvo por encima de los 24.3°C. El efecto de la temperatura en la sobrevivencia de estas lagartijas es explicable, pues se trata de organismos ectotérmicos que experimentan una fuerte influencia del régimen térmico sobre su fisiología y desempeño ecológico (Dunham et al. 1989).

Los análisis de sensibilidad y elasticidad arrojaron resultados interesantes. En primer lugar, los valores más altos tanto de sensibilidad como de elasticidad se registraron en el crecimiento de crías y juveniles y en la permanencia de los adultos (Tabla 3.6). Esto implica que debe existir una fuerte presión de selección sobre el aumento de talla en las fases tempranas del ciclo de vida de estas lagartijas, que puede entenderse por el largo periodo que transcurre desde el nacimiento hasta la madurez (aproximadamente 2 años y medio). También, como se podía esperar, la permanencia de los adultos está relacionada con una contribución relativamente alta a la adecuación promedio de la población, y puede ser consecuencia del alto valor reproductivo de las categorías adultas y de su elevada probabilidad de sobrevivir. El proceso demográfico de mayor importancia relativa fue el crecimiento. Este patrón es común en las poblaciones con un valor de λ por encima de la unidad y está relacionado con que al crecer los individuos, transitan

a categorías reproductoras, donde su contribución al crecimiento poblacional es evidente. La sobrevivencia adulta no fue drásticamente distinta de la que se registró en las categorías no reproductoras, y por esta razón es posible entender por qué la contribución relativa de todas las categorías de tamaño es similar en las cuatro matrices anuales (las elasticidades de todas las categorías de tamaño se encuentran alrededor de 0.25 en todos los años; Tabla 3.7).

Esta población de *X. grandis* se ubica en la porción central del triángulo demográfico en todos los años estudiados, debido a la mayor elasticidad del crecimiento (Figura 3.5) y esta posición genera algunas preguntas interesantes: ¿cuál es la ubicación relativa de esta especie en comparación con otras especies del género?, ¿y en comparación con especies pertenecientes a diversos géneros y familias?, ¿qué factores podrían estar determinando la ubicación relativa de esta especie dentro del triángulo en comparación con otras especies de lagartijas (por ejemplo la mortalidad, la inercia filogenética, la altitud o el tipo de vegetación)? Estas preguntas serán exploradas con más detalle en el capítulo siguiente.

En contraste con la predicción de disminución poblacional y con las observaciones de campo que indican una densidad poblacional considerablemente estable, las tasas finitas de incremento derivadas de las tres primeras transiciones anuales ($\lambda_{00-01} = 1.294$, $\lambda_{01-02} = 1.323$, $\lambda_{02-03} = 1.127$) indican un considerable potencial de incremento numérico de la población. De hecho, al calcular una matriz promedio de las cuatro matrices anuales se obtiene una tasa de incremento por encima de la unidad ($\lambda_{\text{PROMEDIO}} = 1.171$), de la que se deriva una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) igual a 0.16. El factor que más probablemente ha restringido tal aumento poblacional es una disponibilidad limitada de grietas. A pesar de que las grietas en las rocas son abundantes en el sitio de estudio, no todas ellas se encuentran habitadas por

individuos de *Xenosaurus grandis*, lo que sugiere que no todas las grietas son adecuadas, y que las que lo son deben ser un recurso limitado. La competencia por grietas óptimas pudo haber jugado un papel fundamental en la evolución de la conducta agresiva de estas lagartijas así como en la distribución segregada y en la baja densidad que se observa en la población. La disparidad entre la densidad (estable a través de los años estudiados) y el incremento poblacional proyectado, aumenta el apoyo a la hipótesis de que la disponibilidad de microhábitats óptimos limita el tamaño de la población. Las lagartijas que mantienen su residencia en grietas adecuadas tienen una sobrevivencia alta (0.705), mientras que se desconoce el destino de aquellas que se dispersan. El hecho de que una gran cantidad de grietas no contienen individuos sugiere que tales grietas son rechazadas por estas lagartijas, o por otro lado, que alguna característica las hace accesibles a los depredadores y aquellos individuos que las escogen desaparecen de la población.

Debe destacarse que en esta investigación no fue posible estimar la variación entre años en la fecundidad de estas lagartijas, para lo que hubiera sido necesario coleccionar año con año una muestra considerable de hembras gestantes. Por lo tanto, es posible que las estimaciones de fecundidad que se utilizaron (4.5 y 5.1 crías por hembra), y que no se modificaron en ninguna de las cuatro matrices anuales, sean muy altas y poco realistas. De ser así, cabe la posibilidad de que la población sea estable ($\lambda = 1$) y que no haya una limitación en las grietas adecuadas. Sin embargo, al simular menores fecundidades en las matrices, se encontró que para poder obtener tasas de crecimiento cercanas a la unidad fue necesario disminuir el número promedio de crías a dos por hembra, situación que tampoco parece ser realista al considerar que no se observaron puestas menores a 4 crías y que el número mínimo reportado de crías por hembra es justamente dos (Ballinger et al. 2000a). Para poder descartar la idea de una limitación en los

microhábitats disponibles es necesario evaluar de manera más precisa la variación interanual en la fecundidad de estos animales y su impacto en la tasa de crecimiento poblacional, así como también se necesita determinar la diferencia entre grietas “habitables” y grietas “no habitables” y la disponibilidad relativa de las primeras en la zona de estudio.

En lo que se refiere a las consecuencias a largo plazo de las variaciones en el comportamiento demográfico, el interés principal radica en la cuestión: ¿qué futuro puede predecirse para esta población de una especie endémica que se encuentra bajo protección especial de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001? Las simulaciones estocásticas proyectan un alto potencial de crecimiento para esta población, aún si los años desfavorables se incrementaran hasta un 50%. Sin embargo, la presencia de años con temperaturas elevadas generaría no solamente fluctuaciones drásticas, sino que de incrementarse su frecuencia más allá del 50%, podrían poner a la población bajo considerable riesgo de desaparición. Si se incrementara paulatinamente la temperatura año con año, tal como lo predicen los supuestos del cambio climático global, el escenario que promovería la extirpación de esta población no sería tan improbable. De cualquier forma, un incremento de este tipo en las temperaturas anuales parece poco realista a corto plazo. Por otro lado, es más factible considerar al crecimiento de la industria alrededor de las ciudades de Córdoba y Orizaba, como la principal amenaza para la población, sobre todo si se llegara a modificar drásticamente el uso del suelo en el Cerro Buenavista (en el que se ubica la zona de estudio), que es propiedad de una compañía cementera.

Debido a la aparente estabilidad de esta población de *Xenosaurus grandis*, se sugiere que sea considerada como un foco de conservación para esta especie endémica no solamente del país

sino de la región (King y Thompson 1968, Ballinger et al. 2000b), sobre todo tomando en cuenta el grado de deterioro ambiental de los alrededores de Cuautlapan debido a la intensa actividad industrial que se desarrolla en la zona. Con base en observaciones personales e intensivas de los alrededores del sitio de estudio, es probable que esta población sea una de las muy pocas que quedan de esta especie.

Capítulo IV

Exploración del Continuo “Rápido-Lento”

4.1. Introducción

A lo largo del desarrollo de la teoría de historias de vida, diversas propuestas han buscado llegar a generalizaciones con respecto a los distintos tipos de historias de vida que se esperaría que la evolución promoviera bajo determinadas circunstancias. Cada una de estas propuestas centra su atención en un factor selectivo particular al que se sugiere como promotor evolutivo de un determinado conjunto de características de historias de vida, como es el caso del factor densidad en el modelo de selección $r - K$ (MacArthur y Wilson 1967), o del factor estocasticidad ambiental en el caso del modelo del “mejor apostador” (Murphy 1968). Estos modelos, una vez desarrollados en el nivel teórico, se han intentado probar empíricamente en mayor o menor grado con distintos grupos de organismos (Roff 1992, Stearns 1992, Morales 1999).

Charnov (1990, 1991a, 1991b), Charnov y Berrigan (1990) y Promislow y Harvey (1990) demostraron que en diversas especies de aves y mamíferos existe una correlación entre la mortalidad de los adultos y otras variables de historias de vida, como la fecundidad y la edad a la madurez. De manera general, la mortalidad en las categorías reproductoras presenta una relación negativa con la edad a la madurez y una relación positiva con la fecundidad. De aquí se desprenden dos predicciones principales: en primer lugar, entre mayor sea la intensidad de la mortalidad adulta que experimenten las poblaciones, la selección natural tenderá a favorecer

una menor edad a la primera reproducción; en segundo lugar, a mayor mortalidad adulta, deberá favorecerse una mayor asignación de recursos hacia la reproducción. Derivado de estas relaciones y consecuentes predicciones, se ha enunciado la teoría del continuo “rápido-lento” en la evolución de historias de vida, en donde se sugiere que el factor selectivo capaz de promover el surgimiento de un conjunto particular de atributos de historias de vida es la intensidad de la mortalidad en los adultos (Saether 1988, Charnov 1990, 1991a, 1991b, Promislow y Harvey 1990). Según esta teoría, las poblaciones que sufran un alto índice de mortalidad en las categorías adultas, llevarán a la evolución de características de historias de vida asociadas a formas de vida “rápidas”: madurez temprana, alta fecundidad, tasas de crecimiento corporal aceleradas y corta duración de la vida (Tabla 4.1). En el otro extremo del continuo se ubicarán aquellas especies que experimenten baja mortalidad adulta y que, en consecuencia, llevarán a la evolución de ciclos de vida “lentos”: madurez tardía, baja fecundidad con un número menor de eventos reproductores, bajas tasas de incremento corporal y mayor longevidad (Tabla 4.1). La reciente discusión que ha generado la propuesta de este continuo “rápido-lento” incluye algunos trabajos que apoyan su existencia en plantas (Franco y Silvertown 1996), aves (Saether 1988, Saether y Bakke 2000), mamíferos (Promislow y Harvey 1990) y en algunas especies de avispas parasitoides (Blackburn 1991).

Tabla 4.1. Resumen de las predicciones derivadas de la hipótesis del continuo “rápido-lento”.

Mortalidad adulta	Historia de vida
<i>Baja</i>	Extremo “ <i>lento</i> ”: Madurez tardía Bajas tasas de crecimiento corporal Baja fecundidad Mayor longevidad
<i>Alta</i>	Extremo “ <i>rápido</i> ”: Madurez temprana Altas tasas de crecimiento corporal Alta fecundidad Menor longevidad

La hipótesis del continuo “rápido-lento” también se ha puesto a prueba con especies de lagartijas, generando evidencias contradictorias. Por un lado, Bauwens y Díaz-Uriarte (1997), al examinar ciertos atributos de historias de vida en especies de la familia Lacertidae, encontraron una relación positiva entre la mortalidad y la edad a la madurez, contradiciendo la propuesta del continuo “rápido-lento”. Por otro lado, Clobert y colaboradores (1998), utilizando datos de sobrevivencia adulta, edad a la madurez y fecundidad de noventa especies de lagartijas pertenecientes a diversas familias, pusieron a prueba las relaciones hipotéticas que entre estas variables deberían ocurrir de acuerdo con el continuo “rápido-lento”. Los autores encontraron que efectivamente la mortalidad en los adultos presentó una relación positiva con la fecundidad y una relación negativa con la edad a la madurez, apoyando la hipótesis del continuo “rápido-lento” en la evolución de historias de vida de lagartijas. Sin embargo, la exploración de Clobert et al. (1998) no incluyó ninguna especie del clado Anguimorpha, grupo taxonómico conformado exclusivamente por especies de vida larga y madurez tardía, razón por la cual sus resultados no pueden considerarse del todo representativos de lo que sucede en lagartijas, al estar sesgados hacia especies de vida corta y madurez temprana.

Los hallazgos contradictorios referidos en el párrafo anterior enfatizan la necesidad de evaluar de manera más completa la validez de la hipótesis del continuo “rápido-lento” en especies de lagartijas; asimismo, sugieren las siguientes preguntas: ¿es posible que la intensidad de la mortalidad adulta promueva la evolución correlacionada de caracteres de historia de vida dentro de ciertas familias de lagartijas, mientras que en otras no?, ¿las estrategias de historias de vida del grupo Anguimorpha se ajustan a las predicciones del modelo del continuo “rápido-lento”?, ¿a nivel general, puede asociarse la mortalidad adulta con las estrategias de historias de

vida que predice el continuo “rápido-lento” en el grupo de las lagartijas (i.e., en el suborden Sauria)?, ¿se cumplirán las predicciones de este modelo teórico independientemente de las relaciones filogenéticas entre taxa?. Estas son las preguntas que serán abordadas en este capítulo.

Diversas investigaciones han documentado que las poblaciones de lagartijas que habitan en localidades situadas a latitudes o altitudes elevadas tienen mayores tasas de sobrevivencia, tanto en las etapas juveniles como en las adultas, en comparación con poblaciones ubicadas a menores altitudes o latitudes (Tinkle 1969, Pianka 1970a, Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1979). Para explicar este fenómeno, se ha argumentado que la mortalidad de las lagartijas es considerablemente menor durante periodos de inactividad (temporadas secas o frías) en comparación con la intensidad de la mortalidad que se registra en épocas de elevada actividad (temporadas húmedas o cálidas), a causa de que en estas últimas, las lagartijas sufren un mayor riesgo de morir al estar expuestas a los depredadores por más tiempo (Rose 1981). En lugares de mayor latitud o altitud (e.g., zonas templadas) el periodo de tiempo favorable para el desarrollo de las actividades fundamentales de las lagartijas (apareamientos, interacciones sociales, forrajeo, etc.) es considerablemente más corto en comparación con lugares de menor altitud o latitud (e.g., zonas tropicales). Por las razones anteriores, puede esperarse que en localidades situadas a mayores altitudes o latitudes la mortalidad en los adultos sea más baja, mientras que en lugares ubicados a menores altitudes o latitudes, donde las lagartijas pueden mantenerse activas una mayor cantidad de tiempo, la mortalidad en los adultos será significativamente más alta (Adolph y Porter 1993, 1996). De existir un gradiente en las tasas de mortalidad (tanto juvenil como adulta) con respecto a las altitudes o latitudes de las localidades en las que habitan, podría esperarse que en poblaciones de lagartijas de zonas

templadas evolucionen características de historias de vida correspondientes al extremo “lento” del continuo, mientras que en ambientes tropicales las poblaciones de lagartijas desarrollarán atributos de historias de vida correspondientes al extremo “rápido” del continuo. La propuesta concreta que se deriva de todo lo anterior es una relación entre la hipótesis del continuo “rápido-lento” y la distribución latitudinal o altitudinal de poblaciones de diferentes especies de lagartijas (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Relación propuesta en esta investigación entre latitud-altitud, duración del periodo de actividad, intensidad de mortalidad adulta y los extremos del continuo “rápido-lento” en poblaciones de lagartijas.

Latitud/Altitud	Duración del periodo de actividad	Mortalidad adulta	Historia de vida
Mayor (Zonas templadas estacionales)	Corto	Baja	Extremo “ <i>lento</i> ”: Madurez tardía Bajas tasas de crecimiento corporal Baja fecundidad Mayor longevidad
Menor (Zonas tropicales no estacionales)	Largo	Alta	Extremo “ <i>rápido</i> ”: Madurez temprana Altas tasas de crecimiento corporal Alta fecundidad Menor longevidad

Una forma de evaluar la existencia del continuo “rápido-lento” ha sido mediante la verificación de una correlación negativa entre la mortalidad en estadios adultos y la edad a la madurez, así como verificando una correlación positiva entre la mortalidad de los adultos y la fecundidad dentro de determinado grupo taxonómico (Promislow y Harvey 1990, Blackburn 1991, Clobert et al. 1998). Franco y Silvertown (1996) propusieron otra manera de evaluarlo, utilizando el análisis de elasticidad que se desprende del análisis de matrices de proyección poblacional, y el triángulo demográfico en el que pueden clasificarse a las poblaciones dependiendo de qué

proceso demográfico (fecundidad, crecimiento o sobrevivencia) es maximizado en su dinámica poblacional (de Kroon et al. 1986, Silvertown y Franco 1993, Silvertown et al. 1993, Caswell 2001)¹. Estos autores encontraron que diversas especies de plantas ubicadas en el extremo “rápido” del continuo “rápido-lento” se sitúan dentro del triángulo demográfico cerca del vértice de fecundidad, mientras que las especies asociadas al extremo “lento” del continuo se sitúan cerca del vértice de la permanencia (sobrevivencia sin crecimiento). Este tipo de enfoque, que combina el análisis demográfico y de elasticidad con la ordenación gráfica de las poblaciones de acuerdo con la contribución relativa de los componentes de la adecuación (crecimiento, sobrevivencia y reproducción) no ha sido implementado aún con vertebrados terrestres para evaluar la hipótesis del continuo “rápido-lento”. De acuerdo con la relación que se hipotetiza entre el continuo “rápido-lento” y el gradiente altitudinal-latitudinal en las tasas de sobrevivencia de lagartijas, se puede esperar que las poblaciones de zonas tropicales (donde evolucionarían historias de vida “rápidas”) se ubiquen en el triángulo demográfico cerca del vértice de la fecundidad, mientras que las especies de lagartijas de zonas templadas (donde evolucionarían historias de vida “lentas”) deberán situarse cerca del vértice de la permanencia.

Los objetivos del presente capítulo son: 1) explorar la hipótesis del continuo “rápido-lento” con especies de lagartijas; 2) determinar la ubicación de *Xenosaurus grandis* en este continuo en relación con otras especies de lagartijas pertenecientes a diversos géneros y familias; 3) evaluar el papel de las relaciones filogenéticas entre las especies en la posición relativa de éstas dentro del continuo “rápido-lento”; 4) explorar la posible relación entre el continuo “rápido-lento” y un gradiente de latitud o altitud (zonas templadas vs. tropicales) en las tasas de sobrevivencia de estos organismos; y 5) verificar la existencia del continuo “rápido-lento” y su relación con el

¹ El análisis de elasticidad y el triángulo demográfico se describen con detalle en el Capítulo III.

gradiente altitudinal-latitudinal dentro del género *Xenosaurus*. Las hipótesis particulares (correspondientes a cada uno de los objetivos mencionados) que se ponen a prueba en este capítulo son las siguientes: 1) se espera encontrar un continuo “rápido-lento” de historias de vida en especies de lagartijas, resultado del impacto de las diferencias en la intensidad de la mortalidad en adultos. 2) Debido a que la población bajo estudio de *Xenosaurus grandis* habita en un ambiente tropical, pero un tanto estacional en cuanto a temperatura, precipitación y disponibilidad de alimento, se predicen valores intermedios con respecto a la duración de la estación de actividad y por lo tanto para la mortalidad adulta, por lo que su posición en el continuo “rápido-lento” deberá ser asimismo intermedia en relación con otras especies de lagartijas de ambientes tropicales no estacionales (cuya posición en el continuo estará en el extremo “rápido”) o de ambientes templados (cuya posición estará en el extremo “lento”). 3) Las predicciones del modelo del continuo “rápido-lento” se cumplirán una vez que se remuevan los efectos filogenéticos (i.e., las historias de vida en lagartijas han sido moldeadas en mayor proporción por factores ecológicos). 4) Las especies de lagartijas habitantes de regiones localizadas en bajas altitudes o latitudes (tropicales no estacionales), para las que se predice una alta mortalidad adulta, estarán ubicadas en el extremo “rápido” del continuo “rápido-lento”. Por otro lado, las especies de lagartijas que habitan regiones localizadas en altas altitudes o latitudes (zonas templadas), en donde se predice una baja mortalidad adulta, estarán situadas en el extremo “lento” del continuo. 5) El continuo “rápido-lento” y su relación con el gradiente altitudinal-latitudinal se verificará dentro del género *Xenosaurus*.

4.2. Métodos

4.2.1. Exploración de la Hipótesis del Continuo “Rápido-Lento” en Diversas Especies de Lagartijas con Énfasis en la Posición Relativa de *Xenosaurus grandis* dentro del Continuo

Se utilizó información sobre 89 especies de lagartijas de los grupos Iguania y Scleroglossa, de las cuáles existían datos con respecto a seis variables de historias de vida: sobrevivencia en los adultos, talla adulta, talla a la madurez, edad a la madurez, tamaño de camada y número de camadas por estación reproductiva (Tabla 4.3). Esta información proviene del trabajo de Clobert y colaboradores (1998), del que se omitieron tres especies para las que no se contó con los datos completos. Además, se agregaron datos de dos especies: *Xenosaurus grandis* y *X. platyceps*, cuyos valores de las variables mencionadas se obtuvieron de Ballinger et al. (2000a), de los resultados de la presente investigación y de un estudio con *X. platyceps* que se encuentra actualmente en desarrollo (Rojas-González com. pers.).

Para analizar los patrones de relación y agrupación de estas especies con base en las seis características de historias de vida consideradas, se aplicó primeramente un análisis de componentes principales (ACP) con la finalidad de comprobar la dimensionalidad real de los datos (i.e., verificar si la mayor parte de la varianza contenida en los datos puede expresarse en un número menor de variables subyacentes denominadas componentes principales; Johnson 1998, Hair et al. 1999) y para observar de manera gráfica las relaciones entre las variables de historias de vida consideradas, así como el patrón de distribución de estas especies de lagartijas a lo largo de dos o tres componentes principales. En seguida se utilizó un análisis de factores

(*AF*) para verificar la asociación de las especies con un número reducido de factores (dos o tres). El *AF* identifica la estructura de correlación entre las seis variables utilizadas y la expresa en un número reducido de variables subyacentes no observables denominadas factores. La determinación del número de factores se basa en el número de componentes principales en los que es posible reducir las variables originales (por esta razón debe aplicarse previamente un análisis de componentes principales). Los factores pueden tener una interpretación real, de tal manera que la distribución de las especies a lo largo de los ejes definidos por dos o tres factores puede asociarse a posibles causas biológicas relacionadas con cada uno de tales factores subyacentes (Johnson 1998, Hair et al. 1999). La estructura de factores resultante, así como la asociación de las especies consideradas con los factores, se analizaron en el contexto de la hipótesis del continuo “rápido-lento”. En los dos métodos multivariados aplicados (*ACP* y *AF*) se hace especial énfasis en la ubicación de *Xenosaurus grandis*.

Tabla 4.3. Ochenta y nueve especies de lagartijas y sus correspondientes valores de: sobrevivencia en los adultos (Sobrev.), talla promedio de las hembras adultas en mm (LHC-adul), talla a la madurez en mm (LHC-madur), edad a la madurez en meses (Edad-madur), tamaño de camada en número de crías o huevos (Tcamada) y número de camadas por estación reproductiva (camad*año). Las referencias originales pueden obtenerse de Clobert et al. (1998).

	Especie	Sobrev.	LHC-adul	LHC-madur	Edad-madur	Tcamada	camad*año
1	<i>Anolis acutus</i>	0.37	42	36	12	1	6
2	<i>Anolis cupreus</i>	0.01	39	35	4	1	18
3	<i>Anolis intermedius</i>	0.01	47	38	4	1	11
4	<i>Anolis limifrons</i>	0.01	44	39	4	1	18
5	<i>Anolis roquet</i>	0.12	52.3	46	10.6	1	23.6
6	<i>Anolis tropidolepis</i>	0.04	52	42	9	1	12
7	<i>Polychrus acutirostris</i>	0.61	125	96	9	17.9	1
8	<i>Ctenosaura similis</i>	0.78	275	191	22	43.4	1
9	<i>Sauromalus obesus</i>	0.8	148	137.5	48	7.35	1
10	<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	0.85	279	252	41	2.5	1
11	<i>Cyclura pinguis</i>	0.9	468	375	96	14	1
12	<i>Cyclura stejnegeri</i>	0.9	475	375	72	12	1
13	<i>Cyclura carinata</i>	0.9	225	190	72	4.3	1
14	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.66	120	110	32	5.5	1

	Especie	Sobrev.	LHC-adul	LHC-madur	Edad-madur	Tcamada	camad*año
15	<i>Gambelia wislizenii</i>	0.51	107	88.6	21.5	5.9	1
16	<i>Crotaphytus collaris</i>	0.48	96	92	10	7.55	2
17	<i>Holbrookia maculata</i>	0.29	55	49.7	10.3	5.21	2.5
18	<i>Holbrookia propinqua</i>	0.08	50	44	10	3.1	3
19	<i>Cophosaurus texanus</i>	0.25	58	45	10	4.25	3
20	<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	0.5	77	72	22	6.7	2
21	<i>Sceloporus occidentalis</i>	0.7	84	70	22	11.2	1
22	<i>Sceloporus undulatus</i>	0.27	63.7	55	14	8.5	2.7
23	<i>Sceloporus virgatus</i>	0.5	57	47	10	9.5	1
24	<i>Sceloporus olivaceus</i>	0.16	96	80	10	16.5	3
25	<i>Sceloporus jarrovi</i>	0.36	68	53	5	6.3	1
26	<i>Sceloporus poinsetti</i>	0.53	104	86	17	10.4	1
27	<i>Sceloporus grammicus</i>	0.3	55	40	5	6.17	1
28	<i>Sceloporus scalaris</i>	0.25	54	40.5	7	8.65	1.2
29	<i>Sceloporus magister</i>	0.51	92	80.5	22	6.6	1.5
30	<i>Sceloporus clarki</i>	0.5	101	90	22	19.1	1
31	<i>Sceloporus graciosus</i>	0.53	57.8	51	25	5	1.33
32	<i>Sceloporus merriami</i>	0.32	50	44	11	4.5	2
33	<i>Sceloporus variabilis</i>	0.01	63	44	4	3	5
34	<i>Urosaurus ornatus</i>	0.32	49	41.2	10.2	7.5	2
35	<i>Uta stansburiana</i>	0.25	44.7	38.5	9.2	3.62	3
36	<i>Basiliscus basiliscus</i>	0.4	160	135	20	10	6
37	<i>Ctenophorus ornatus</i>	0.5	75	69	9	3.75	2
38	<i>Ctenophorus fordii</i>	0.13	55.9	48	9	2.2	3
39	<i>Japalura swinhornis</i>	0.17	70	54	12	4.27	2
40	<i>Draco volans</i>	0.2	85	76	7	7	1
41	<i>Chamaleo pumilus</i>	0.65	75	50	5	11	4
42	<i>Uromastix acanthiburus</i>	0.65	215	195	48	13	1
43	<i>Diplodactylus damaeus</i>	0.33	57	51	5.7	2	2
44	<i>Diplodactylus tessellatus</i>	0.18	58	52	7.5	2	2
45	<i>Oedura reticulata</i>	0.82	64.4	60.9	56	2	1
46	<i>Gehyra variegata</i>	0.76	53.7	48.9	28.7	1	2
47	<i>Heteronotia bincai</i>	0.28	52	48	9	2	2
48	<i>Lygodactylus conraui</i>	0.01	32	28	4	2	12
49	<i>Gonatodes aldogularis</i>	0.01	42	35	5	2	12
50	<i>Coleonyx variegatus</i>	0.06	62	52	10	2	3
51	<i>Eumeces fasciatus</i>	0.45	72	64	22	9.1	1
52	<i>Eumeces obsoletus</i>	0.5	120	105	32	11.5	1
53	<i>Eumeces okadae</i>	0.73	79	72	24	7.6	0.5
54	<i>Panapsis kitsoni</i>	0.1	46	42	6	1.9	8
55	<i>Panapsis nimbaensis</i>	0.1	45	41	6	2.5	5
56	<i>Lerista punctator vittata</i>	0.96	90.5	84	24	1	2.7
57	<i>Lerista xanthura</i>	0.82	46	50	12	1	2
58	<i>Eremiascincus richardsoni</i>	0.87	94.6	75	24	1	4
59	<i>Dasia smaragdina</i>	0.5	93	82	11	2.2	1
60	<i>Mabuya affinis</i>	0.1	64	56	6	2.7	8
61	<i>Mabuya buettneri</i>	0.01	83	76	7	8.4	1.6
62	<i>Mabuya fasciata</i>	0.5	121	112	9	7	1
63	<i>Mabuya maculilabris</i>	0.1	65	58	6	5.5	5.53

	Especie	Sobrev.	LHC-adul	LHC-madur	Edad-madur	Tcamada	camad*añ
64	<i>Mabuya varia</i>	0.1	64	50	8	9.1	1
65	<i>Emoia atrocostata</i>	0.3	90	80	9	2	3
66	<i>Scincella lateralis</i>	0.41	45	35	9	2.5	2
67	<i>Morethia boulengeri</i>	0.16	51	44	6.5	2.7	3
68	<i>Takydromus tachydromoides</i>	0.36	49	43	10	3.6	2.5
69	<i>Lacerta vivipara</i>	0.52	56.6	44.2	26.8	6	1
70	<i>Acanthodactylus dumerili</i>	0.01	47	40	7	1.5	5
71	<i>Acanthodactylus pardalis</i>	0.41	56	53	22	2.5	1
72	<i>Eremias olivieri</i>	0.24	37	33	8	1.9	2
73	<i>Ichmotropis capensis</i>	0.01	55	48	7	6	2
74	<i>Lacerta viridis</i>	0.6	92.2	86.1	27	5.14	1.19
75	<i>Lacerta agilis</i>	0.57	68.4	62	33	6.2	1
76	<i>Lacerta lepida</i>	0.83	165.6	150	30	11.2	1
77	<i>Podarcis bocagei</i>	0.75	57.4	50	19	2.01	2
78	<i>Podarcis muralis</i>	0.26	63.5	54	22	5.75	2.5
79	<i>Podarcis sicula</i>	0.19	64.7	50	10	5	3
80	<i>Podarcis tantica</i>	0.8	58	54	22	4.8	1
81	<i>Cnemidophorus inornatus</i>	0.2	57	50	10	2.9	3
82	<i>Cnemidophorus sexlineatus</i>	0.41	73	55	10	2.1	2
83	<i>Cnemidophorus scalaris</i>	0.37	77	61	10	3.32	3
84	<i>Cnemidophorus deppei</i>	0.01	70	59	5	2.8	6
85	<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.52	82.3	71.5	18	3.06	3
86	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	0.01	42	37	7	1.9	3
87	<i>Xantusia vigilis</i>	0.8	44	39	33	1.9	1
88	<i>Xenosaurus platyceps</i>	0.91	109.5	100	48	2.33	1
89	<i>Xenosaurus grandis</i>	0.75	114	100	35	5.1	0.5

4.2.2. Evaluación de los Efectos Filogenéticos en la Posición de las Especies de Lagartijas a lo Largo del Continuo “Rápido-Lento”

Además de realizar los análisis multivariados (mencionados en la sección anterior) con los datos crudos de las seis características de historias de vida consideradas, también se aplicaron sobre los datos modificados, removiendo el efecto de la filogenia tal como se explica a continuación. Para eliminar los efectos de las relaciones filogenéticas entre las especies de los

atributos de historias de vida considerados², se utilizó el método de *autocorrelación filogenética* propuesto por Cheverud y Dow (1985) y por Cheverud et al. (1985). Esta técnica permite cuantificar la proporción de la variación en las características que es explicada por las relaciones filogenéticas y aquella proporción que puede ser atribuida a evolución independiente. El modelo está representado por:

$$y = \rho W y + e$$

donde y es un vector de los valores observados de los atributos fenotípicos, ρ es el coeficiente de autocorrelación filogenética, W es una matriz de similitudes filogenéticas, y e es un vector de residuales. En este modelo, $\rho W y$ representa el *componente filogenético* (proporción del atributo que corresponde a la historia evolutiva del grupo) y e corresponde al *componente específico* (proporción que puede ser considerada como resultado de la evolución independiente del arrastre filogenético). El coeficiente de autocorrelación filogenética (ρ) estima el grado de inercia filogenética en los atributos y puede tomar valores entre -1 y $+1$; un valor igual a $+1$ indica constancia filogenética, un valor igual a 0 implica que no hay efecto filogenético en el atributo en cuestión y un valor de -1 indica que las especies más cercanas presentan las mayores diferencias en el atributo. De este modelo también puede derivarse un estimado de R^2 , que es la proporción de varianza del carácter que es explicada por la filogenia, de tal forma que:

$$R^2 = 1 - (\text{varianza de los errores} / \text{varianza de } y)$$

La expresión *varianza de los errores* se refiere a la varianza del modelo de autocorrelación, mientras que la *varianza de y* es la variabilidad natural de la variable y de interés.

² Una evaluación profunda de los efectos filogenéticos en caracteres de historias de vida de *Xenosaurus grandis* se presenta en el Capítulo V, en el que se explican con más detalle las técnicas desarrolladas para eliminar los efectos de las relaciones filogenéticas.

La filogenia de las 89 especies analizadas que sirvió como base para la aplicación del método de autocorrelación filogenética se construyó con base en las filogenias reportadas en los trabajos de Clobert et al. (1998), Pianka y Vitt (2003) y Nieto-Montes de Oca (en preparación). El apéndice B muestra dicha filogenia. Se asumió un modelo de movimiento Browniano (Morales 2000a) y las longitudes de las ramas se asignaron de acuerdo con los métodos propuestos por Björklund (1997) y Vitt et al. (1999). Como ya se dijo, los análisis multivariados (*ACP* y *AF*) fueron aplicados, en primer lugar, a los valores crudos de las seis características de historias de vida consideradas (sin eliminar los efectos históricos; sección 4.2.1) y, en segundo lugar, a los valores específicos (vectores e derivados del modelo de autocorrelación filogenética) libres de arrastre filogenético.

4.2.3. Exploración de la Relación entre el Continuo “Rápido-Lento” y un Gradiente de Distribución Altitudinal-Latitudinal en Especies de Lagartijas

Se utilizaron los métodos propuestos por Franco y Silvertown (1996), que consisten en el cálculo de las matrices de elasticidad a partir del análisis demográfico y en la ubicación de las poblaciones en el triángulo demográfico de acuerdo a la contribución relativa de los diferentes procesos demográficos (crecimiento, reproducción y permanencia) a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon et al. 1986, Silvertown y Franco 1993, Silvertown et al. 1993, Caswell 2001). Esto se realizó con la finalidad de explorar la hipótesis del continuo “rápido-lento” y su probable relación con un gradiente en la distribución altitudinal-latitudinal de especies de lagartijas. Para ello, se construyeron matrices de transición de 21 especies de lagartijas pertenecientes a siete familias, derivadas de análisis demográficos previos en los que se

reportaron tablas de vida. En la mayoría de los casos las matrices de transición se elaboraron a partir de las tablas de vida mediante las fórmulas propuestas por Caswell (2001). Debido a que las entradas de las matrices correspondientes a la permanencia (sobrevivencia sin crecimiento) y al crecimiento (sobrevivencia con progresión a una categoría superior) no son independientes, el número de categorías que se utilizan para describir el ciclo de vida de las especies influye en la contribución relativa que hacen estos dos procesos a la tasa de crecimiento poblacional (i.e., afectan las elasticidades por proceso demográfico) (Enright et al. 1995). Debido a ello, todas las matrices (incluyendo la correspondiente a *Xenosaurus grandis*) se construyeron a una misma dimensión, de tal modo que los ciclos de vida se representaron por tres categorías de estado (i.e., matrices de dimensión 3×3). De esta manera, los resultados de los análisis de elasticidad aplicados a diferentes especies, son comparables (Enright et al. 1995, Oli y Dobson 2003).

La tabla 4.4. muestra las 22 especies consideradas (tomando en cuenta también a *X. grandis*). Se incluyó también una especie aún no descrita de *Xenosaurus* que se distribuye al noreste del estado de Querétaro, de la cuál se está llevando a cabo un análisis demográfico (Zamora-Abrego, datos no publicados). En esta misma tabla se incluyen los datos correspondientes a sobrevivencia adulta, latitud y altitud de cada una de las poblaciones.

Tabla 4.4. Veintidós especies para las que se elaboraron matrices de transición. Entre paréntesis se muestran las siglas que servirán para identificar a cada una de ellas. La elevación está dada en metros sobre el nivel del mar.

Especie	Latitud	Altitud	Mortalidad adulta	Fuente
<i>Anolis nebulosus</i> (AN)	19° 30' N	150	0.865	Ramírez-Bautista 1995
<i>Aspidoscelis cozumela</i> (AC)	20° 30' N	0	0.5	Hernández-Gallegos en preparación
<i>Basiliscus basiliscus</i> (BB)	10° 51' N	350	0.677	Van Devender 1982a
<i>Holbrookia maculata</i> (HM)	41° 34' N	1500	0.592	Jones y Ballinger 1987
<i>Holbrookia propinqua</i> (HP)	26° 04' N	0	0.859	Judd 1976
<i>Lacerta vivipara</i> (LV)	48° N	125	0.55	Sorci et al. 1996
<i>Sauromalus obesus</i> (SO)	33° 38' N	550	0.284	Abts 1987
<i>Sceloporus bicanthalis</i> (SB)	19° 08' N	4200	0.824	Rodríguez-Romero 2004
<i>Sceloporus clarki</i> (SC)	33° 51' N	1077	0.537	Tinkle y Dunham 1986
<i>Sceloporus graciosus</i> (SGR)	37° 20' N	1950	0.24	Tinkle et al. 1993
<i>Sceloporus grammicus</i> (SGM)	23° 20' N	2200	0.756	Ortega-Rubio et al. 1999a
<i>Sceloporus jarrovi</i> (SJ)	31° 54' N	1675	0.656	Ballinger 1973
<i>Sceloporus poinsetti</i> (SP)	31° 19' N	1675	0.49	Ballinger 1973
<i>Sceloporus scalaris</i> (SS)	23° 20' N	2200	0.802	Ortega-Rubio et al. 2000
<i>Sceloporus undulatus</i> (SU)	33° 31' N	350	0.719	Parker 1994
<i>Uma exsul</i> (UE)	25° 28' N	1100	0.667	Gadsden et al. 2001
<i>Urosaurus ornatus</i> (UO)	33° 51' N	1077	0.556	Tinkle y Dunham 1983
<i>Uta stansburiana</i> (US)	31° 51' N	750	0.855	Tinkle 1967
<i>Xenosaurus newmanorum</i> (XN)	21° 24' N	1035	0.29	Lemos-Espinal et al. 2003c
<i>Xenosaurus platyceps</i> (XP)	23° 36' N	1460	0.111	Rojas-González en preparación
<i>Xenosaurus sp. nov.</i> (XQ)	21° 10' N	1184	0.21	Zamora-Abrego en preparación
<i>Xenosaurus grandis</i> (XG)	18° 52' N	1000-1200	0.25	Esta investigación

A partir de las matrices de transición elaboradas (todas de dimensión 3×3), se calcularon las matrices de elasticidad con la finalidad de estimar la importancia relativa de cada proceso demográfico (crecimiento, permanencia y fecundidad) para la tasa de crecimiento poblacional. Los valores de elasticidad por proceso demográfico correspondientes a *X. grandis* se calcularon a partir de una matriz promedio de las cuatro transiciones anuales analizadas en esta investigación. Posteriormente, estas contribuciones relativas fueron graficadas en el espacio

triangular denominado “triángulo demográfico” en el que cada eje corresponde a uno de los tres procesos demográficos (Silvertown y Franco 1993, Silvertown et al. 1993). Según los resultados de Franco y Silvertown (1996), en este triángulo las poblaciones se ordenan de acuerdo con su posición relativa dentro del continuo “rápido-lento”, de tal forma que aquellas con ciclos de vida “lentos” se ubican cerca del vértice de permanencia, mientras que aquellas con formas de vida “rápidas” se sitúan cerca del vértice de fecundidad (Figura 4.1; Franco y Silvertown 1996). En este caso, se espera una distribución continua, desde especies con muy baja mortalidad adulta (e.g., *Xenosaurus platyceps*), hasta aquellas con elevada mortalidad en los adultos (e.g., *Anolis nebulosus*) (Tabla 4.4). Asimismo, bajo la hipótesis de que existe una relación entre el continuo “rápido-lento” y la distribución geográfica de poblaciones de lagartijas, aquellas que habitan regiones a mayores altitudes o latitudes (zonas templadas) deberán encontrarse cerca del vértice de permanencia, mientras que aquellas que viven en zonas de baja altitud o latitud (zonas tropicales no estacionales) deberán situarse cerca del vértice de fecundidad en el triángulo demográfico (Figura 4.1). En este otro caso, las especies de lagartijas deberán situarse a lo largo de un continuo determinado por su ubicación geográfica (tomando en cuenta tanto la altitud como la latitud), desde las especies que viven al nivel del mar y/o relativamente cerca del Ecuador (e.g., *Basiliscus basiliscus*), hasta aquellas que habitan lugares de alta elevación y/o a latitudes considerables (e.g., *Lacerta vivipara*) (Tabla 4.4, Figura 4.1).

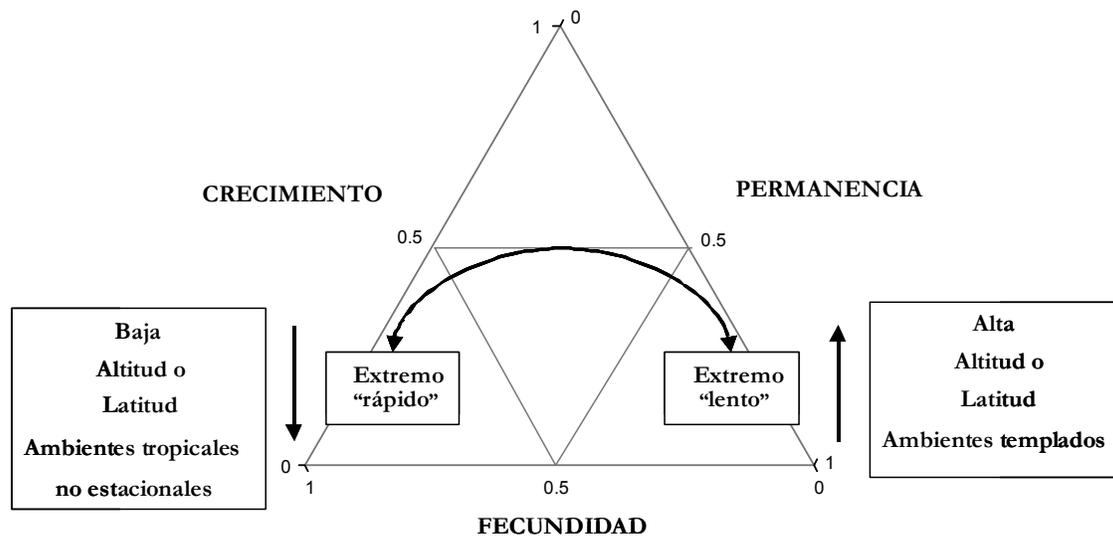


Figura 4.1. Representación teórica en el triángulo demográfico del continuo “rápido-lento” y su posible relación con un gradiente en la distribución latitudinal o altitudinal de poblaciones de diferentes especies de lagartijas.

Para verificar si la ordenación de las 22 especies de lagartijas en el triángulo demográfico tiene alguna relación con su distribución altitudinal y latitudinal, se construyó una medida compuesta que incorpora altitud y latitud (AL), transformando la altitud a unidades de latitud y luego sumando ambas. Esta transformación se llevó a cabo estableciendo arbitrariamente una equivalencia entre altitud y latitud en la que una latitud de 90° es igual a una elevación de 5000 msnm (Tabla 4.5). Se consideró que esta variable AL refleja adecuadamente el gradiente tropical-templado que ocupan las diferentes especies que se incluyeron en el estudio.

Tabla 4.5. Se muestra el valor resultante, para 22 especies de lagartijas, de la variable AL , que combina la altitud y la latitud en las que se localiza cada una de ellas. Entre paréntesis se muestran las siglas que identifican a cada una de las especies. Valores más altos reflejan zonas más templadas (i.e., a mayores altitudes y/o latitudes).

Especie	Variable compuesta de altitud y latitud
<i>Anolis nebulosus</i> (AN)	22.20
<i>Aspidoscelis cozumela</i> (AC)	20.50
<i>Basiliscus basiliscus</i> (BB)	17.15
<i>Holbrookia maculata</i> (HM)	68.57
<i>Holbrookia propinqua</i> (HP)	26.07
<i>Lacerta vivipara</i> (LV)	50.25
<i>Sauromalus obesus</i> (SO)	43.53
<i>Sceloporus bicanthalis</i> (SB)	94.73
<i>Sceloporus clarki</i> (SC)	53.24
<i>Sceloporus graciosus</i> (SGR)	72.43
<i>Sceloporus grammicus</i> (SGM)	62.93
<i>Sceloporus jarrovi</i> (SJ)	62.05
<i>Sceloporus poinsetti</i> (SP)	61.47
<i>Sceloporus scalaris</i> (SS)	62.93
<i>Sceloporus undulatus</i> (SU)	39.82
<i>Uma exsul</i> (UE)	45.27
<i>Urosaurus ornatus</i> (UO)	53.24
<i>Uta stansburiana</i> (US)	45.35
<i>Xenosaurus newmanorum</i> (XN)	40.03
<i>Xenosaurus platyceps</i> (XP)	49.88
<i>Xenosaurus sp. nov.</i> (XQ)	42.48
<i>Xenosaurus grandis</i> (XG)	38.67

Debido a que los valores de elasticidad se derivan de las características demográficas, pueden también estar influidas por efectos filogenéticos, al igual que los caracteres fenotípicos (Oli y Dobson 2003). Por esta razón, se procedió a evaluar la proporción de la varianza en las elasticidades por proceso demográfico que se encuentra explicada por las relaciones filogenéticas entre las especies. Para ello se utilizó una vez más el análisis de autocorrelación filogenética (Cheverud et al. 1985, Cheverud y Dow 1985). La filogenia compuesta utilizada en este caso (Figura 4.2) se construyó con base en la reportada por Clobert et al. (1998), además

de tomar en cuenta la filogenia del género *Sceloporus* (Wiens y Reeder 1997) y las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Xenosaurus* (Nieto-Montes de Oca, en preparación). Una vez más se asumió un modelo de movimiento Browniano y las longitudes de las ramas se asignaron de acuerdo con los métodos propuestos por Björklund (1997) y Vitt et al. (1999).

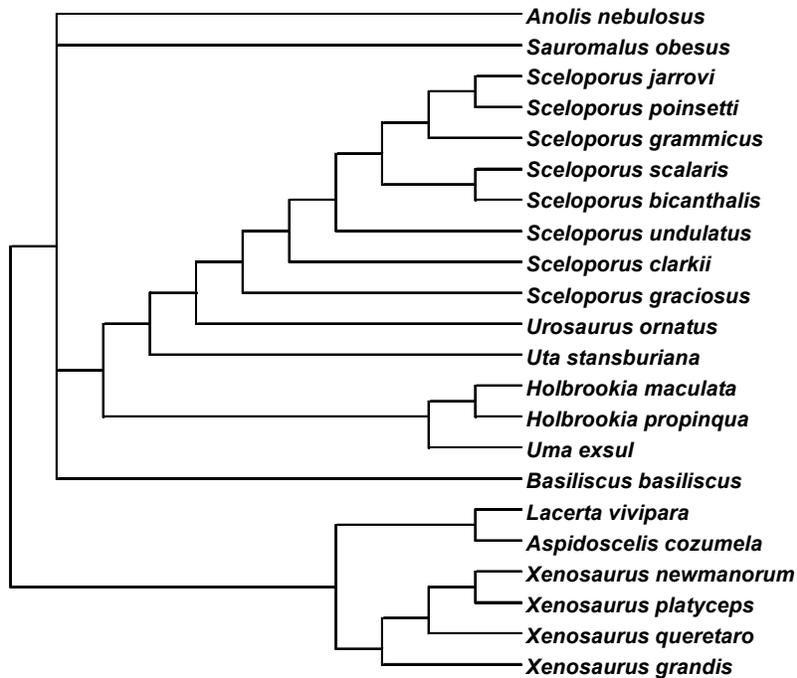


Figura 4.2. Filogenia compuesta utilizada para evaluar la influencia de las relaciones filogenéticas entre las especies sobre los valores de elasticidad por proceso demográfico.

Por último, para verificar a nivel del género *Xenosaurus* la hipótesis del continuo “rápido-lento” y su posible relación con un gradiente de altitud o latitud, se ordenaron en el triangulo demográfico las cuatro especies del género *Xenosaurus* para las que existen valores de elasticidad por proceso demográfico (*X. newmanorum*, *X. platyceps*, *X. grandis* y *X. sp. nov.*). En este caso también se analizaron las relaciones entre la ordenación de estas especies en el triangulo demográfico y la mortalidad adulta que experimenta cada población, así como entre dicha

ordenación gráfica y la variable *AL*. Esto mismo se llevó a cabo con las ocho especies del género *Sceloporus* (*S. bicanthalis*, *S. clarki*, *S. graciosus*, *S. grammicus*, *S. jarrovi*, *S. poinsetti*, *S. scalaris* y *S. undulatus*).

4.3. Resultados

4.3.1. Exploración de la Hipótesis del Continuo “Rápido-Lento” en Diversas Especies de Lagartijas, Antes y Después de Remover Efectos Filogenéticos, con Énfasis en la Posición Relativa de *Xenosaurus grandis* dentro del Continuo

La longitud adulta, la longitud a la madurez, la edad a la madurez y el número de camadas por estación reproductiva de las 89 especies consideradas obtuvieron valores significativos del coeficiente de autocorrelación filogenética de entre 0.67 y 0.77 (Tabla 4.6). Sin embargo, todos los caracteres obtuvieron un valor de $R^2 < 0.27$, lo que indica que la filogenia no puede explicar la mayor parte de la varianza de los caracteres analizados (Tabla 4.6). Esta última parece ser la razón por la cual los métodos multivariados arrojaron resultados similares tanto antes como después de remover los efectos filogenéticos.

Tabla 4.6. Resultados del análisis de autocorrelación filogenética aplicado sobre los seis atributos de historias de vida considerados. Se muestran los coeficientes de autocorrelación filogenética (ρ) y los coeficientes de determinación (R^2). * = Coeficientes de autocorrelación estadísticamente distintos de cero con un nivel de significancia igual a 0.05.

Atributo de historia de vida	ρ	R^2
Sobrevivencia adulta	0.47*	0.082
LHC adulto	0.77*	0.267
LHC a la madurez	0.76*	0.261
Edad a la madurez	0.69*	0.204
Tamaño de camada	0.32*	0.041
Número de camadas	0.67*	0.241

Los análisis de componentes principales (*ACP*) aplicados tanto antes como después de tomar en cuenta la filogenia indicaron que la mayor parte de la variabilidad de los datos puede ser explicada por un número reducido de componentes principales. Los dos primeros componentes principales explicaron el 76.9% y el 74.9% de la varianza antes y después de remover los efectos históricos, respectivamente. La inclusión de un tercer componente principal aumentó el porcentaje de varianza explicada a 91.3% y a 90.4% antes y después del análisis filogenético, respectivamente. Esto implica que la información incluida en las seis características de historias de vida analizadas puede sintetizarse adecuadamente en dos o tres ejes principales. Puede también considerarse que representaciones gráficas de dos y tres dimensiones describen de manera robusta los patrones de distribución y agrupamiento de estas especies de lagartijas (Figura 4.3).

Las especies consideradas presentan un continuo de variación en los rasgos evaluados, desde aquellas que experimentan sobrevivencia adulta muy baja (<0.2) y cuyas demás características pueden asociarse al extremo “rápido” (edad a la madurez menor a un año, tallas menores a los

sesenta milímetros LHC, tanto al alcanzar la madurez como en los adultos, y múltiples camadas pequeñas por estación reproductiva), hasta especies con alta sobrevivencia en los adultos (≥ 0.65) que pueden considerarse representantes del extremo “lento” del continuo (edad a la madurez mayor a los 22 meses, talla adulta >210 mm LHC, talla a la madurez >180 mm LHC y una sola camada por estación reproductiva) (Figura 4.3). Las especies que representan el extremo “rápido” pertenecen a los géneros *Anolis*, *Lygodactylus* y *Gonatodes* (números 2, 4, 5, 48 y 49 en la tabla 4.3 y encerradas dentro de la elipse continua en los dos recuadros de la figura 4.3) que, a su vez, corresponden a dos familias filogenéticamente distantes: Polychrotidae y Gekkonidae. Las especies situadas en el extremo “lento” pertenecen a los géneros *Ctenosaura*, *Amblyrhynchus*, *Cyclura* y *Uromastix* (números 8, 10, 11, 12 y 42 en la tabla 4.3 y encerrados en la elipse discontinua en los dos recuadros de la figura 4.3) que, a su vez, pertenecen a dos diferentes familias (Iguanidae y Agamidae). *Xenosaurus grandis* (número 89), al igual que *X. platyceps* (número 88), se ubica dentro del cuerpo intermedio del continuo, aunque con una mayor tendencia hacia el extremo “lento”.

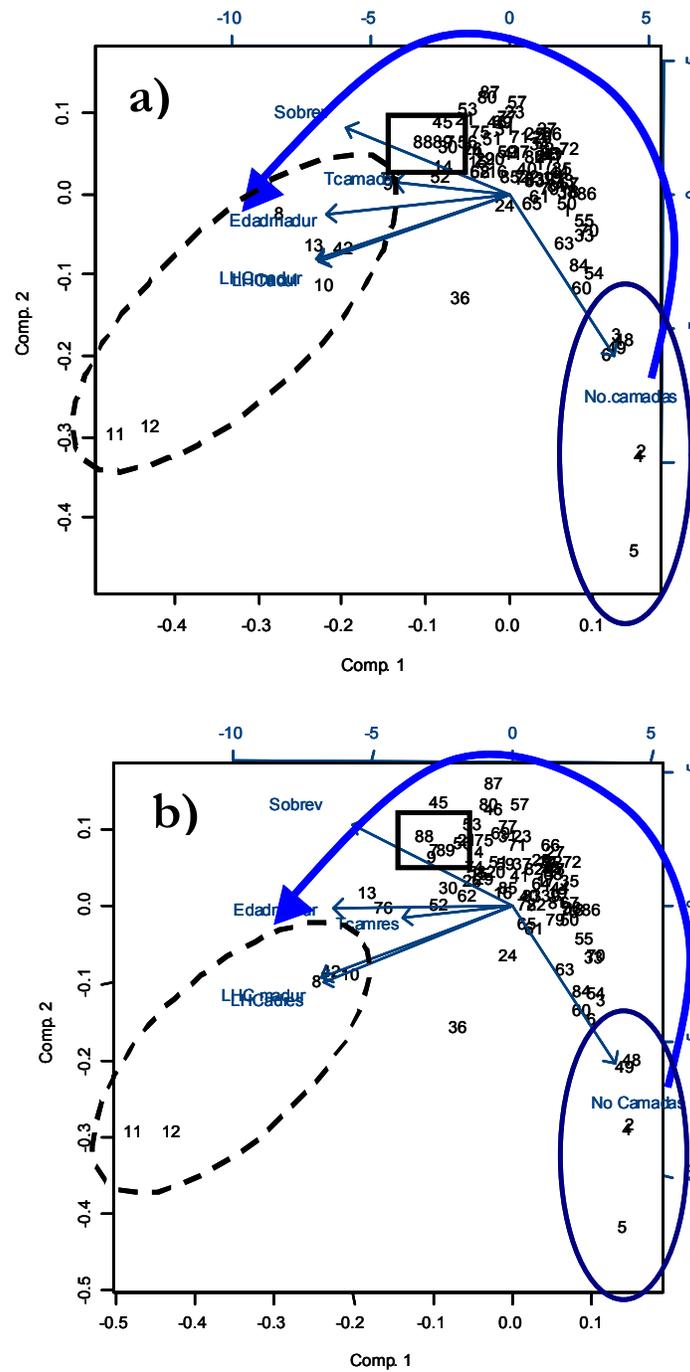


Figura 4.3. Gráfica de las dos primeras componentes principales que incluye 89 especies de lagartijas. Los números representan a las especies de acuerdo con la tabla 4.3. *a)* Antes de remover los efectos filogenéticos; *b)* después de remover los efectos filogenéticos. Los vectores (flechas delgadas) representan atributos de historias de vida. Sobrev = sobrevivencia en los adultos, Tcamada = tamaño de camada, Edad madur = edad a la madurez sexual, LHC madur = talla a la madurez, LHC adul = longitud promedio de las hembras adultas, No.camadas = número de camadas por estación reproductiva. Las especies que corresponden al extremo “lento” se encuentran delimitadas por las elipses discontinuas, mientras que las especies representantes del extremo “rápido” están dentro de las elipses continuas. Las flechas gruesas señalan la dirección del continuo desde “rápido” hasta “lento”. Los cuadrados señalan la posición de *Xenosaurus platyceps* (88) y la de *X. grandis* (89).

Los vectores en los dos recuadros de la figura 4.3 representan atributos de historias de vida y las direcciones en que están trazados reflejan las relaciones entre ellos (i.e., los vectores que apuntan en una misma dirección tienen relaciones positivas entre sí, mientras que aquellos que apuntan en direcciones contrarias tienen relaciones negativas entre sí). De manera general, la sobrevivencia adulta, el tamaño promedio de las hembras reproductoras, el tamaño de camada, la edad y la talla a la madurez, tienen relaciones positivas entre sí (e.g., a mayor sobrevivencia adulta, mayor talla adulta y mayor tamaño a la madurez sexual), mientras que todas las variables anteriores tienen una relación inversa con el número de camadas por estación reproductiva (e.g., las especies de lagartijas con mayor sobrevivencia adulta producen un número menor de camadas al año).

Los dos recuadros de la figura 4.3 representan claramente un continuo desde el extremo “rápido” hacia el extremo “lento”, puesto que las especies con una mayor cercanía al extremo “rápido” (cerca de las elipses continuas en la figura 4.3) exhiben baja sobrevivencia adulta, madurez relativamente temprana, talla pequeña y baja fecundidad. Un ejemplo de este último caso es *Mabuya affinis* (número 60 en los recuadros *a* y *b* de la figura 4.3) que tiene sobrevivencia igual a 0.1, talla adulta de 64 mm LHC, que madura a una edad de seis meses y produce 8 camadas de 2.7 vástagos cada año (alta fecundidad). *Mabuya affinis* es una especie filogenéticamente distante de las especies representativas del extremo “rápido” (Geckos y *Anolis*).

Siguiendo la dirección de las flechas gruesas, en un punto intermedio entre ambos extremos (en medio del conglomerado de especies que se observa en la figura 4.3), las especies parecen experimentar valores intermedios de mortalidad adulta y, por lo tanto, posiciones relativamente

intermedias en el continuo “rápido-lento”; por ejemplo, *Cnemidophorus tigris* (número 85), que se sitúa en la parte central del continuo en la figura 4.3 (tanto antes como después de remover los efectos filogenéticos), experimenta una sobrevivencia adulta de 0.52 y presenta tallas moderadas del adulto y a la madurez sexual (82.3 y 71.5 mm LHC respectivamente), 18 meses de edad a la primera reproducción y tres camadas de tres crías por estación reproductiva (fecundidad intermedia).

Finalmente, en el otro extremo de las flechas en los recuadros de la figura 4.3 y dentro de las elipses discontinuas, se sitúa un grupo de especies que, tanto antes como después de tomar en cuenta a la filogenia, representa el extremo “lento”: especies grandes, de madurez tardía y que tienen un solo evento reproductor por año. Por ejemplo, *Cyclura stejnegeri* (número 12) es una especie de gran tamaño (475 mm LHC), con un retraso considerable en la edad a la madurez (72 meses a un tamaño mínimo de 375 mm LHC) y con una sola camada por estación reproductiva (baja fecundidad). Las especies del género *Cyclura* son filogenéticamente más cercanas a los *Anolis*, en comparación con los geckos.

Debe destacarse que estos patrones de distribución en dos componentes principales son muy similares tanto antes como después de haber eliminado los efectos filogenéticos y esto indica la gran relevancia de los factores ecológicos (e.g., la intensidad de mortalidad adulta) en la determinación de las estrategias de historias de vida de especies de lagartijas, en comparación con la importancia de la historia evolutiva de las especies consideradas.

Los análisis de factores (AF) aplicados tanto antes como después de remover los efectos históricos también arrojaron resultados muy similares, indicando, una vez más, que las

relaciones filogenéticas entre las especies no pueden explicar la variación en las características de historias de vida. Previa y posteriormente al análisis de autocorrelación filogenética, un primer análisis de factores (*AF*) demostró la existencia de un factor trivial cargado exclusivamente por el tamaño de camada que, a su vez, tuvo una carga significativa únicamente en este factor. Por esta razón, se asumió que el tamaño de puesta es por sí mismo un factor relevante para las 89 especies y su relación con los demás atributos no es significativa como para que pueda participar en la conformación de otro factor. De este modo, se procedió a eliminar esta variable y a aplicar otro análisis de factores sobre los datos, ya sin considerar el tamaño de camada. La tabla 4.7 muestra los resultados de este último *AF*. La estructura de cargas demuestra la existencia de dos factores. El primero de ellos puede ser considerado una medida del tamaño de las lagartijas, puesto que está cargado por tres variables relacionadas con la talla: longitud adulta, talla a la madurez y edad a la madurez (lagartijas de mayor tamaño maduran a mayores tallas y edades en comparación con lagartijas pequeñas). El segundo factor está representado por la sobrevivencia adulta y el número de camadas por estación reproductiva, atributos cuya relación es inversa (especies de lagartijas que experimentan mayor mortalidad en las categorías adultas tienen una mayor inversión reproductora a lo largo del año). Entre ambos factores es posible explicar el 79.65% de la varianza de los datos antes de tomar en cuenta la filogenia y el 78.29% después de remover los efectos de las relaciones filogenéticas. Es probable que el resto de la varianza (aproximadamente el 20% restante) pueda explicarse por el tamaño de camada, que también es un factor en sí mismo. Entonces, una gran parte de la variabilidad de los datos puede representarse mediante dos factores a los que se denominará: factor talla y factor sobrevivencia. La figura 4.4 muestra la distribución de las especies a lo largo de los ejes formados por estos dos factores.

Tabla 4.7. Resultados de los análisis de factores sobre 89 especies de lagartijas sin tomar en cuenta el tamaño de camada. Supervivencia se refiere a la proporción de adultos sobrevivientes por año. El primer factor se ha denominado factor *talla*, mientras que el segundo representa el factor *supervivencia* (ver texto). En itálicas se destacan las cargas altas en cada factor.

Atributo de historia de vida	Antes de tomar en cuenta la filogenia		Después de tomar en cuenta la filogenia	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
Supervivencia	0.313	<i>0.948</i>	<i>0.279</i>	<i>0.969</i>
LHC adulto	<i>0.954</i>	0.246	<i>0.951</i>	0.228
LHC a la madurez	<i>0.971</i>	0.267	<i>0.981</i>	0.248
Edad a la madurez	<i>0.674</i>	0.535	<i>0.618</i>	0.541
Número de camadas	-0.130	<i>-0.492</i>	-0.116	<i>-0.479</i>

El segundo factor (factor supervivencia) también tiene cargas positivas relativamente altas en la edad a la madurez, tanto antes como después del análisis de autocorrelación filogenética (0.535 y 0.541 respectivamente; Tabla 4.7) y esto corrobora una de las predicciones del continuo “rápido-lento”, en la que las especies de lagartijas que experimentan menor mortalidad adulta deberán exhibir un retraso en la edad a la madurez sexual. De igual modo, el continuo “rápido-lento” propone una relación positiva entre la mortalidad en los adultos y la fecundidad, que en el segundo factor se expresa mediante carga positiva alta de la supervivencia (como inversa de mortalidad adulta) y carga negativa alta en el número de camadas por estación reproductiva, que puede ser considerada como medida de fecundidad (a mayor supervivencia menor fecundidad). Estos resultados resumen las predicciones del continuo “rápido-lento” en lo que respecta al factor supervivencia y demuestran que existe un gradiente desde especies de lagartijas que sufren alta mortalidad adulta (menor supervivencia) y que desarrollan madurez temprana y alta fecundidad, hasta especies con baja mortalidad adulta (mayor supervivencia) que exhiben madurez tardía y baja fecundidad.

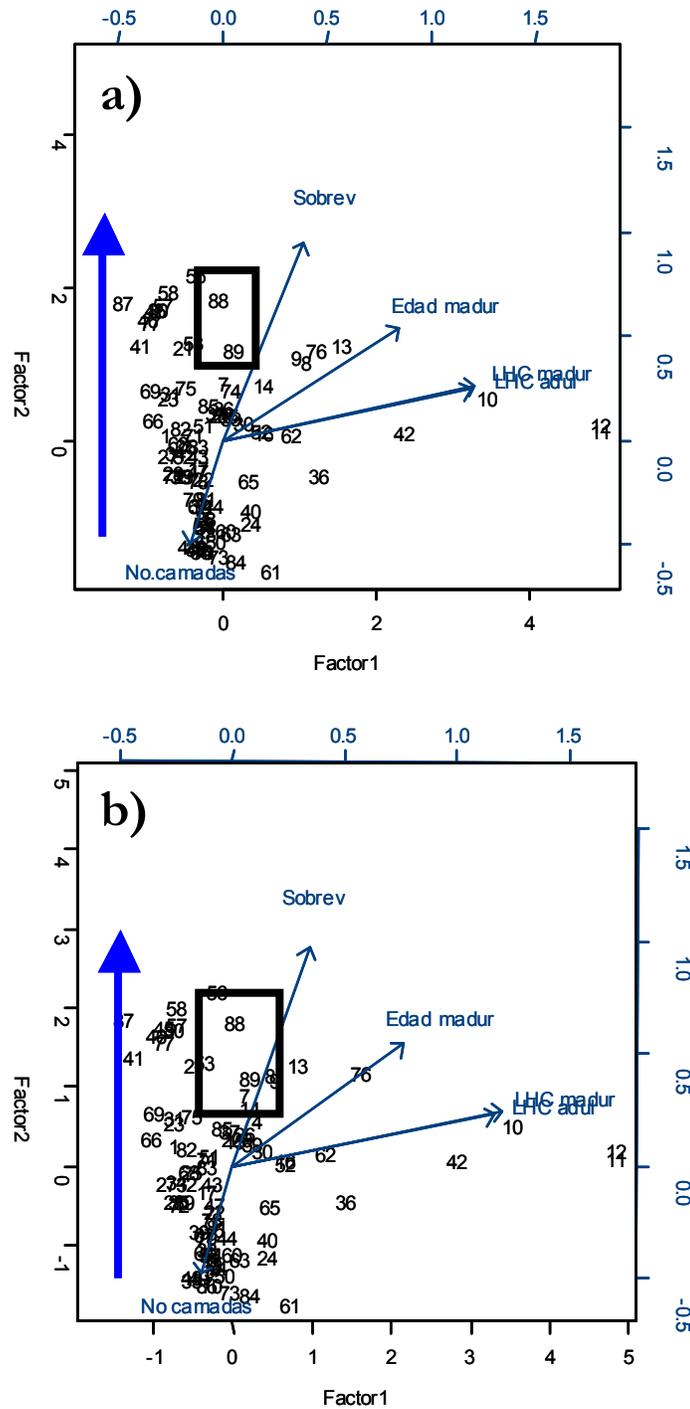


Figura 4.4. Gráfica de las 89 especies de lagartijas en dos factores. Los números representan a las especies de acuerdo con la tabla 4.3. *a)* Antes de remover los efectos filogenéticos; *b)* después de remover los efectos filogenéticos. Tanto en *a* como en *b* el factor 1 (eje x) corresponde al factor talla, mientras que el factor 2 (eje y) corresponde al factor sobrevivencia. Los vectores (flechas delgadas) representan atributos de historias de vida. Sobrev = sobrevivencia en los adultos, Edad madur = edad a la madurez sexual, LHC madur = talla a la madurez, LHC adul = longitud promedio de las hembras adultas, No.camadas = número de camadas por estación reproductiva. Las flechas gruesas indican la dirección del continuo desde especies “rápidas” a especies “lentas”. Dentro de los cuadrados se encuentran *Xenosaurus platyceps* (88) y *X. grandis* (89).

Las especies con los valores más bajos en el segundo factor (factor sobrevivencia), tanto antes como después de eliminar los efectos filogenéticos, corresponden al extremo “rápido” del continuo (i.e., las especies situadas cerca de la base de las flechas gruesas en los dos recuadros de la figura 4.4): especies con baja sobrevivencia adulta, madurez temprana y alta fecundidad. Un ejemplo de este extremo es *Cnemidophorus deppei* (84), que es una lagartija con una sobrevivencia adulta muy baja (0.01), que madura a los 5 meses de edad y que llega a producir seis camadas al año. En un punto intermedio (antes y después de corregir por la filogenia) se encuentran especies cuya mortalidad adulta es moderada, como *Sceloporus virgatus* (23), que presenta 0.5 de sobrevivencia adulta anual, edad a la madurez de 10 meses y una sola camada grande (9.5) en cada estación reproductiva. Finalmente, y también antes y después de remover los efectos filogenéticos, las especies que experimentan mortalidad adulta muy baja (extremo “lento”) se encuentran asociadas a los valores más altos del factor sobrevivencia (i.e., las especies que se sitúan cerca de la punta de las flechas gruesas en los dos recuadros de la figura 4.4). Un ejemplo es *Lerista punctatovittata* (56), con 0.96 de sobrevivencia adulta anual, edad a la madurez de dos años y tres camadas de una sola cría por año. Puede destacarse que en este caso el extremo “lento” del continuo no está representado por las especies de gran tamaño (por ejemplo las especies 11 y 12: *Cyclura pinguis* y *C. stejnegeri*), como en las gráficas de los análisis de componentes principales (Figura 4.3). Esto se debe a que el factor talla (eje de las abscisas en los dos recuadros de la figura 4.4) permite tomar en cuenta los efectos del tamaño, y aquellas especies cuyas longitudes difieren considerablemente del tamaño promedio de todas las especies incluidas en el análisis, se sitúan fuera del cuerpo del continuo “rápido-lento” (Figura 4.4). La mayoría de las especies de lagartijas consideradas se distribuyen en una línea paralela al factor sobrevivencia (eje de las ordenadas en los dos recuadros de la figura 4.4), que

representa de manera robusta un continuo “rápido-lento” de estrategias de historias de vida. Una vez que se han tomado en cuenta los efectos de la talla, *X. grandis* se sitúa con una mayor tendencia hacia el extremo “lento” del continuo, mientras que la otra especie del género (*X. platyceps*), puede considerarse más claramente como representante del extremo “lento” (números 89 y 88 respectivamente en la figura 4.4). Este último resultado sucede tanto antes como después de corregir por la filogenia.

El hecho de que se hayan encontrado resultados similares en los AF tanto antes como después de haber eliminado el efecto de la filogenia, demuestra una vez más el impacto de los factores ecológicos (e.g., la intensidad de mortalidad adulta) sobre la covariación de características de historias de vida de las especies de lagartijas analizadas, en comparación con la importancia del arrastre filogenético (la proporción de varianza explicada por la filogenia fue < 0.27 en todos los atributos considerados; Tabla 4.6).

4.3.2. Relación entre el Continuo “Rápido-Lento” y un Gradiente de Distribución Altitudinal-Latitudinal en Especies de Lagartijas

Se graficaron 22 especies de lagartijas (incluyendo a *X. grandis*) en el triángulo demográfico de acuerdo con sus valores de elasticidad por proceso demográfico³ (Tabla 4.8; Figuras 4.5 y 4.6). La posición relativa de las especies en este ordenamiento triangular mostró una relación con la mortalidad adulta registrada en cada población (Figura 4.5), de tal manera que es posible observar un continuo desde las especies que experimentan una elevada mortalidad adulta y que a su vez presentan altas elasticidades para la fecundidad, hasta las especies con una baja

³ Las matrices de transición y sus derivadas matrices de elasticidad se muestran en el apéndice C.

mortalidad adulta y que exhiben altos valores de elasticidad para la permanencia. Esta relación demuestra que estas especies de lagartijas se distribuyen en el triángulo demográfico de acuerdo con la intensidad de la mortalidad adulta que experimentan, además de que confirma la existencia de un continuo “rápido-lento” en las estrategias de historias de vida de las especies consideradas. *Xenosaurus grandis* (cuya mortalidad en los adultos es de 0.25) se encuentra ubicada en la porción central del triángulo aunque con una muy ligera inclinación hacia el vértice de permanencia (Figuras 4.5, 4.6, 4.9 y 4.10).

Tabla 4.8. Elasticidades por proceso demográfico de veintidós especies de lagartijas. La columna Clave muestra las siglas con las que son identificadas las especies en las figuras.

no	especie	Clave	Crecimiento	Fecundidad	Permanencia
1	<i>Anolis nebulosus</i>	AN	0.5685	0.4315	0.0
2	<i>Sauromalus obesus</i>	SO	0.469	0.2983	0.2328
3	<i>Sceloporus jarrovi</i>	SJ	0.4792	0.4367	0.0841
4	<i>Sceloporus poinsetti</i>	SP	0.382	0.3171	0.3008
5	<i>Sceloporus grammicus</i>	SGM	0.2431	0.7569	0.0
6	<i>Sceloporus scalaris</i>	SS	0.5771	0.4184	0.0045
7	<i>Sceloporus bicanthalis</i>	SB	0.4527	0.4527	0.0946
8	<i>Sceloporus undulatus</i>	SU	0.4325	0.5278	0.0397
9	<i>Sceloporus clarki</i>	SC	0.4026	0.3484	0.2489
10	<i>Sceloporus graciosus</i>	SGR	0.454	0.3572	0.1888
11	<i>Urosaurus ornatus</i>	UO	0.4578	0.4579	0.0843
12	<i>Uta stansburiana</i>	US	0.0628	0.9371	0.0
13	<i>Holbrookia maculata</i>	HM	0.3836	0.4685	0.1479
14	<i>Holbrookia propinqua</i>	HP	0.0713	0.928	0.0007
15	<i>Uma exsul</i>	UE	0.3697	0.6101	0.0201
16	<i>Basiliscus basiliscus</i>	BB	0.2793	0.1729	0.5477
17	<i>Lacerta vivipara</i>	LV	0.4025	0.322	0.2755
18	<i>Aspidoscelis cozumela</i>	AC	0.3657	0.1829	0.4514
19	<i>Xenosaurus newmanorum</i>	XN	0.3984	0.1992	0.4024
20	<i>Xenosaurus platyceps</i>	XP	0.1798	0.09	0.73
21	<i>Xenosaurus sp. nov.</i>	XQ	0.2794	0.1397	0.5809
22	<i>Xenosaurus grandis</i>	XG	0.4172	0.2086	0.3741

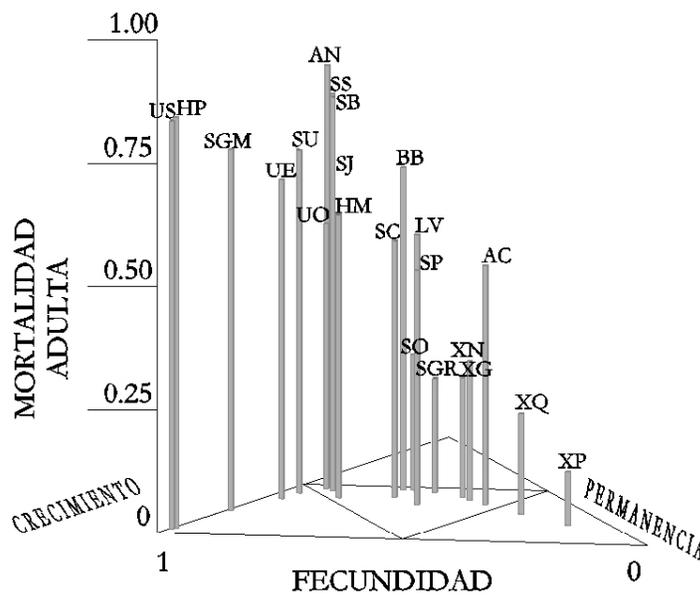


Figura 4.5. Ordenación de 22 especies de lagartijas en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la mortalidad adulta de cada especie. Las siglas representan las especies de acuerdo con las tablas 4.4 y 4.8.

Sin embargo, el patrón de distribución de las especies en el triángulo demográfico no estuvo relacionado con la variable AL que combina la altitud y la latitud en que habitan las poblaciones (Figura 4.6). Parece ser que, al considerar en conjunto las veintidós especies de lagartijas, la distribución geográfica (altitud y latitud) no determina en ningún grado la importancia relativa de los principales procesos demográficos para la tasa de crecimiento poblacional de cada especie.

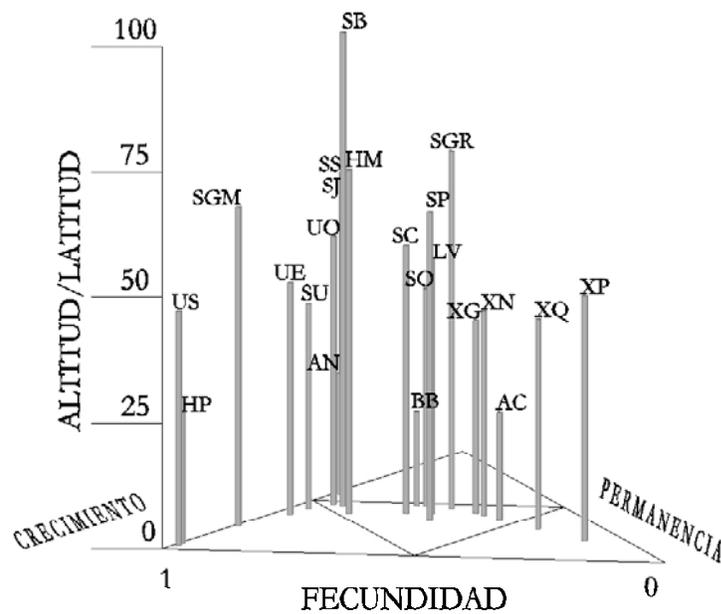


Figura 4.6. Ordenación de 22 especies de lagartijas en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la variable que combina altitud y latitud. Las siglas representan las especies de acuerdo con las tablas 4.4 y 4.8.

Las relaciones filogenéticas entre las especies no pudieron explicar más allá del 23.6% de la varianza de las elasticidades. Además, los tres coeficientes de autocorrelación filogenética (ρ) estimados para las elasticidades por proceso demográfico se encontraron por debajo de 0.6 (Tabla 4.9). Debido a esto, es posible asumir que no existen efectos filogenéticos considerables en la importancia relativa de los procesos demográficos y, consecuentemente, tampoco en el patrón de distribución dentro del triángulo demográfico

Tabla 4.9. Resultados del análisis de autocorrelación filogenética aplicado sobre las elasticidades por proceso demográfico. Se muestran los coeficientes de autocorrelación filogenética (ρ) y los coeficientes de determinación (R^2). * = Coeficientes de autocorrelación estadísticamente distintos de cero con un nivel de significancia igual a 0.05.

Atributo de historia de vida	ρ	R^2
Crecimiento	-0.13	0.052
Fecundidad	0.41	0.134
Permanencia	0.57*	0.236

Hasta aquí, utilizando las 22 especies de lagartijas pertenecientes a siete diferentes familias, se ha rechazado la hipótesis de una relación entre el continuo “rápido-lento” y la distribución altitudinal o latitudinal de las especies, pero ¿sucede lo mismo dentro de géneros particulares?.

Al graficar únicamente las ocho especies del género *Sceloporus* en el triángulo demográfico, e incluir una cuarta variable representando la mortalidad de los adultos, se observa una vez más una relación entre esta última y la importancia relativa de los procesos demográficos (Figura 4.7). Las especies que sufren alta mortalidad en las categorías reproductoras, como *S. undulatus* y *S. grammicus* (0.719 y 0.756 respectivamente), tienen elasticidades muy bajas en la permanencia (Tabla 4.8) y se encuentran cerca del vértice de fecundidad, por lo que puede considerárseles representantes del extremo “rápido”; mientras que especies que presentan baja mortalidad, tales como *S. graciosus* (0.24), se sitúan con cierta tendencia al vértice de permanencia y por consiguiente hacia el extremo “lento”. Las demás especies del género se ubican dentro de estos dos extremos en el triángulo y el gradiente de su distribución gráfica concuerda de manera robusta con el gradiente en sus valores de mortalidad adulta (Figura 4.7). Por lo tanto, puede apoyarse la existencia del continuo “rápido-lento” dentro del género *Sceloporus*. Sin embargo, al graficar la posición de las especies de este género en el triángulo demográfico e incluir la

variable que combina la altitud y la latitud en que habitan las especies, no se observó ninguna relación entre ambas (Figura 4.8). Por lo tanto, dentro de este género tampoco parece haber una asociación entre el continuo “rápido-lento” y la distribución altitudinal-latitudinal de las especies.

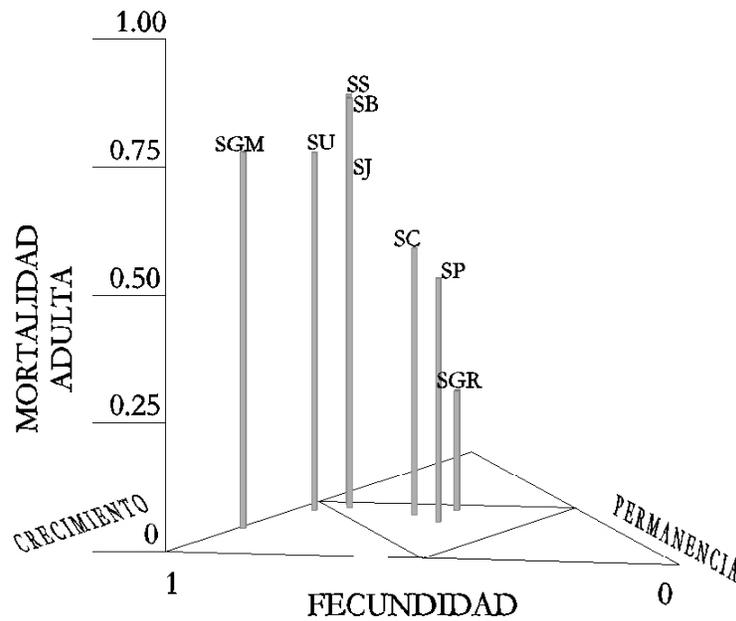


Figura 4.7. Ordenación de ocho especies del género *Sceloporus* en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la mortalidad adulta de cada especie. Las siglas representan las especies de acuerdo con las tablas 4.4 y 4.8.

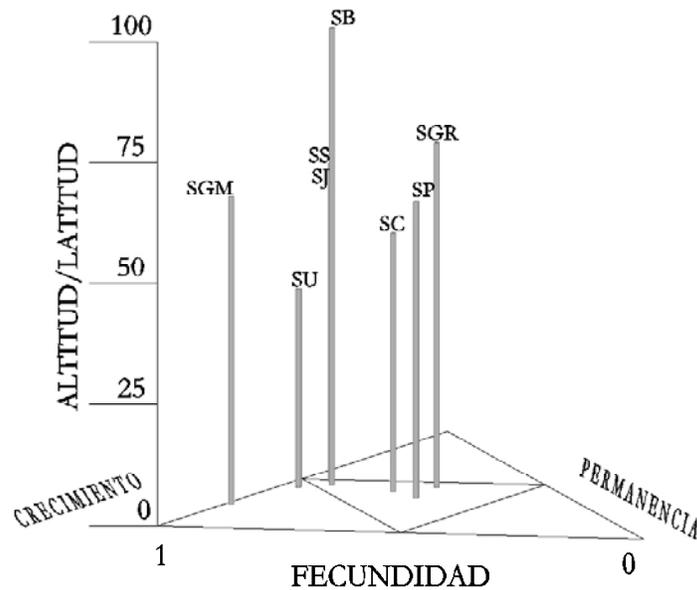


Figura 4.8. Ordenación de ocho especies del género *Sceloporus* en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la variable que combina altitud y latitud. Las siglas representan las especies de acuerdo con las tablas 4.4 y 4.8.

Analizando solamente las cuatro especies consideradas del género *Xenosaurus* también se apoya la existencia del continuo “rápido-lento” asociado a la mortalidad adulta (Figura 4.9). Las especies con mayor mortalidad en los adultos (*X. newmanorum* y *X. grandis*; 0.29 y 0.25 respectivamente) se sitúan en la porción central del triángulo, con valores mayores de elasticidad en el crecimiento y en la fecundidad; la especie aún no descrita (*X. sp. nov.*), que sufre una mortalidad anual de 0.21 (mortalidad intermedia), presenta una importancia de la permanencia relativamente mayor y, por lo tanto, una posición intermedia entre las dos especies anteriores; *X. platyceps*, por ser la especie con la menor mortalidad en los adultos (0.111), representa en este caso al extremo “lento” del continuo, con el valor más alto de

elasticidad para la permanencia y los más bajos para la fecundidad y el crecimiento (Tabla 4.8, Figura 4.9).

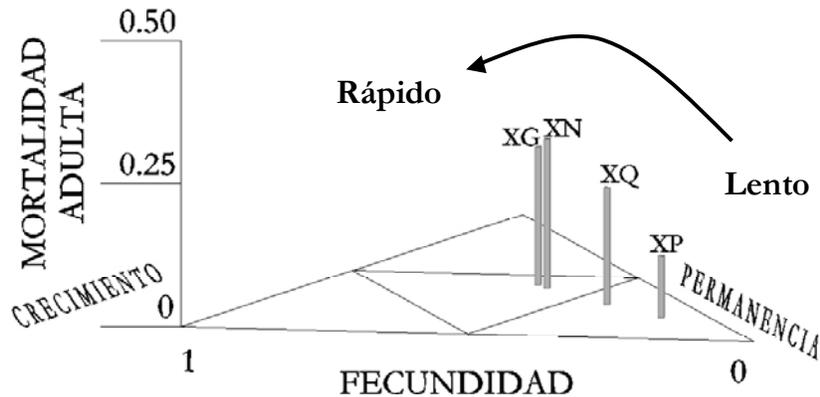


Figura 4.9. Ordenación de cuatro especies del género *Xenosaurus* en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la mortalidad de los adultos de cada especie. XG = *X. grandis*, XN = *X. newmanorum*, XQ = *X. sp. nov.* y XP = *X. platyceps*.

En el caso del género *Xenosaurus*, se destacó una relación entre la latitud y la altitud en las que habitan las especies y el continuo “rápido-lento” (Figura 4.10). *X. platyceps*, que habita un bosque de encinos a 23° N y 1460 msnm (zona templada), experimenta la menor mortalidad adulta (0.111) y, por lo tanto, su posición en el triángulo es la más cercana al vértice de permanencia y al extremo “lento” del continuo. La nueva especie del género (*Xenosaurus sp. nov.*), que habita también un bosque de encinos a 21° N y 1184 msnm, se encuentra siguiendo a *X. platyceps* en el gradiente tanto altitudinal-latitudinal como en el continuo “rápido-lento” con una tendencia un poco menor hacia el vértice de permanencia. *X. newmanorum* habitante de un bosque tropical estacional a 21° N y 1035 msnm se encuentra en un punto intermedio del gradiente de distribución y del continuo “rápido-lento” aunque cerca ya de la región central del

triángulo. Finalmente *X. grandis*, que es la especie que se localiza en la menor latitud en comparación con las tres restantes (18° N) y que habita un bosque tropical estacional a 1100 msnm, adquiere la posición más alejada del extremo “lento” en la porción central del triángulo. En otras palabras, puede considerarse que *X. grandis* es la especie que exhibe la estrategia más “rápida” de entre las cuatro especies de este género que han sido consideradas (Figura 4.10).

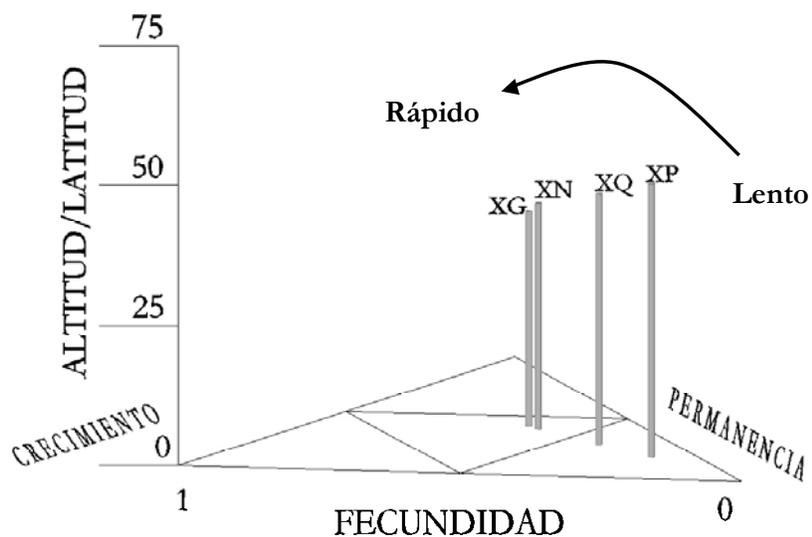


Figura 4.10. Ordenación de cuatro especies del género *Xenosaurus* en el triángulo demográfico de acuerdo con las elasticidades del crecimiento, la permanencia y la fecundidad. Se muestra también la variable que combina altitud y latitud. XG = *X. grandis*, XN = *X. newmanorum*, XQ = *X. sp. nov.* y XP = *X. platyceps*.

4.4. Discusión

Los resultados que se obtuvieron en este capítulo apoyan la existencia de un continuo “rápido-lento” en las historias de vida de las especies de lagartijas analizadas. Las especies consideradas se distribuyen a lo largo de un eje principal determinado por la intensidad de la mortalidad en

las categorías adultas, de tal manera que en un extremo del eje se ubicaron especies con formas de vida “rápidas” (i.e., alta mortalidad adulta, madurez temprana y alta fecundidad), y en el otro extremo se encontraron especies con formas de vida “lentas” (i.e., baja mortalidad adulta, madurez tardía y baja fecundidad), pasando por toda una gama de estrategias intermedias con tendencias de distinto grado hacia uno u otro extremo. Una estrategia “rápida” podría haber compensado una elevada mortalidad de los adultos, generando mayores probabilidades de ser reemplazados en la población al haber producido una gran cantidad de vástagos antes de morir. Por otro lado, en los ambientes con baja intensidad de la mortalidad en las fases adultas, la selección natural parece haber favorecido lagartijas con menos eventos reproductores y con la capacidad de alcanzar tallas más grandes, atributos que a su vez permitieron la producción de crías de mayor tamaño, presumiblemente más eficaces para competir y sobrevivir hasta la reproducción en este último tipo de ambientes. Aquellas especies de tallas considerablemente distintas del promedio general de la muestra de 89 especies, tales como las tres especies del género *Cyclura* (tamaños mayores a 200 mm LHC), se localizaron fuera del cuerpo general del continuo aunque con una considerable tendencia hacia el extremo “lento”, probablemente debido a sus altas tasas de sobrevivencia adulta (Figura 4.4).

Un punto que debe destacarse es que, al parecer, el tamaño de camada no se encuentra directamente relacionado con las demás variables, por lo que puede suponerse que la mortalidad de los adultos no es una causa directa de la evolución de los distintos tamaños de puesta que se observan entre especies (e incluso entre poblaciones). De acuerdo a los resultados del *AF*, la sobrevivencia adulta ejerce un impacto directo sobre el número de camadas por año (como una medida de la fecundidad), más que sobre el tamaño de puesta. Surge entonces una pregunta relevante: ¿cuáles son las principales causas evolutivas que han

dado forma a la gran variación registrada dentro de y entre especies en el número de crías que son producidas en cada evento reproductivo?. Es probable que sea difícil enunciar una única causa responsable de la evolución de los diversos tamaños de camada que se documentan en la actualidad en especies de lagartijas (Tinkle 1969, Tinkle et al. 1970, Stearns 1992, Schwarzkopf 1994).

Xenosaurus grandis, al compararse con especies de lagartijas de distintas familias, tiene una posición relativamente intermedia en el continuo “rápido-lento”. En todos los resultados se encuentra ubicada cerca de la parte central del continuo, aunque de manera general tiene una ligera tendencia hacia el extremo “lento”, misma que puede atribuirse a su alta sobrevivencia adulta anual (0.75). Esta posición intermedia de *X. grandis* dentro del continuo puede estar asociada al hecho de que habita una región tropical estacional, para la que se predicen valores intermedios de mortalidad adulta en comparación con zonas templadas (baja mortalidad adulta) o con zonas tropicales no estacionales (alta mortalidad adulta). Sin embargo, esta conclusión debe asumirse con precaución, puesto que la relación entre la distribución geográfica de las especies y su posición relativa en el continuo “rápido-lento” no pudo comprobarse al considerar en conjunto especies de lagartijas filogenéticamente distantes (ver más abajo). *X. platyceps*, tuvo una posición más cercana al extremo “lento”, muy probablemente debida a su aún mayor sobrevivencia adulta (0.91).

Ninguna de las seis características de historias de vida que fueron analizadas (sobrevivencia de adultos, tamaño adulto, longitud a la madurez, edad a la madurez, tamaño de camada y número de camadas por año) resultó tener un efecto filogenético considerable. A pesar de que los coeficientes de autocorrelación filogenética estimados para los seis atributos fueron

estadísticamente distintos de cero, la proporción de varianza explicada por la filogenia fue menor al 27% en todos los casos (véase la tabla 4.6). Adicionalmente, los análisis multivariados arrojaron resultados cualitativamente similares tanto antes como después de tomar en cuenta la filogenia. Esto implica que, en general, la intensidad de la mortalidad adulta a un nivel ecológico e independiente de que las especies compartan ancestros comunes, ha sido en efecto una condición ambiental capaz de promover la evolución correlacionada de atributos de historias de vida. Estos resultados también sugieren que, debido a que las características de historias de vida tienen un impacto directo en la adecuación de las poblaciones, son más sensibles al cambio evolutivo (retienen menor inercia filogenética) en comparación con características morfológicas (Campbell 1977, Morales 2000b). Un ejemplo claro lo constituyen especies filogenéticamente relacionadas tales como *Podarcis muralis* y *Podarcis tantica*, lagartijas de tamaño similar (63 y 58 mm LHC respectivamente) que por experimentar sobrevivencia adulta drásticamente diferente (0.26 y 0.8 respectivamente) han desarrollado historias de vida distintas: *P. muralis*, que sufre mayor mortalidad, produce tres veces más camadas al año que *P. tantica*. Estas especies se encuentran con tendencias opuestas dentro del continuo “rápido-lento”: *P. muralis* se sitúa en el extremo basal del factor sobrevivencia (extremo “rápido”, número 78 en la figura 4.4), mientras que *P. tantica* se encuentra cerca de la parte alta del factor sobrevivencia (extremo “lento”, número 80 en la figura 4.4). Ni la posición de *X. grandis* en el continuo, ni la de *X. platyceps*, se modificaron considerablemente después de remover los efectos filogenéticos (Figura 4.4).

El análisis de elasticidad y la ordenación de las especies dentro del triángulo demográfico de acuerdo a la importancia relativa de los procesos demográficos (crecimiento, fecundidad y sobrevivencia) representa una técnica adecuada para explorar ciertas hipótesis evolutivas, como

el continuo “rápido-lento” (Franco y Silvertown 1996), debido a que estas herramientas permiten integrar información con respecto a todo el ciclo de vida de las especies o poblaciones (Caswell 2001), además de resumir dicha información en un espacio triangular en el que las especies se distribuyen de acuerdo con su historia de vida. Adicionalmente, las elasticidades no parecen tener una fuerte influencia de las relaciones históricas entre las especies (Oli y Dobson 2003), confirmando que la contribución relativa de cada proceso demográfico está determinada en mayor grado por factores ecológicos (e.g., mortalidad adulta), más que por las relaciones históricas entre las especies. Resulta entonces coherente considerar que las especies que presentan formas de vida “rápidas”, posiblemente a causa de alta mortalidad adulta, deberán tener una elevada importancia de la fecundidad para su adecuación promedio (en comparación con los otros dos procesos) y, por lo tanto, su posición dentro del triángulo estará cerca del vértice de fecundidad. Por el contrario, las especies con ciclos de vida “lentos”, posiblemente a causa de baja mortalidad en los adultos, tendrán a la permanencia (sobrevivencia sin crecimiento) como el proceso más importante para su adecuación promedio. Utilizando las matrices construidas para 22 especies de lagartijas pertenecientes a siete familias, se comprobó una vez más la existencia de un continuo “rápido-lento”, donde las especies con menor mortalidad adulta resultaron ser las más cercanas al vértice de permanencia, mientras que las de mortalidad adulta más elevada se ubicaron cerca del vértice de fecundidad (Figura 4.5). Entre estos dos extremos, las demás especies se situaron a lo largo de un continuo dentro del triángulo demográfico, de acuerdo a la intensidad de la mortalidad adulta que sufren (i.e., existe una relación entre la mortalidad adulta y la importancia relativa de los procesos demográficos). *X. grandis* se ubicó, otra vez, en la parte central del continuo (i.e., región central del triángulo) con ligera inclinación hacia el extremo “lento” (Figura 4.5).

Debido a que las elasticidades suelen ser similares entre especies lejanas, mientras que poblaciones de la misma especie pueden exhibir patrones de elasticidad drásticamente distintos (Oli y Dobson 2003), además de que no se encontraron efectos filogenéticos considerables en las elasticidades por proceso demográfico (Tabla 4.9), puede entonces asumirse que los resultados obtenidos aquí, en lo que respecta a la ubicación de las especies en el triangulo demográfico, tampoco se encuentran significativamente afectados por las relaciones filogenéticas entre las especies.

Al tomar en cuenta las 22 especies de lagartijas, no parece haber una relación entre su ubicación geográfica (altitud o latitud) y el continuo “rápido-lento” (Figura 4.6). Es posible que los patrones de mortalidad sean diferentes entre géneros y entre familias y que el considerar solamente las diferentes altitudes o latitudes no sea suficiente para explicar las distintas intensidades de mortalidad que sufren todas estas especies. Esto significa que a una misma altitud o latitud, dos especies pertenecientes a diferentes géneros o familias no necesariamente experimentan la misma tasa de mortalidad adulta. Por lo tanto, no es posible generalizar que, considerando un conjunto amplio de especies de lagartijas de diferentes familias, pueda observarse un gradiente de altitud o latitud en las tasas de sobrevivencia y menos aún en sus historias de vida.

Dentro del género *Sceloporus*, se comprobó también la existencia de un continuo “rápido-lento” en el que la importancia relativa de los procesos demográficos se encuentra relacionada con la mortalidad de los adultos. Sin embargo, dentro de este género tampoco parece haber ninguna relación entre la altitud o la latitud a la que se ubican las especies y el continuo “rápido-lento”.

Diversos factores deben afectar las distintas presiones de mortalidad adulta que sufren las especies de este género, independientemente de la ubicación geográfica de las poblaciones.

Por el contrario, dentro del género *Xenosaurus* fue posible verificar no solamente una relación entre la mortalidad adulta que experimentan las especies y su posición relativa dentro del continuo “rápido-lento”, sino que también se destacó una asociación entre la ubicación geográfica de tales especies y la importancia relativa de los procesos demográficos. Estas especies se distribuyen en el triangulo demográfico a lo largo de un continuo, desde *X. platyceps*, que es la especie con distribución más norteña (23° N), y que además habita la zona de mayor elevación (bosque de encinos a 1460 msnm; extremo “lento”) hasta *X. grandis*, que es la especie que vive en la región de menor latitud (18° N) y en un bosque tropical estacional (extremo “rápido”). Entonces, dentro de este género, parece cumplirse la predicción de que aquellas especies de lagartijas que habiten regiones de mayor altitud o latitud (zonas templadas) experimentarán bajas presiones de mortalidad (tanto en juveniles como en adultos) y por lo tanto podrán situarse con cierta tendencia hacia el extremo “lento”, mientras que por el contrario, las especies ubicadas en zonas de baja elevación o menor latitud (zonas tropicales), sufrirán mayor mortalidad y por lo tanto evolucionarán formas de vida relativamente “rápidas” (Rose 1981, Adolph y Porter 1993, 1996). La caracterización demográfica de un número mayor de poblaciones y especies de este grupo taxonómico podría generar un mejor apoyo a la relación entre el continuo “rápido-lento” y la distribución altitudinal-latitudinal de estas especies.

Debe destacarse que, de entre las especies del género *Xenosaurus* que han sido tomadas en cuenta, *X. grandis* representa la forma de vida más “rápida” en comparación con las otras tres

especies que habitan regiones más elevadas o de mayor latitud. Cabe esperar que, al compararse con especies del género localizadas en menores latitudes, como *X. penai* o *X. phalaroanthereon* que se distribuyen a lo largo de la Sierra Madre del Sur (Pérez-Ramos et al. 2000, Nieto-Montes de Oca et al. 2001), su posición en el continuo sea entonces intermedia.

Finalmente, surgen las preguntas: ¿la relación entre un gradiente de altitud o latitud en la distribución y el continuo “rápido-lento” se cumple sólo dentro de ciertos géneros?, ¿podría verificarse esta relación al nivel de especie, es decir entre poblaciones? La búsqueda de las respuestas deberá basarse en el análisis demográfico detallado de diversas especies dentro de un mismo género y de distintas poblaciones dentro de una misma especie.

Capítulo V
Evaluación de la Inercia
Filogenética en Tres Atributos
de Historias de Vida dentro del Género
Xenosaurus

5.1. Introducción

Los atributos de historias de vida pueden interpretarse como el resultado de la acción de la selección natural sobre el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción, mismos que tienen un impacto directo sobre la adecuación de los organismos (Solbrig 1980, Begon et al. 1996). Bajo este enfoque, las características de historias de vida podrían considerarse como adaptaciones a los distintos ambientes en los que han evolucionado las poblaciones. Sin embargo, dos observaciones sugieren que esta interpretación adaptacionista está incompleta. Primero: algunos atributos de historias de vida se encuentran fijos desde niveles taxonómicos más altos, es decir, a nivel de poblaciones o especies no existe variación sobre la cual podría operar la selección natural. Posiblemente este tipo de características fijas tengan aún una función adaptativa, sin embargo no todos los atributos fijos dentro de un linaje tienen funciones claras y podrían estar *restringiendo* la evolución de otros caracteres relacionados (Stearns 1992). Segundo: la relación que se ha observado entre ciertos atributos como la mortalidad y la edad a la madurez, o la fecundidad y la mortalidad, difieren entre grandes grupos taxonómicos como los mamíferos, los reptiles y las aves (es decir, las pendientes de las regresiones son significativamente diferentes) (Charnov y Berrigan 1990, Charnov 1993), lo que sugiere que la evolución de los caracteres de historias de vida, al igual que sucede con

caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales, ha sido determinada en gran medida por la historia evolutiva compartida.

Cuando se trata de analizar y explicar la evolución de las historias de vida dentro de cierto grupo, deben tomarse en cuenta las restricciones impuestas por las relaciones filogenéticas o, dicho de otro modo, por los efectos del linaje o efectos históricos, los cuales se han resumido bajo el concepto de “inercia filogenética” (Stearns 1992, Edwards y Naeem 1993, Morales 2000b). Al observar determinada característica de historia de vida en diversos taxa, debe cuantificarse la cantidad de variación en dicho atributo que es producto de la historia evolutiva y que, por lo tanto, refleja las relaciones entre especies ancestrales y especies descendientes que subyacen a todos los seres vivos (Martins y Hansen 1996). Estas relaciones se encuentran representadas en las filogenias de los grupos (Morrone 2001) y, por lo general, tienen como consecuencia que dos especies que comparten un ancestro cercano son más parecidas entre sí en comparación con otras especies de las que divergieron en una época más temprana, por lo que puede esperarse que tales especies cercanas compartan una mayor proporción de rasgos en su historia de vida.

Bajo este contexto, la explicación de la evolución de historias de vida debe considerar que los términos adaptación y restricción filogenética representan dos extremos de un continuo en las explicaciones biológicas (Martins y Hansen 1997). Actualmente existen métodos para identificar y cuantificar las contribuciones de la inercia filogenética en la determinación de los caracteres de los organismos y que también permiten llevar a cabo análisis independientes de los efectos históricos. Estas herramientas, en conjunto, se conocen como el método comparativo (Harvey y Pagel 1991, Diniz-Filho 2000). Estos procedimientos identifican,

cuantifican y eliminan la proporción de la variación en los atributos que es explicada por la “inercia filogenética” (Morales 2000a, 2000b), además de estimar la proporción de variación complementaria que se atribuye a evolución independiente (*valores específicos* libres de inercia filogenética) y con la que pueden llevarse a cabo correlaciones con otros atributos o con características ambientales con la finalidad de encontrar evidencia de relaciones y respuestas adaptativas, una vez que los efectos del arrastre filogenético han sido eliminados (Felsenstein 1985, Martins y Hansen 1996).

Stearns (1984), Dunham y Miles (1985), Dunham et al. (1988) y Miles y Dunham (1992) llevaron a cabo estimaciones del impacto de las relaciones filogenéticas en caracteres de historias de vida de diversas especies de reptiles pertenecientes al orden Squamata. Estos autores argumentan que los procesos microevolutivos de lagartijas y serpientes han ocurrido dentro de un marco de restricciones relativamente recientes que han impuesto límites a la forma en la que covarían diferentes atributos de historias de vida dentro de un determinado linaje. Son escasos los trabajos que documentan restricciones históricas en las características de historias de vida de lagartijas a nivel genérico. Pianka (1995) realizó una evaluación de la evolución del tamaño corporal en especies del género *Varanus*, y concluye que en este género ha habido una rápida evolución de la talla, con baja influencia de las relaciones ancestrales. Por su parte, Rubio-Pérez (2002) encontró que la filogenia del grupo *torquatus* perteneciente al género *Sceloporus* no ejerce una influencia significativa en la varianza de diversos caracteres de historias de vida, por lo que asume explicaciones microevolutivas. Se necesitan más evaluaciones intragenéricas de la inercia filogenética en características de historias de vida de lagartijas para poner a prueba el patrón observado por estos últimos autores en el que, a nivel de género, el arrastre filogenético en este tipo de caracteres parece ser significativamente

menor en comparación con el que se registra a nivel de familia o con el que puede observarse en caracteres morfológicos. Esta propuesta puede derivarse también del supuesto de que las características de historias de vida, al tener un impacto directo sobre la adecuación de los organismos, tienden a ser más lábiles evolutivamente y por lo tanto parecen retener mínimas restricciones filogenéticas (Campbell 1977, Morales 2000b).

El presente capítulo tiene como objetivo evaluar en qué grado la historia evolutiva del género *Xenosaurus* explica la variación observada (entre las especies que lo componen) en algunos atributos de historias de vida. Se ha documentado previamente que diversos factores ambientales (precipitación, temperatura y disponibilidad de alimento) pueden provocar variación en la expresión de algunos caracteres de la historia de vida de *Xenosaurus grandis* (Capítulos II y III), que la baja mortalidad adulta ha jugado un papel crucial en la evolución de la repartición de recursos entre los procesos de crecer, sobrevivir y reproducirse (Capítulos III y IV), y que la intensidad de la mortalidad adulta de las especies del género puede estar determinada por la longitud del periodo de actividad, que a su vez está restringida por la distribución altitudinal y latitudinal de las poblaciones (Capítulo IV). Sin embargo, éstas son sólo explicaciones parciales que deben complementarse evaluando el impacto de la inercia filogenética sobre algunos atributos de la historia de vida de las especies del género *Xenosaurus*.

Los objetivos particulares de este capítulo son: 1) evaluar la intensidad de la inercia filogenética sobre el tamaño de camada, el tamaño al nacer y la talla promedio de las hembras adultas que presentan las especies del género *Xenosaurus*; 2) analizar la evolución correlacionada entre los componentes específicos (libres de efectos filogenéticos) de estos atributos de historias de vida con la finalidad de inferir adaptaciones entre ellos; 3) analizar la correlación entre los

componentes específicos de cada una de estas características y la latitud y altitud que habitan las distintas especies del género con el objeto de evaluar posibles respuestas adaptativas; y finalmente 4) cuantificar la proporción de la variación en el tamaño de camada y en la talla de las crías al nacer que es explicada tanto por los componentes filogenéticos, como por los componentes específicos de estas mismas variables, de la talla de los adultos y de dos variables ambientales: la altitud y la latitud en que habitan las especies del género.

Todas las especies del género *Xenosaurus* comparten rasgos importantes de su historia natural, destacando el modo de forrajeo acechador, el uso de grietas de roca como microhábitat, el termoconformismo y las tasas metabólicas bajas (Ballinger et al. 1995, 2000c, Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 1998b, 2003b), por lo que puede suponerse que estas características se fijaron en un nivel taxonómico superior. Puede predecirse entonces (por extrapolación a las características de historias de vida) que la proporción de la inercia filogenética en el tamaño de la camada, la talla de las crías al nacer y el tamaño promedio de las hembras adultas dentro del género *Xenosaurus* será relativamente alta en comparación con la observada en especies del género *Sceloporus*, en cuyas especies se ha observado una diversidad de rasgos de historia natural relativamente mayor, además de que se ha estimado una baja proporción de inercia filogenética en los atributos de historias de vida mencionados (tamaño de camada, tamaño de las crías y talla adulta de las hembras) (Rubio-Pérez 2002). Por otro lado, la morfología aplanada de las especies del género *Xenosaurus*, podría ejercer una influencia restrictiva en cuanto a la cantidad (y volumen) de embriones que las hembras pueden producir (Ballinger et al. 2000a), por lo que puede esperarse que exista un compromiso de historia de vida entre el número y el tamaño de vástagos, una vez que los efectos filogenéticos hayan sido removidos. Por último, de acuerdo a la hipótesis de un gradiente altitudinal-latitudinal en la mortalidad de las poblaciones de

lagartijas y a un continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida basado en la intensidad de la mortalidad adulta, se espera que la altitud y la latitud tengan relaciones inversas con los valores del tamaño de camada libres de inercia filogenética (a mayores altitudes o latitudes se predice menor fecundidad)¹.

5.2. Métodos

5.2.1. Especies Consideradas e Hipótesis Filogenética Utilizada

Actualmente existen seis especies descritas dentro del género *Xenosaurus*: *X. grandis*, *X. platyceps*, *X. newmanorum*, *X. rectocollaris*, *X. penai* y *X. phalaroanthereon*, así como cuatro subespecies de *X. grandis*: *X. g. agrenon*, *X. g. arboreus*, *X. g. rackhami* y *X. g. sanmartinensis* (King y Thompson 1968, Ballinger et al. 2000c, Pérez-Ramos et al. 2000, Nieto-Montes de Oca et al. 2001), mismas que pronto serán descritas como especies independientes (Nieto-Montes de Oca com. pers.). Adicionalmente, se han descubierto recientemente nuevas poblaciones que, de acuerdo con análisis morfológicos y moleculares, cada una de ellas parece corresponder a una especie distinta (Nieto-Montes de Oca com. pers.). Se examinaron los ejemplares de diversas especies del género que se encuentran depositados en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias y en la colección de anfibios y reptiles de la Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos de la FES Iztacala para determinar el *tamaño de camada* (número promedio de embriones observados en las hembras de cada especie), la *talla de las crías al nacer* (talla promedio de las crías colectadas en la época de nacimientos) y el *tamaño promedio de las hembras adultas* (longitud hocico-cloaca de

¹ En el Capítulo IV se puso a prueba la hipótesis de una relación entre el continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida y la distribución geográfica (altitud y latitud) de especies de lagartijas. Se presentó apoyo para esta relación al evaluarla con cuatro especies del género *Xenosaurus*.

las hembras que presentaron actividad reproductora). El apéndice D muestra un listado de los especímenes de colecta que fueron analizados. Para *X. grandis*, las estimaciones que se utilizaron, tanto del tamaño de camada (5.1 crías) como de la longitud promedio de las hembras adultas (113 mm LHC), fueron las que reportaron Ballinger y colaboradores (2000a), mientras que para la longitud de las crías al nacer de esta especie se utilizó la estimación que se obtuvo en este trabajo mediante nacimientos en cautiverio (50.18 mm LHC; número de hembras = 7, número de crías = 30). También se utilizaron los datos correspondientes a estos atributos derivados de los trabajos de Rojas-González con *X. platyceps* (en preparación) y de Zamora-Abrego con una especie del género aún no descrita (en preparación), además de registros de tallas al nacer que se han observado en el campo en diferentes especies (Lemos-Espinal com. pers.). Para *X. platyceps* estuvo disponible información de dos poblaciones, misma que se promedió para obtener un solo valor para cada atributo (Rojas-González, en preparación). Asimismo, existen datos del tamaño promedio de las hembras adultas y del tamaño de camada de *X. newmanorum* reportados por Ballinger et al. (2000a) que también fueron incluidos en el análisis. En total se contó con datos de las tres variables de historias de vida mencionadas (tamaño de puesta, talla de las crías y de las hembras adultas) para once especies: *X. newmanorum*, *X. platyceps*, *X. grandis*, *X. rectocollaris*, *X. phalaroanthereon* (cinco especies descritas), *X. agrenon* (anteriormente subespecie de *X. grandis* que será descrita como especie nueva), y las restantes cinco especies correspondieron a taxa aún no descritos, por lo que en esta investigación se les asignó el nombre de su localidad de origen para identificarlas a lo largo del presente capítulo (*X. querétaro*, *X. zoquitlán*, *X. sierrajuarez*, *X. pápalo* y *X. chiapas*) (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Características de historias de vida y de los sitios de distribución de las once especies del género *Xenosaurus* que han sido utilizadas en los análisis del presente capítulo. Se muestran los valores correspondientes de tamaño de camada, talla de las crías al nacer y talla promedio de las hembras adultas, además de la altitud y la latitud en que habita cada población.

	Tamaño de Camada	Tamaño de las crías al nacer (mm LHC)	Talla de las hembras (mm LHC)	Altitud (msnm)	Latitud
<i>X. newmanorum</i>	2.6	50	117.6	1035	21° 24'
<i>X. platyceps</i>	2.29	50.46	115.07	420-1460	23° 02'-35'
<i>X. querétaro</i>	2.3	50	104.77	1184	21° 10'
<i>X. grandis</i>	5.1	50.18	113	1100	18° 52'
<i>X. zoquitlán</i>	4	47.75	107.31	2000	18° 20'
<i>X. sierrajuarez</i>	5.75	40.71	108.84	1752	17° 39'
<i>X. agrenon</i>	3	52	104.81	740	15° 56'
<i>X. phaloanthereon</i>	2.86	52.4	115.39	2160	16° 14'
<i>X. pápalo</i>	2.64	48.03	108.7	2000	17° 50'
<i>X. rectocollaris</i>	3	46.5	102.5	2134	18° 37'
<i>X. chiapas</i>	4	45.4	106.87	1025	16° 54'

La hipótesis filogenética actual del género *Xenosaurus* incluye 20 especies, la mayoría de las cuáles aún no están descritas (Nieto-Montes de Oca en preparación); a partir de ésta se elaboró una filogenia que incluyó solamente a las especies que fueron analizadas (Figura 5.1). Las longitudes de las ramas (porcentaje de cambios a lo largo de las ramas) se derivaron de un árbol filogenético obtenido mediante el análisis bayesiano particionado de un fragmento de DNA mitocondrial de aproximadamente 850 pares de bases (Nieto-Montes de Oca en preparación) (Figura 5.1).

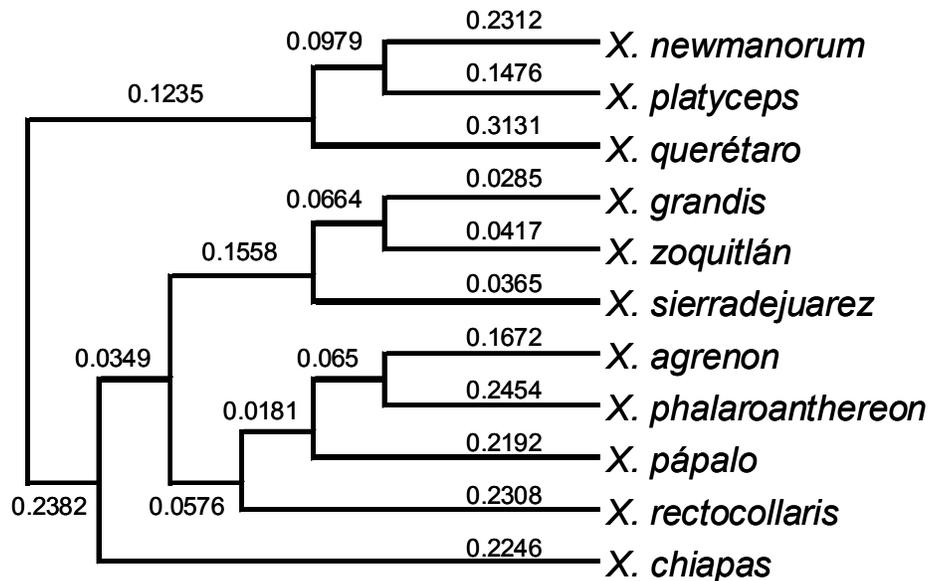


Figura 5.1. Hipótesis filogenética que representa las relaciones históricas entre las especies analizadas en este capítulo. Se muestran sólo las once especies para las que se pudieron obtener datos de tamaño de camada, talla al nacer y tamaño de las hembras adultas. Esta filogenia es derivada de la que incluye a veinte especies del género *Xenosaurus*. Las longitudes de las ramas están dadas en porcentaje de cambios (Nieto-Montes de Oca en preparación).

5.2.2. Evaluación de la Inercia Filogenética

Para estimar el impacto de la inercia filogenética sobre los tres atributos de historias de vida analizados se utilizó el método de *autocorrelación filogenética* propuesto por Cheverud y Dow (1985) y por Cheverud et al. (1985). Esta herramienta también permite cuantificar la proporción de variación en las características que puede ser explicada por la inercia filogenética y aquella proporción que puede ser atribuida a evolución independiente. El modelo está representado por:

$$y = \rho W y + e$$

donde y es un vector de los valores observados de los atributos fenotípicos, ρ es el coeficiente de autocorrelación filogenética y estima la fuerza de la inercia filogenética en el atributo, W es una matriz de similitudes filogenéticas, y e es un vector de residuales. En este modelo, $\rho W y$ representa al componente filogenético (proporción del atributo que corresponde a la historia evolutiva del grupo) y el vector e corresponde al componente específico (proporción que puede ser considerada como resultado de la evolución independiente del arrastre filogenético). Cuando el coeficiente de autocorrelación (ρ) presenta valores cercanos a uno, significa que el atributo de interés exhibe una alta inercia filogenética; cuando tiene valores alrededor de cero se puede concluir que los caracteres no presentan una influencia de la filogenia y los valores negativos de este coeficiente que se aproximan a la unidad pueden explicarse argumentando que las especies filogenéticamente más cercanas presentan las diferencias más marcadas del atributo en cuestión. De este modelo también puede estimarse el coeficiente de determinación (R^2), que es la proporción de varianza del carácter que es explicada por la filogenia, de la siguiente manera:

$$R^2 = 1 - (\text{varianza de los errores} / \text{varianza de } y)$$

La varianza de los errores representa a la varianza del modelo de autocorrelación, mientras que la varianza de y es la variabilidad natural de la variable y de interés.

El grupo taxonómico con el que se compararon los resultados referentes a la cantidad de inercia filogenética sobre los atributos fenotípicos analizados, fue el grupo *torquatus* del género *Sceloporus*, cuyas especies presentan una mayor diversidad de rasgos de historia natural (por ejemplo, el uso de diferentes microhábitats como troncos de árboles, superficies rocosas y suelo), además de que para este grupo están disponibles los resultados de análisis de autocorrelación filogenética sobre distintos caracteres de historias de vida (Rubio-Pérez 2002).

5.2.3. Correlaciones entre los Atributos Analizados y la Altitud y la Latitud

Los valores específicos libres de inercia filogenética de las tres características de historias de vida consideradas (vectores e derivados del modelo de autocorrelación filogenética), fueron utilizados para realizar correlaciones (corregidas por la filogenia) entre estos mismos caracteres para inferir posibles relaciones adaptativas. Asimismo, se correlacionaron también con la altitud y la latitud en que habitan las poblaciones con la finalidad de explorar si la evolución independiente de estos atributos de historias de vida pudo haber respondido a alguno de estos dos factores de distribución geográfica.

Adicionalmente, las correlaciones entre los tres caracteres de historias de vida considerados (tamaño de puesta, talla al nacer y tamaño de las hembras adultas), también se llevaron a cabo mediante la aplicación de un análisis de *contrastes filogenéticamente independientes* (CFIS; Felsenstein 1985). En esta técnica se calculan valores libres de la inercia filogenética para cada nodo dentro de la filogenia, de tal manera que es posible estimar el grado de evolución correlacionada entre caracteres a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

5.2.4. Cuantificación de la Proporción de Varianza en el Tamaño de Camada y en la Talla al Nacer que es Explicada por Diversos Factores Filogenéticos y Específicos

Para evaluar la proporción de varianza en el tamaño de camada y en la talla de las crías al nacer que es explicada por distintos factores, se aplicaron *análisis de rutas* (*path analysis*, Lohelin 1992,

Shiple 2000), mismos que cuantifican la cantidad de varianza de cada atributo que es explicada por los factores que se incluyen en un modelo causal como los que se presentan en las figuras 5.2 y 5.3. Se asume que cada atributo de historia de vida es resultado de la influencia de las relaciones filogenéticas (vector ρW_j del modelo de autocorrelación que corresponde al componente filogenético), de la talla de las especies, de la altitud y de la latitud en las que habitan las poblaciones. Además, tanto la talla, como la altitud y la latitud podrían estar determinadas en cierto grado por las relaciones históricas entre las especies, de modo tal que las especies cercanas pueden compartir tamaños y localidades geográficas similares². Por esta última razón se aplicó un análisis de autocorrelación filogenética a la talla de las especies, a la altitud y a la latitud, para obtener valores filogenéticos (vectores ρW_j) y específicos (vectores e) de cada una de estas variables. De este modo se llevaron a cabo análisis de rutas tanto para el tamaño de la camada como para la talla de las crías al nacer, utilizando como variables causales los valores específicos (vectores e) y filogenéticos (vectores ρW_j) de cada factor (talla, altitud y latitud), además del componente filogenético (vector ρW_j) de cada atributo analizado (Figuras 5.2 y 5.3).

Los coeficientes situados por encima de cada flecha en las figuras 5.2 y 5.3 representan la magnitud de influencia de cada factor causal (variables en la base de alguna flecha) sobre cada variable efecto (variables en la punta de alguna flecha) y se denominan coeficientes de ruta (*path coefficients*). Están determinados por los coeficientes parciales de regresiones múltiples, donde cada variable efecto es la variable dependiente del modelo de regresión y los factores causales son las variables independientes o explicativas que afectan de forma directa a dicha variable efecto (Lohelin 1992). Adicionalmente, las correlaciones entre los distintos

² Revisar las ideas sobre la “*conservación filogenética del nicho*” en Harvey y Pagel (1991) y en Desdevises et al. (2003).

componentes filogenéticos (vectores ρW que están denotados por una F en las figuras 5.2 y 5.3) y entre los distintos componentes específicos (vectores e que están denotados por una E en las figuras 5.2 y 5.3) que han sido incluidos en los modelos causales deben tomarse en cuenta en el análisis de rutas debido a que representan causas comunes a dos factores explicativos que no pueden medirse directamente y que sin embargo deben considerarse, puesto que tienen un efecto indirecto en la variable respuesta (el tamaño de camada o la talla de las crías). En los modelos causales planteados existen dos clases de rutas hacia el tamaño de camada o hacia el tamaño de las crías al nacer: 1) rutas filogenéticas, que se originan en alguna de las cuatro variables compuestas por vectores filogenéticos (F_i), y 2) rutas específicas, que surgen de alguna de las tres variables conformadas por vectores específicos (E_i). La proporción de la varianza del atributo de historia de vida (tamaño de camada o talla de las crías al nacer) que es explicada por cualquier ruta directa es igual al cuadrado del producto de los coeficientes de rutas que incluye. La proporción de la varianza que es explicada por rutas que incluyen las correlaciones entre los factores, ya sean filogenéticos o específicos, es igual al doble del producto de los coeficientes de rutas y del coeficiente de correlación incluidos en alguna ruta que vaya desde el tamaño de camada o desde la talla de las crías al nacer hacia alguna variable causal, pasando por su correlación con otra y de regreso por esta última variable causal hasta el tamaño de camada o la talla de las crías. De esta manera, se calcularon las contribuciones proporcionales de diversos factores específicos o filogenéticos a la variación observada en las dos características de historias de vida analizadas.

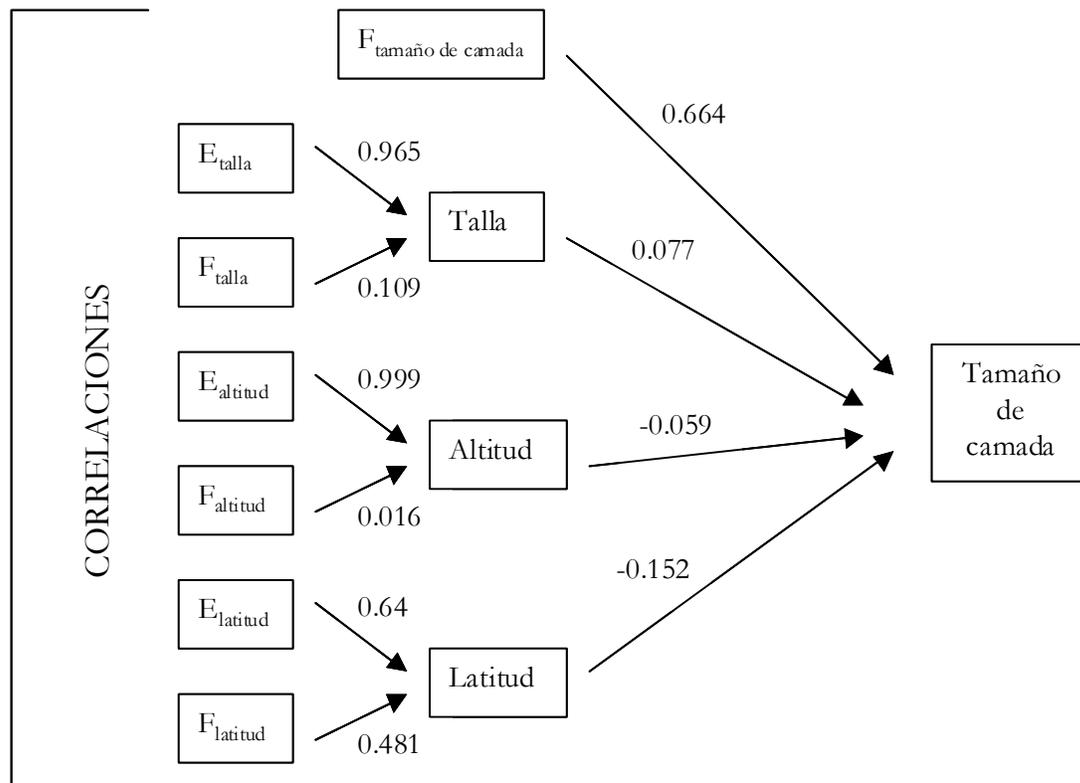


Figura 5.2. Modelo causal utilizado en el análisis de rutas para el tamaño de camada. F_i se refiere al valor filogenético de una característica y E_i se refiere a su valor específico. Los coeficientes asociados a las flechas representan coeficientes de ruta (*path coefficients*) y miden la magnitud de la influencia que ejerce cada variable causal sobre cada variable efecto.

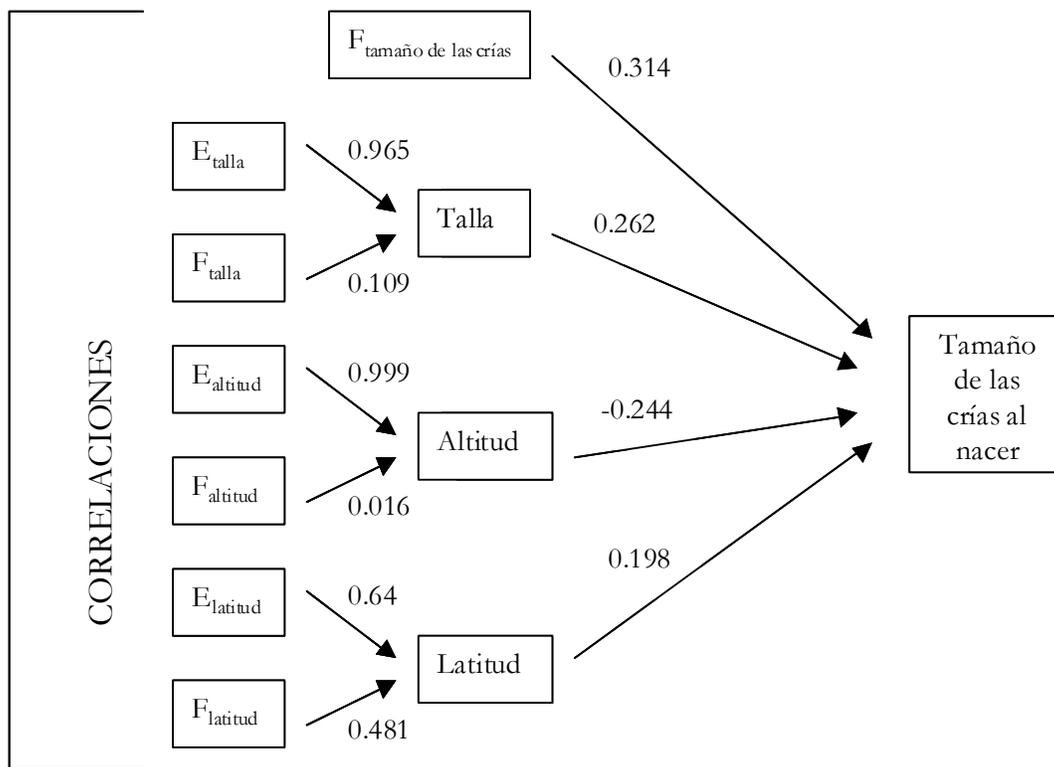


Figura 5.3. Modelo causal utilizado en el análisis de rutas para el tamaño de las crías al nacer. F_i se refiere al valor filogenético de una característica y E_i se refiere a su valor específico. Los coeficientes asociados a las flechas representan coeficientes de ruta (*path coefficients*) y miden la magnitud de la influencia que ejerce cada variable causal sobre cada variable efecto.

5.3. Resultados

5.3.1. Evaluación de la Inercia Filogenética

Las especies del género *Xenosaurus* parecen presentar una fuerte restricción filogenética en el tamaño de camada ($\rho = 0.58$, $P < 0.05$), con un 45.29% de varianza en el carácter que es explicada por la filogenia del grupo (Tabla 5.2). Sin embargo, en los otros dos atributos de historias de vida el impacto de las relaciones filogenéticas es mínimo (tamaño de las crías: $\rho = -$

0.06, $P = 0.89$; talla de las hembras: $\rho = 0.28$, $P = 0.41$) y la varianza explicada por la filogenia es menor al 15% (tamaño de las crías: $R^2 = 0.0796$; talla de las hembras: $R^2 = 0.1349$) (Tabla 5.2). Tanto los coeficientes de autocorrelación filogenética (ρ), como los coeficientes de determinación (R^2) que fueron obtenidos en las tres características de historias de vida de especies del género *Sceloporus*, fueron menores que los observados con las especies de *Xenosaurus* (Tabla 5.2). Al parecer, las especies más cercanas del grupo *torquatus* son las que presentan las disimilitudes más marcadas entre sí en lo que se refiere al tamaño de la camada, al tamaño de las crías al nacer y a la talla de las hembras adultas ($\rho < -0.55$ en los tres casos). Además, en los tres atributos la filogenia de estas especies del género *Sceloporus* apenas alcanza a explicar un 6.7% de la varianza observada.

Tabla 5.2. Valores del coeficiente de autocorrelación (ρ) y de la proporción de varianza del carácter que es explicada por la filogenia (R^2) en tres atributos de historias de vida para especies de los géneros *Xenosaurus* y *Sceloporus*. Los datos de este último género pertenecen a especies del grupo *torquatus* y fueron obtenidos de Rubio-Pérez 2002. * = Coeficientes de autocorrelación estadísticamente distintos de cero con un nivel de significancia igual a 0.05.

	Tamaño de camada	Tamaño de las crías	Tamaño de las hembras adultas
<i>Xenosaurus</i>			
ρ	0.58*	-0.06	0.28
R^2	0.4529	0.0796	0.1349
<i>Sceloporus</i>			
ρ	-0.73*	-0.76*	-0.57*
R^2	0.063	0.064	0.067

5.3.2. Correlaciones entre los Atributos Analizados y la Altitud y la Latitud

Se llevaron a cabo correlaciones entre el tamaño de la camada y el tamaño de las crías al nacer, entre la talla de las hembras y el tamaño de la camada, y finalmente entre la talla de las hembras

y el tamaño de las crías al nacer, utilizando: 1) los datos originales antes de corregir por la filogenia, 2) los contrastes filogenéticamente independientes (*CFIS*), y 3) los valores específicos obtenidos de los análisis de autocorrelación filogenética (vectores ϵ) (Figura 5.4). La única relación significativa se presentó entre el tamaño de camada y la talla de las crías al nacer, y esta correlación fue *negativa* y estadísticamente significativa al utilizar tanto los valores crudos antes de corregir por las relaciones filogenéticas, como al emplear los valores libres de efectos filogenéticos (vectores ϵ) (Figura 5.4 *a* y *g*). La talla promedio de las hembras adultas no tuvo correlaciones significativas ni con el tamaño de camada ni con la talla de las crías al nacer en ningún caso (valores crudos, contrastes filogenéticamente independientes y residuales del modelo de autocorrelación filogenética; Figura 5.4 *b*, *c*, *e*, *f*, *h*, *i*). No se encontró ninguna asociación significativa entre los tres atributos analizados al utilizar *CFIS*, lo que indica la falta de evolución correlacionada entre estos caracteres a lo largo de la historia evolutiva del grupo (Figura 5.4 *d*, *e* y *f*).

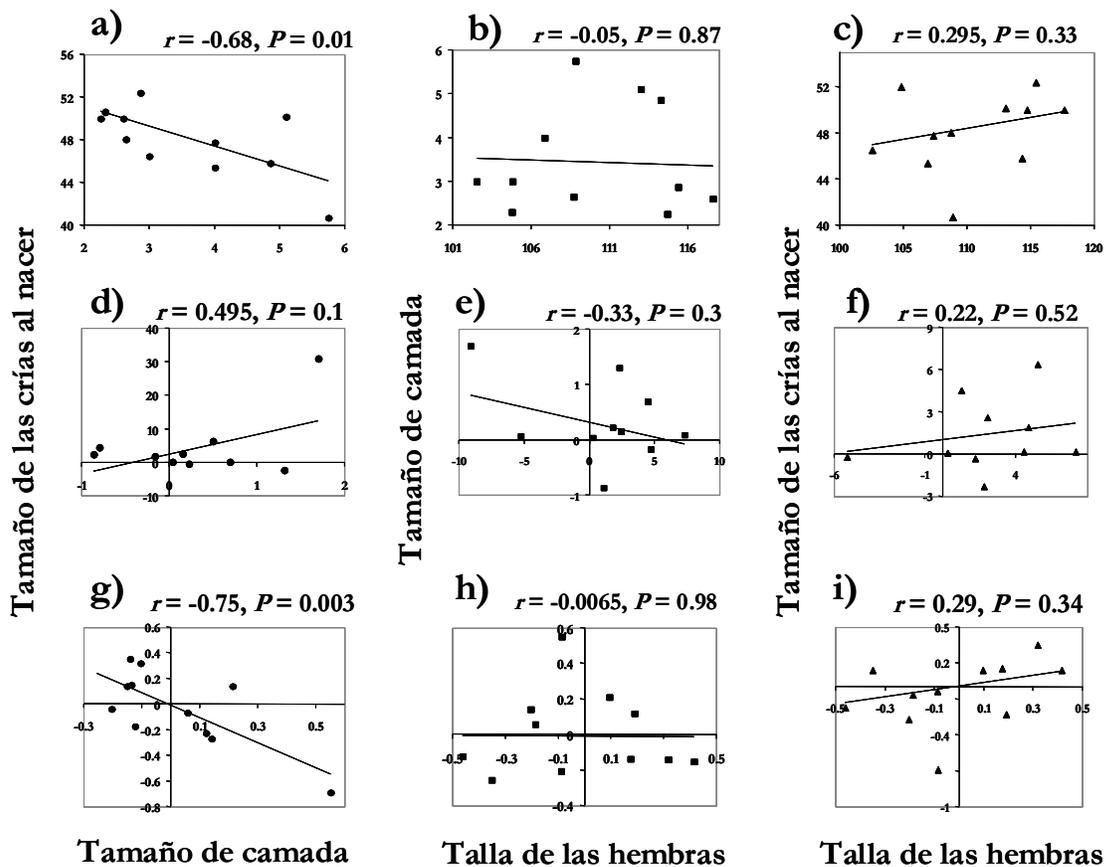


Figura 5.4. Correlaciones entre los tres caracteres de historias de vida que han sido analizados en este capítulo utilizando: *a*, *b* y *c*) los datos crudos antes de tomar en cuenta a la filogenia; *d*, *e* y *f*) los contrastes filogenéticamente independientes; y *g*, *h* e *i*) los vectores residuales del modelo de autocorrelación filogenética. *a* y *g* muestran correlaciones negativas significativas entre tamaño de camada y tamaño de las crías al nacer ($P < 0.05$).

Se realizaron también correlaciones entre las variables de historias de vida y la altitud y latitud a la que viven las poblaciones empleando tanto los datos originales como los vectores e , libres de inercia filogenética. En ningún caso, ni antes ni después de corregir por las relaciones filogenéticas, existió alguna correlación significativa (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Resultados de las correlaciones entre las tres características de historias de vida consideradas y la altitud y la latitud a las que habitan las poblaciones utilizando los valores originales y los vectores e . Se muestran coeficientes de correlación (r), coeficientes de determinación (R^2), además del valor del estadístico t de student y su probabilidad asociada (P) que prueban la hipótesis nula de que no existe relación entre las variables.

	r	R^2	t	P
Tamaño de la camada vs. altitud				
Datos originales	0.16	0.03	0.55	0.59
Vectores e	0.08	0.006	0.026	0.80
Tamaño de la camada vs. latitud				
Datos originales	-0.47	0.22	1.76	0.11
Vectores e	-0.33	0.11	1.16	0.27
Talla de las crías vs. altitud				
Datos originales	-0.28	0.08	0.97	0.35
Vectores e	-0.29	0.08	1.00	0.34
Talla de las crías vs. latitud				
Datos originales	0.24	0.06	0.83	0.42
Vectores e	0.26	0.07	0.88	0.40
Talla de las hembras vs. altitud				
Datos originales	-0.18	0.03	0.61	0.55
Vectores e	-0.13	0.02	0.42	0.68
Talla de las hembras vs. latitud				
Datos originales	0.42	0.18	1.53	0.15
Vectores e	0.35	0.12	1.24	0.24

5.3.3. Proporción de Varianza en el Tamaño de Camada y en la Talla al Nacer que es Explicada por Factores Filogenéticos y Específicos

En los modelos causales de las figuras 5.2 y 5.3 puede notarse que cada variable causal (excepto el valor filogenético de cada atributo) está compuesta por un vector específico ($E = \text{vector } e$) y un vector filogenético ($F = \text{vector } \rho W y$) de acuerdo con el modelo de autocorrelación filogenética (Cheverud et al. 1985, Cheverud y Dow 1985). Mediante los coeficientes de rutas, las correlaciones entre los componentes filogenéticos (variables F_i en los modelos causales; Tabla 5.4) y aquellas entre los componentes específicos (variables E_i en los modelos causales;

Tabla 5.5) se estimó la proporción de la varianza, tanto del tamaño de la camada como de la talla de las crías al nacer, que es explicada por *rutas específicas* (factores causales libres de efectos históricos) y aquella que es explicada por *rutas filogenéticas* (factores causales determinados por las relaciones filogenéticas).

Tabla 5.4. Correlaciones entre los componentes filogenéticos incluidos como factores causales del tamaño de camada y de la talla de las crías al nacer.

	F _{tamaño de camada}	F _{talla de las crías}	F _{talla}	F _{altitud}	F _{latitud}
F _{tamaño de camada}	1				
F _{talla de las crías}	-	1			
F _{talla}	-0.133	-0.331	1		
F _{altitud}	-0.328	-0.48	0.474	1	
F _{latitud}	-0.78	-0.728	0.661	0.589	1

Tabla 5.5. Correlaciones entre los componentes específicos incluidos como factores causales del tamaño de camada y de la talla de las crías al nacer.

	E _{talla}	E _{altitud}	E _{latitud}
E _{talla}	1		
E _{altitud}	-0.132	1	
E _{latitud}	0.251	-0.222	1

El modelo causal del tamaño de la camada (Figura 5.2) explica el 55.06% de la varianza total en este atributo (Tabla 5.6). El 52.48% se encuentra explicado por factores determinados filogenéticamente, mientras que solamente el 2.58% está explicado por factores específicos que podrían atribuirse a evolución independiente (Tabla 5.6). El 52.48% de la varianza que está explicado por factores filogenéticos no es considerablemente diferente del valor de R^2 (0.4529; Tabla 5.2) obtenido mediante el modelo de autocorrelación filogenética; este último valor

también estima el porcentaje de variación en el atributo que se encuentra determinado por las relaciones filogenéticas.

Tabla 5.6. Proporciones de la varianza en el tamaño de camada que son explicadas por los valores filogenéticos (F) y específicos (E) de la talla, la altitud y la latitud. F_{corr} y E_{corr} se refieren a los porcentajes de varianza que son explicados por las correlaciones entre los factores filogenéticos y específicos respectivamente.

Factor causal	% de varianza	Factor causal	% de varianza
$F_{\text{tamaño de camada}}$	0.4409	E_{talla}	0.0055
F_{talla}	0.00007	E_{altitud}	0.0035
F_{altitud}	0.0000009	E_{latitud}	0.0095
F_{latitud}	0.0053	E_{corr} $E_{\text{vegetación}}$	0.0073
F_{corr}	0.0785	E_{total}	0.0258
F_{total}	0.5248	<i>Gran Total</i>	0.5506

El modelo causal que trata de explicar la variación en el tamaño de las crías al nacer dentro del género *Xenosaurus* explica el 34.86% de la varianza total de la talla de las crías (Figura 5.3; Tabla 5.7). El 16.32% se encuentra explicado por factores filogenéticos, mientras que el 18.54% está explicado por los factores específicos que fueron incluidos en este análisis de rutas (Tabla 5.7). Del método de autocorrelación filogenética que fue aplicado sobre el tamaño de las crías se obtuvo un valor de R^2 igual a 0.0796 (Tabla 5.2), mismo que no es drásticamente diferente del 16.32% de la varianza en el carácter que está determinado por la filogenia del grupo de acuerdo al análisis de rutas.

Tabla 5.7. Proporciones de la varianza en la talla de las crías al nacer que son explicadas por los valores filogenéticos (F) y específicos (E) de la talla, la altitud y la latitud. F_{corr} y E_{corr} se refieren a los porcentajes de varianza que son explicados por las correlaciones entre los factores filogenéticos y específicos respectivamente.

Factor causal	% de varianza	Factor causal	% de varianza
$F_{\text{tamaño de las crías}}$	0.0986	E_{talla}	0.0639
F_{talla}	0.0008	E_{altitud}	0.0594
F_{altitud}	0.000015	E_{latitud}	0.016
F_{latitud}	0.0091	E_{corr}	0.0461
F_{corr}	0.0547	E_{total}	0.1854
F_{total}	0.1632	<i>Gran Total</i>	<i>0.3486</i>

5.4. Discusión

El tamaño de camada en las especies del género *Xenosaurus* parece tener una considerable influencia filogenética ($\rho = 0.58$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.4529$), lo que contrasta con las especies del grupo *torquatus* del género *Sceloporus*, en las que son los taxa más cercanos los que presentan las mayores diferencias entre sí en esta variable ($\rho = -0.73$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.063$). Este último resultado puede explicarse al tomar en cuenta la diversidad de microhábitats que utilizan estas especies del género *Sceloporus*, entre los que se cuentan troncos de árboles, superficies rocosas y diferentes tipos de sustratos (Rubio-Pérez 2002), lo cual permite suponer que el tamaño de camada en este último grupo ha estado sujeto a diferentes presiones de selección dirigidas de forma distinta en cada especie, e incluso en diferentes poblaciones de la misma especie que explotan espacios distintos. Puesto que se ha documentado que la morfología de diferentes especies de lagartijas ha respondido de manera adaptativa al uso del recurso espacio (Losos 1994, Rubio-Pérez 2005), es posible asumir que las características de historias de vida responderían de manera análoga a la diversidad de microhábitats. En este mismo sentido, es

probable que la restricción filogenética en el número de vástagos producidos por las especies del género *Xenosaurus* esté asociada a la restricción en el hábitat que ocupan estas especies, que son las grietas en las rocas; esto último ha promovido la evolución de una morfología aplanada, la cual debe limitar el espacio dentro del cuerpo que puede ser destinado a la producción de embriones (Ballinger et al. 2000a). Esta limitante se acentúa si se toma en cuenta que, al parecer, todas las especies del género son vivíparas (Ballinger et al. 2000c, Zamora-Abrego 2004), por lo que las crías deben desarrollarse dentro del cuerpo de las hembras. De este modo, la posibilidad de producir muchas crías por camada se ve minimizada por restricciones de diseño comunes a todas las especies del género.

Por el contrario, el tamaño de las crías al nacer no parece estar influido de forma significativa por las relaciones filogenéticas entre las especies de este género ($\rho = -0.06$, $P = 0.89$, $R^2 = 0.0796$) y el peso de la inercia filogenética en este carácter no fue distinto al observado en las especies del género *Sceloporus* que han sido contempladas en este capítulo ($\rho = -0.76$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.064$). Así, puede verse que las especies del género *Xenosaurus* sufren restricciones en cuanto al número de embriones que pueden desarrollarse *in utero*, pero sí muestran variación independiente de la filogenia en el tamaño de las crías producidas. De esta forma, las respuestas ante las distintas presiones de selección que han enfrentado estas especies se han reflejado en variaciones del tamaño de las crías. Por ejemplo, es probable que en las regiones donde haya existido una alta densidad se hayan favorecido a los fenotipos que produjeran vástagos más grandes, con mejores capacidades competitivas. Puede sugerirse, entonces, que la evolución del tamaño de las crías dentro del género *Xenosaurus* ha estado determinada en gran medida por factores ecológicos.

En *Xenosaurus* el tamaño de los adultos (i.e., longitud hocico-cloaca de las hembras en estado reproductivo) tampoco se encuentra afectado de forma significativa por la filogenia ($\rho = 0.28$, $P = 0.41$, $R^2 = 0.1349$), al igual que en el caso de las especies analizadas del género *Sceloporus* ($\rho = -0.57$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.067$). Diversas circunstancias ecológicas podrían evocarse para explicar la evolución del tamaño dentro del género *Xenosaurus*. La primera puede referirse a la competencia, factor que debió haber favorecido tallas grandes en ambientes altamente competitivos donde los recursos hayan sido limitados. Otra forma de explicar las diferencias en tamaño que se observan dentro de este grupo taxonómico radica en una posible relación de la morfología con el microhábitat. Estudios de ecomorfología han sugerido respuestas adaptativas de la forma del cuerpo ante el uso del microhábitat en lagartijas (Losos 1994, Aerts et al. 2000). Aquellas localidades en las que el tamaño de las grietas sea pequeño y estrecho favorecerían la presencia de lagartijas de longitudes reducidas. Sin embargo, hasta ahora ningún trabajo ha explorado a profundidad la posible relación entre la longitud de estos animales y las características particulares de las grietas de roca que habitan. Una tercera explicación de la variación en el tamaño adulto podría estar relacionada con la intensidad de mortalidad: en ambientes en los que la mortalidad de los adultos es baja, los organismos deben tener mejores probabilidades de alcanzar edades (y tallas) considerables y, consecuentemente, el tamaño promedio de lagartijas reproductoras debe ser mayor. Por otro lado, no puede descartarse la contribución del azar y de diversos factores genéticos como posibles fuerzas que le han dado dirección a la evolución de la talla corporal dentro del género *Xenosaurus*.

La teoría de historias de vida asume que las características de historias de vida tienen una influencia directa en la adecuación de los organismos (Roff 1992, Stearns 1992). A causa de esto, se espera que los atributos de historias de vida se encuentren bajo constante presión de

selección natural y, por lo tanto, los cambios en estos caracteres a través del tiempo podrían ser más marcados en comparación con otro tipo de caracteres, tales como los morfológicos (Campbell 1977, Morales 2000b). Puede entonces esperarse una baja inercia filogenética en caracteres asociados directamente con la reproducción, sobrevivencia y crecimiento. Esta predicción se ha cumplido con especies de los géneros *Sceloporus* (Rubio-Pérez 2002) y *Varanus* (Pianka 1995), mientras que en *Xenosaurus*, se observa baja inercia en el tamaño de las crías al nacer y en la longitud de los adultos, no así en el número de crías producidas en cada evento reproductivo, atributo que parece estar determinado en un grado considerable por la filogenia del grupo. Aún debe cuantificarse y compararse la proporción de inercia filogenética en un número mayor de caracteres morfológicos y de historias de vida dentro del género *Xenosaurus* para poner a prueba de manera rigurosa esta predicción de mayor inercia en la morfología y menor inercia en la historia de vida.

La única correlación significativa entre los caracteres de historias de vida que han sido analizados en este capítulo al utilizar los datos crudos (i.e., antes de corregir por la filogenia) fue entre el tamaño de camada y la talla de las crías producidas. Las especies consideradas parecen experimentar un compromiso entre el número y el tamaño de los vástagos producidos. Sin embargo, al utilizar el método de contrastes filogenéticamente independientes (CFIS) no existió una relación significativa entre estas dos características, lo que implica que no ha habido una evolución correlacionada entre el número y tamaño de los vástagos a lo largo de la historia evolutiva del género. Por otro lado, la relación entre estos dos atributos de historias de vida fue inversa y significativa al usar los valores libres de efectos filogenéticos (vectores e del modelo de autocorrelación). Puede concluirse, entonces, que este compromiso de historia de vida tiene su explicación en un nivel ecológico, en el que la respuesta de las diferentes especies a

presiones de selección particulares sobre el esfuerzo reproductor se ha reflejado en un aumento o disminución del tamaño las crías, compensando la restricción filogenética en el tamaño de camada. Este compromiso de historia de vida ha sido documentado en una gran cantidad de especies y en la mayoría de los casos se asume una base morfológica y fisiológica de la relación inversa entre número y tamaño de la progenie (Roff 1992, Stearns 1992). En el caso del género *Xenosaurus*, este compromiso parece estar determinado por la morfología aplanada que comparten las especies del grupo. Cabe destacar que los compromisos entre caracteres de historias de vida son otro importante grupo de restricciones que limitan la evolución de este tipo de atributos y las especies del género *Xenosaurus* no se encuentran exentas de ellas (Stearns 1989, 1992, Schwarzkopf 1994).

No existió ninguna relación significativa entre los tres caracteres de historias de vida considerados y la altitud o la latitud a la que viven las poblaciones incluidas en este análisis. De acuerdo con la teoría del continuo “rápido-lento” y su posible relación con un gradiente altitudinal-latitudinal en la sobrevivencia de lagartijas³, las poblaciones situadas a mayores altitudes o latitudes, a través de una supuesta menor mortalidad adulta, debieron evolucionar características asociadas al extremo “lento” del continuo entre las que se cuenta una baja fecundidad. En este sentido, se esperaba que las poblaciones habitantes de altitudes o latitudes relativamente mayores produjeran camadas más pequeñas, es decir, se predijo una relación inversa entre altitud o latitud y el tamaño de la camada (como una medida de fecundidad). Sin embargo, esta predicción no se cumplió con las especies analizadas.

³ La relación entre un continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida y un gradiente en la distribución altitudinal-latitudinal de poblaciones de lagartijas se ha tratado con detalle en el Capítulo IV.

Se aplicaron análisis de rutas sobre el tamaño de la camada y sobre el tamaño de las crías con la finalidad de cuantificar la proporción de la varianza en estos atributos que está explicada por diversos factores filogenéticos y específicos. El análisis de rutas que se llevó a cabo sobre el tamaño de la camada estimó que los efectos filogenéticos explican el 52.48% de la varianza del atributo, mientras que la evolución independiente de cada especie explica únicamente el 2.58%. Al intentar entender las causas de las diferencias entre las especies del género *Xenosaurus* en el tamaño de camada, es posible referirse a los resultados del análisis de rutas para argumentar que el número de crías que produce cualquier especie está restringido en un 52% por las relaciones filogenéticas, mientras que el 2.6% de la variación está determinado por evolución independiente o adaptativa en respuesta a las correlaciones entre diversos factores específicos (ver tabla 5.6). Al parecer, los efectos locales de la altitud y de la latitud no han ejercido un impacto considerable sobre la evolución del tamaño de camada de estas especies (proporción de varianza explicada menor a 1% en ambos casos). Similarmente, la variación en este atributo no se encuentra afectada por el componente específico del tamaño de estas lagartijas (proporción de varianza explicada menor a 1%; ver tabla 5.6). Un porcentaje considerablemente alto de la varianza observada en este carácter (44.94%) no pudo ser explicado por el modelo causal utilizado, por lo que distintos factores a los que se consideraron aquí debieron haber jugado un papel determinante en la evolución del tamaño de puesta de las especies del género *Xenosaurus*.

El modelo causal que fue propuesto para explicar la variación en la talla de las crías al nacer permite explicar solamente el 34.86% de la varianza de este atributo. El 16.32% de la varianza está determinado por la filogenia, mientras que el restante 18.54% está explicado por pequeños efectos del tamaño corporal del adulto (6.39%), de la altitud en que habitan las poblaciones

(5.94%) y de la correlación entre distintos factores específicos de cada localidad (4.61%) (Tabla 5.7). La proporción de varianza en la talla de las crías que se explica por la latitud es prácticamente despreciable (1.6%). El 65.14% de la variación observada en este atributo de historias de vida no pudo ser explicado por los factores incluidos en este modelo causal, por lo que resulta necesaria la exploración futura de otros posibles factores que pudiesen haber afectado de manera significativa la evolución del tamaño de las crías en estas especies (e.g., diferencias entre localidades en intensidad de depredación, en disponibilidad de recursos, o en mortalidad denso-dependiente). Las pequeñas proporciones de la variación en la talla de las crías al nacer que están determinadas por la altitud (5.94%) y la latitud (1.6%) a las que habitan las poblaciones consideradas apoyan los resultados previos en los que no se encontraron correlaciones significativas entre estos factores de distribución geográfica y este atributo de historias de vida.

Con base en toda la evidencia anterior, es posible concluir que *Xenosaurus grandis* presenta una restricción filogenética considerable en el tamaño de la camada, determinada por la morfología aplanada que presenta y que comparte con las demás especies del género. Sin embargo, dentro de ciertos límites, los individuos de esta especie han desarrollado un tamaño de puesta relativamente alto (5.1 crías en comparación con 3.44 ± 0.33 que es el tamaño promedio de camada de todas las especies analizadas). De acuerdo con la propuesta de que los ambientes de mayor duración del periodo adecuado para la actividad de lagartijas (como lo es un bosque tropical en comparación con un bosque templado) favorecen, a través de una mayor mortalidad, la evolución de formas de vida “rápidas” con alta fecundidad, es posible que *X. grandis* haya experimentado presiones de mortalidad considerablemente altas (en comparación con aquellas especies del género que habitan zonas donde la duración de la estación de

actividad es menor, como los bosques templados en que habitan *X. pápalo* y *X. phalaroanthereon*; Tabla 5.1) y, por lo tanto, haya tendido a producir un número de crías relativamente mayor para compensar esta alta mortandad. El precio de este aumento en el tamaño de la camada ha sido pagado en la talla de las crías, tal como lo indica el compromiso entre número y tamaño de la progenie que ha sido documentado en este capítulo. Las crías de *X. grandis* miden en promedio 50.18 mm de longitud hocico-cloaca, media ligeramente menor de la registrada en *X. agrenon* (52 mm LHC), en *X. phalaroanthereon* (52.4 mm LHC) y en *X. platyceps* (50.46 mm LHC), especies cuyos tamaños de camada promedio son 3, 2.86 y 2.29 crías respectivamente (Tabla 5.1).

No es posible enunciar una generalización con respecto a la fuerza de la inercia filogenética en la historia de vida de *X. grandis* con base en los resultados obtenidos. Se esperaba encontrar alta inercia filogenética en las tres características de historias de vida analizadas y únicamente una de ellas presentó una cantidad considerable de efectos filogenéticos (tamaño de camada). Por el contrario, la talla de las crías al nacer y la longitud de las hembras no parecieron estar influidas por las relaciones filogenéticas entre las especies. Por lo tanto, no puede afirmarse que exista un alto impacto de la evolución compartida dentro del género sobre la historia de vida de *X. grandis*. Aunque algunos caracteres parecen haber permanecido relativamente conservados y compartidos con otras especies del género, otras características, como el tamaño de las crías, parecen haber variado mucho a lo largo del tiempo, respondiendo adaptativamente a diferentes condiciones ecológicas. Es necesario cuantificar el impacto de las relaciones filogenéticas en otros caracteres de historias de vida de la especie, como las tasas de crecimiento corporal, la masa relativa de la puesta y la edad a la madurez.

Las conclusiones que han sido expuestas con anterioridad deben tomarse con precaución, puesto que los análisis del presente capítulo presentan dos debilidades relevantes. Primero, los tamaños de muestra a partir de los cuales fueron estimadas las características de historias de vida, sobre todo de las especies aún no descritas (*X. zoquitlan*, *X. sierrajuarez*, *X. pápalo* y *X. chiapas*), fueron pequeños debido a que en las colecciones el número de ejemplares existentes de estas especies es reducido. Segundo, la filogenia utilizada no incluyó a todos los taxa que en un futuro próximo serán reconocidos como especies nuevas, por lo que la precisión de los resultados no es tan alta como lo hubiera sido si se hubiera contado con datos para todas las especies del género. Se resalta entonces la necesidad de caracterizar adecuadamente los atributos de historias de vida de todas las especies del género para poder obtener una evaluación más completa y robusta del impacto de la inercia filogenética en este tipo de caracteres dentro el género *Xenosaurus*.

Capítulo VI

Discusión General

6.1. Evolución y Ecología de la Historia de Vida de *Xenosaurus grandis*

En esta investigación se ha documentado que diversos factores ecológicos como la temperatura y la disponibilidad de alimento pueden afectar significativamente la expresión de algunos caracteres de historias de vida de los individuos de *Xenosaurus grandis*, tales como la sobrevivencia y el crecimiento corporal. Sin embargo, algunos aspectos históricos han ejercido también un impacto considerable sobre este tipo de atributos en esta especie.

El uso estricto de grietas de rocas como microhábitat es un rasgo de gran relevancia que comparten todas las especies del género *Xenosaurus* (Ballinger et al. 2000b, 2000c, Lemos-Espinal et al. 2000a, 2000b, Smith et al. 2000b). Debido a esto puede sugerirse que, tanto la distribución actual, como muchas de las características ecológicas de las especies pertenecientes a este género, están determinadas desde mucho tiempo atrás, tal vez desde su ancestro común, precisamente debido al hábito de vivir dentro de grietas de rocas. Esta característica compartida pudo haber promovido que diversos aspectos morfológicos, ecológicos, fisiológicos, conductuales, demográficos y de la historia de vida de estas lagartijas tengan un componente filogenético marcado. Todas las especies exhiben una morfología aplanada que presumiblemente puede considerarse como adaptativa al uso de su espacio (King y Thompson 1968). Asociadas también a este hábito saxícola estricto, se pueden observar en todas las especies del género tasas metabólicas bajas, modo de forrajeo del tipo

“sentarse y esperar” y una baja capacidad de termorregular de manera activa (Ballinger et al. 1995, Lemos-Espinal et al. 1996b, 1997a, 1998b, 2003a, 2003b). Tales caracteres podrían representar adaptaciones al estilo de vida particular de estas especies y debieron haber estado presentes ya desde el ancestro común. Vivir dentro de grietas de rocas y poseer la morfología adecuada para el uso de tal espacio, que a su vez generan en conjunto altas probabilidades de sobrevivir, debieron tener un costo en la conducta y en la fisiología: la sobrevivencia aumentó, pero a cambio se sacrificó la termorregulación activa y por consecuencia la tasa metabólica disminuyó considerablemente, al igual que la eficiencia digestiva y las tasas de crecimiento corporal. No fue posible la búsqueda activa de presas, sino que se favorecieron fenotipos con modos de forrajeo acechador y generalista que se alimentaran de todo lo que entrase o pasase cerca de la grieta (Lemos-Espinal et al. 2003a). Desde luego que estos caracteres asociados a la ocupación de grietas, lejos de considerarse como restricciones históricas (puesto que se han retenido desde el ancestro común), aún poseen un alto valor adaptativo que ha permitido la supervivencia de las especies. Puede sugerirse que las probables variaciones de estos caracteres que han surgido a lo largo del tiempo, han sido eliminadas por la selección natural, debido a que la mayor adecuación se alcanza precisamente mediante la presencia de estos atributos. Una prueba de ello puede ser que aunque *X. grandis* no ha podido ser encontrada en las montañas vecinas al Cerro Buena Vista (localidad de estudio), en el área de trabajo la población presenta un alto potencial de incremento poblacional.

Las características del género *Xenosaurus* que se han mencionado, parecen determinar en un amplio grado la historia de vida de las especies. Por ejemplo, la alta proporción de sobrevivencia de un año a otro en todos los estadios, así como la tasa de crecimiento

corporal lenta, pueden considerarse también como consecuencias del hábito de vivir en grietas de rocas. De igual modo, se ha discutido que el tamaño de camada presenta una fuerte influencia de las relaciones filogenéticas, pues presumiblemente se encuentra restringida por la morfología aplanada. Desde luego, no es posible desacreditar la importancia de factores ecológicos particulares de cada localidad; sin embargo, es suficientemente claro el marcado componente filogenético en la historia de vida de las especies del género. Debe resaltarse también que puede esperarse una menor influencia de la historia evolutiva del grupo sobre las características de historias de vida, en comparación con la inercia filogenética que debe existir en otro tipo de caracteres como los morfológicos y conductuales (e.g., todas las especies tienen morfología aplanada y forrajeo acechador, Ballinger et al. 2000c, Lemos-Espinal et al. 2003a) y la explicación tentativa para esta hipótesis es que los caracteres de historias de vida tienen un impacto directo en la adecuación de las especies y por ello deben ser más frágiles al cambio evolutivo en comparación con otro tipo de rasgos fenotípicos (Campbell 1977, Morales 2000b). Para poner a prueba esta hipótesis es necesario cuantificar la proporción de inercia filogenética en un número mayor de atributos de historias de vida, así como en características morfológicas y conductuales.

Sin embargo, para poder explicar la evolución de ciertos aspectos de la historia de vida de las especies del género *Xenosaurus*, tal vez sea necesario remitirse mucho más tiempo atrás. La separación de las superfamilias Scincomorpha y Anguimorpha dentro del grupo Autarchoglossa (Apéndice A), tuvo serias implicaciones en la evolución y diversificación posterior de los taxa incluidos dentro de cada uno de estos dos grupos. En general, con ciertas variaciones mínimas, todas las familias incluidas en el grupo Anguimorpha están compuestas por especies de elevada longevidad y madurez tardía, mientras que dentro del

grupo Scincomorpha existe una mayor tendencia a ciclos de vida relativamente más cortos y de madurez temprana (Pianka y Vitt 2003) (Apéndice A). Indudablemente *X. grandis*, al igual que las demás especies del género, ha retenido parte de estas características (retraso en la madurez y ciclo de vida largo) desde el ancestro que originó al grupo Anguimorpha, características enfatizadas aún más por el hábito de vivir exclusivamente dentro de grietas de rocas que se observa, dentro de Anguimorpha, exclusivamente en este género. En este sentido, la alta sobrevivencia que se ha registrado en estas especies y que a su vez ha favorecido ciclos de vida largos y madurez tardía (Tinkle 1969, Tinkle et al. 1970), se debe en gran parte a la gran seguridad que les otorgan las grietas en las que viven (Lemos-Espinal et al. 2003c, Rojas-González en preparación, Zamora-Abrego en preparación).

Todavía es posible retroceder aún más en el tiempo para considerar también la separación entre los grandes grupos Iguania y Scleroglossa y el impacto de este evento en la historia de vida de *X. grandis*. Existe una diferencia general entre Iguania y Scleroglossa en la masa relativa de la puesta que puede ser explicada de la siguiente manera: las diferentes familias que comprenden al grupo Iguania se caracterizan por no presentar discriminación química de la presa y por un generalizado modo de forrajeo del tipo “sentarse y esperar”. Por lo general, se asume que estos caracteres provienen del ancestro común que dio origen a este grupo (Cooper 1994, Zug et al. 2001, Vitt et al. 2003) (Apéndice A). Este modo de forrajeo relativamente pasivo implica una menor movilidad y, por lo tanto, la consecuente evolución de rasgos morfológicos y fisiológicos capaces de producir camadas relativamente grandes (Vitt y Congdon 1978, Huey y Pianka 1981, Pianka y Vitt 2003). Hay especies del género *Ctenosaura* que alcanzan a producir puestas de 40 huevos en promedio (e.g., *Ctenosaura similis*: 43.4 de tamaño promedio de puesta, Van Devender 1982b), mientras que algunas especies

del género *Sceloporus* pueden producir camadas de cerca de 20 huevos (e.g., *Sceloporus clarki*: 19.1 de tamaño promedio de puesta, Tinkle y Dunham 1986). Por otro lado, el ancestro común que dio origen al grupo Scleroglossa y que divergió del ancestro de los Iguánidos, presentaba discriminación química de la presa y un modo de forrajeo comparativamente activo (Cooper 1994) (Apéndice A). Esto produjo especies descendientes más móviles y que desarrollaron morfologías adecuadas a esta mayor actividad (Pianka y Vitt 2003). Por ejemplo, pueden distinguirse claramente morfologías adaptadas a un patrón de forrajeo evidentemente activo en especies de las familias Teiidae, Gymnophthalmidae y Lacertidae, cuyos cuerpos son alargados y con diseño “aerodinámico”. Esta morfología impuso una restricción filogenética en el número y tamaño de embriones que estas especies son capaces de producir (Vitt y Breitenbach 1993). De este modo, la masa relativa de la puesta es baja dentro del grupo Scleroglossa desde su ancestro común (Vitt y Price 1982). Con base en esto, puede afirmarse que aún a pesar de que la diversificación posterior del grupo Scleroglossa dio origen al grupo Anguimorpha, dentro del cuál la movilidad se vio disminuida, se ha conservado una masa relativa de la puesta pequeña (i.e., tamaños de camada pequeños) en todas las especies pertenecientes al grupo Scleroglossa. Una vez más, en *Xenosaurus grandis*, al igual que en las demás especies del género, gran parte de este efecto se conserva: el tamaño de puesta más grande registrado para alguna especie de *Xenosaurus* es de 8, y es precisamente en *X. grandis*. Adicionalmente, puede sugerirse que la restricción en el tamaño de puesta de *X. grandis* proviene también de la morfología aplanada (Ballinger et al. 2000a, Lemos-Espinal y Rojas-González 2000). Se destaca entonces un doble arrastre histórico en el tamaño de camada de las lagartijas de esta especie: desde el ancestro que dio origen al grupo Scleroglossa, y desde el ancestro que originó al género *Xenosaurus*. Estas restricciones históricas y morfológicas han dado origen a un compromiso de historia de vida

entre el número de crías y el tamaño de las mismas. Si la restricción ha estado centrada en el espacio disponible dentro del cuerpo del animal para alojar a las crías y vemos que el número de crías que pueden producirse se ha mantenido relativamente constante, entonces la selección natural ha actuado primordialmente sobre el tamaño de las crías dentro de las especies del género *Xenosaurus* en respuesta a las condiciones particulares que ha enfrentado cada especie.

Otro atributo que es relevante en la historia de vida de *X. grandis* es la presencia de viviparidad. Los embriones se desarrollan en su totalidad dentro del cuerpo de la madre y este carácter es presumiblemente compartido por todas las especies del género (Ballinger et al. 2000a, 2000c). Intuitivamente, puede sugerirse una evolución independiente de la viviparidad en el ancestro común de *Xenosaurus*, puesto que en las familias filogenéticamente más próximas se observan ambas modalidades de paridad (oviparidad y viviparidad dentro de la familia Anguillidae), así como exclusivamente oviparidad (en la familia Helodermatidae) (Shine 1985, Blackburn 1999, 2000). Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970) en su análisis de las estrategias reproductivas de especies de lagartijas asociaron de manera general la viviparidad con retrasos considerables en la madurez sexual. El argumento de estos autores es que cuando las especies tienen altas probabilidades de sobrevivir de un año a otro, la selección natural favorece una menor frecuencia de eventos reproductivos por unidad de tiempo y una mayor asignación de recursos al aumento de masa corporal con un consecuente incremento del tamaño de puesta. De este modo, si los eventos reproductivos son pocos, debe haber un esfuerzo reproductor relativamente alto en cada uno de ellos para tratar de aumentar la sobrevivencia de la prole. Para estos autores, el cuidado parental y la viviparidad representan formas de incrementar la energía invertida en cada uno de estos eventos

reproductivos y, por lo tanto, se ven favorecidos en especies con madurez tardía y altas probabilidades de sobrevivir, características presumiblemente presentes en el ancestro del género *Xenosaurus*. Sin embargo, la propuesta de Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970) tenía ciertas debilidades: una de ellas era la falta de un análisis que tomara en cuenta las relaciones filogenéticas entre las especies, mientras que otra posible fuente de error fue que, a pesar de contar con una base de datos que consideraba a una gran cantidad de especies, no incluyó a diversas especies vivíparas de madurez temprana, porque eran especies que en ese entonces no habían sido estudiadas (Blackburn 1998, Blackburn y Vitt 1992, 2002). A pesar de las debilidades de esta última propuesta teórica, no puede descartarse como plausible explicación de la evolución de la viviparidad en el género *Xenosaurus*.

Es difícil tratar de explicar el surgimiento de la viviparidad en el género *Xenosaurus* de acuerdo con la hipótesis del clima frío (Shine 1983, 1985, 2002), fundamentalmente debido a la distribución actual de las especies hoy conocidas. Ninguna de éstas se localiza muy por encima de los 2000 m de altura y la especie ubicada más al norte es *Xenosaurus platyceps*, habitante del sur del estado de Tamaulipas, a una latitud de 23°35'N y a una altitud de 1460 msnm (Smith et al. 2000b, Rojas-González en preparación). Sin embargo, tampoco es posible descartar del todo esta propuesta: el ancestro común del género *Xenosaurus* pudo haberse originado en una época en la que el clima fuera totalmente diferente, con temperaturas más bajas, o en alguna región de mayor latitud o altitud, para después emigrar hacia el sur y a las zonas de menor elevación donde actualmente se han registrado las especies.

Otro posible origen de la viviparidad en el ancestro común del género pudo deberse a la necesidad de las hembras de mantener alejados a los depredadores capaces de alimentarse de huevos dentro de grietas de rocas, a través de la detección química de las sustancias asociadas con los huevos, tales como algunas serpientes quimiorreceptoras. En estos casos la retención prolongada del huevo dentro del útero se vería favorecida, puesto que se evitarían tales sustancias y por lo tanto disminuiría el riesgo de atraer depredadores y aumentaría el número de nacimientos. Este último escenario sería más factible en aquellas especies en las que la hembra no fuese muy eficiente para defender el nido, circunstancia difícil de imaginar en el género *Xenosaurus*: los adultos de estas especies, por su tamaño y la fuerza de su mandíbula (Herrel et al. 2001), bien podrían hacerse cargo de repeler y mantener alejados a posibles depredadores de huevos.

Otra posible circunstancia favorable para el surgimiento de la viviparidad en el ancestro común, que muy probablemente era habitante estricto de grietas de rocas, pudo ser una alta mortalidad de los huevos depositados en las grietas debido a la falta o al exceso de humedad dentro de éstas, o a la falta de temperaturas adecuadas en ciertos microsítios dentro de la grieta. En este último caso, la retención de los huevos por parte de la hembra podría contribuir a la termorregulación, al escoger aquellos lugares dentro de la grieta con la mejor temperatura para el desarrollo adecuado de los embriones. Cuando la temperatura de zonas específicas dentro de la grieta disminuyese o se elevase demasiado, la hembra gestante podría ser capaz de moverse hacia otro punto específico de la grieta, seleccionando así una temperatura favorable para la incubación interna. De ser así, la selección natural habría favorecido a lo largo del tiempo a aquellos fenotipos con el mayor tiempo de desarrollo embrionario interno, hasta promover la evolución de hembras vivíparas. Para poner a prueba

esta última propuesta es necesario determinar si las hembras gestantes presentan cierto grado de conducta termorreguladora dentro de la grieta en comparación con machos o hembras no reproductoras. Estas diversas hipótesis acerca del surgimiento de la viviparidad en el ancestro común del género pueden generar futuros estudios teóricos y experimentales.

Todos los aspectos que han sido mencionados hasta este punto se refieren al impacto de eventos históricos remotos en la determinación de la historia de vida de *X. grandis*. En este sentido, pueden ser considerados como parte del componente V_y de la varianza fenotípica observada en los caracteres de historia de vida de la especie, de acuerdo con el modelo de Ballinger (1983). En resumen, tres eventos históricos han tenido un impacto destacable en la historia de vida de *Xenosaurus grandis*: 1) la divergencia entre Iguania y Scleroglossa, 2) el surgimiento del grupo Anguimorpha y 3) la aparición del género *Xenosaurus* (Figura 6.1).

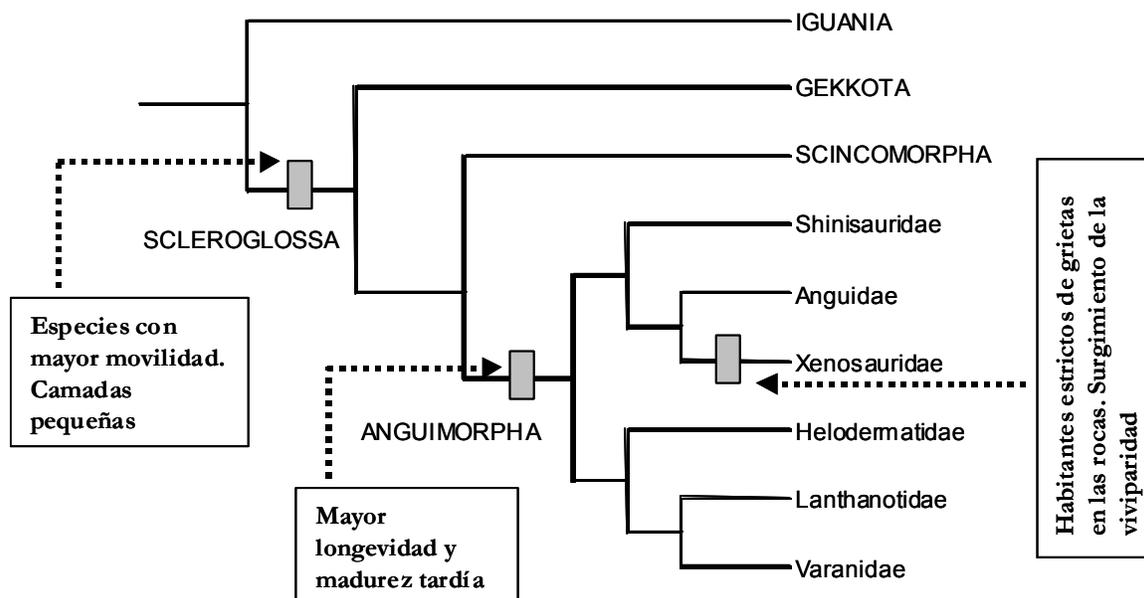


Figura 6.1. Relaciones evolutivas entre algunos grupos de lagartijas de acuerdo con Pianka y Vitt (2003) y Pough et al. (2004). En cuadros grises se muestran los eventos históricos que ejercieron un impacto considerable en la historia de vida de *Xenosaurus grandis*.

En lo que se refiere a la evolución de rasgos de la historia de vida de *X. grandis* de acuerdo con las condiciones ambientales específicas en las que se ha desarrollado esta especie, diversos factores parecen haber determinado adaptaciones locales con base genética que deben corresponder al componente V_c (varianza ecotípica) de acuerdo al modelo de Ballinger (1983), y que sin embargo en esta investigación solo pueden ser consideradas como propuestas teóricas que deben ser comprobadas mediante técnicas de genética cuantitativa y manipulaciones experimentales (Stearns 1992). Por ejemplo, *X. grandis* entre todas las demás especies del género es aquella en la que se observa el mayor tamaño de camada (Ballinger et al. 2000a). Es probable que en la región tropical estacional que habita haya un número mayor de depredadores potenciales (sobre todo en comparación con las especies que habitan bosques templados). Por esta razón es posible que se hayan favorecido aquellas hembras que produjeran mayor progenie para compensar una elevada presión de depredación sobre las crías. Otra explicación puede sugerirse para el tamaño de camada alto que se registra en la especie: una presumible baja disponibilidad de grietas de rocas en conjunto con una estación seca con temperaturas extremas casi inmediatamente después del nacimiento de las crías, pudo haber promovido tamaños grandes de puesta para compensar por las pérdidas generadas por estos dos factores limitantes actuando en conjunto. Para poner a prueba estas ideas son necesarios datos de una mayor cantidad de especies del género en lo que respecta a presión de depredación, mortalidad de crías y juveniles durante la estación desfavorable y disponibilidad relativa de grietas.

Al parecer una vez más la disponibilidad de grietas en las rocas parece haber jugado un papel fundamental en la evolución de las especies del género, esta vez a nivel local. Incluso es

posible sugerir que diferente grado de disponibilidad de este recurso espacial en cada localidad particular puede haber sido la causa de disimilitudes en las características de historias de vida entre las especies. Por ejemplo, si las grietas adecuadas son un recurso limitado, habría entonces una competencia por el espacio y se desarrollaría una conducta agresiva y territorial, al igual que una distribución segregada de la población (estas tres características se observan en *X. grandis*). A su vez, estos caracteres provocarían competencia por oportunidades de apareamiento y selección sexual (Stamps 1983, Martins 1994). *X. grandis* presenta dimorfismo sexual en el que los machos tienen una cabeza más ancha y larga en comparación con las hembras (Smith et al. 1997), estas diferencias intersexuales pueden deberse a selección sexual. Asociado a la selección sexual se pudieron haber favorecido machos que madurasen relativamente más temprano (Smith et al. 2000a) para asentar territorios y comenzar a la menor edad posible la búsqueda y defensa de oportunidades de apareamiento. Si a esto se suma que las hembras de esta especie parecen reproducirse una vez cada dos años (Ballinger et al. 2000a), entonces los machos en la población (que presumiblemente están reproductivamente activos todos los años) enfrentan una reducción de las hembras disponibles de casi el cincuenta por ciento cada estación reproductiva. Estas observaciones apoyan la idea de una fuerte competencia entre machos que pudo haber generado la diferencia de edad a la madurez que se observa entre sexos. El efecto indirecto de la disponibilidad de grietas sobre caracteres de historias de vida, tales como la edad a la madurez sexual, debe ser evaluado cuantificando diferencias entre poblaciones en este recurso, y las posibles relaciones de tales diferencias con variaciones en los atributos de historias de vida.

Es probable que la marcada estacionalidad que se observa en la zona de estudio haya impuesto fuertes presiones a estas lagartijas en el sentido de aprovechar al máximo la época húmeda y crecer en ella tanto como sea posible para alcanzar tallas que aumenten las probabilidades de sobrevivencia, así como la fecundidad. De ser así, tanto la sobrevivencia como la reproducción dependerían en amplio grado del crecimiento corporal y podría entenderse entonces la razón por la cuál el crecimiento es el proceso demográfico con la mayor importancia relativa para la adecuación promedio de esta especie.

Similarmente, este ambiente tropical estacional en que habita esta población de *X. grandis* parece también haber promovido la evolución de plasticidad fenotípica en el crecimiento corporal. Esto es resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente y corresponde al componente V_e del modelo de Ballinger (1983). Sin embargo, esta propuesta no puede afirmarse hasta desechar la hipótesis alternativa de que la diferencia que se encontró entre estaciones en las tasas de crecimiento corporal se encuentra fija genéticamente (Niewiarowski y Roosenburg 1993, Niewiarowski 1994). Se sugieren entonces experimentos de jardín común en los que se manipulen la cantidad de alimento, humedad y temperatura, y se evalúe la respuesta del patrón de incremento corporal a tales manipulaciones. Debido a la varianza ambiental que se registra en esta localidad (se han registrado años tanto extremadamente húmedos como extremadamente secos y cálidos) es probable que otras características de historias de vida también presenten la capacidad de variar su expresión en respuesta al ambiente. En este sentido, si la plasticidad fenotípica en la historia de vida de la especie ha evolucionado debido a la variabilidad ambiental, puede sugerirse un valor adaptativo de esta condición que aún debe explorarse en un número mayor de atributos de historias de vida (Via y Lande 1985, 1987).

Los resultados del análisis demográfico indican un considerable potencial de incremento poblacional. Sin embargo, tal crecimiento no puede ser ilimitado y la cantidad restringida de microhábitats adecuados disponibles (grietas) puede ser el factor limitante más importante. Las altas tasas de sobrevivencia que se registraron en la especie y que presumiblemente se deben en un grado considerable al hábito de vivir en grietas de rocas, demuestran la importancia de este recurso espacial para la adecuación promedio de la especie. La elevada tasa de incremento poblacional predicha por los resultados aquí obtenidos podría mantenerse aún a pesar de que ciertas condiciones ambientales como la temperatura y la precipitación se modifiquen drásticamente en el futuro reciente. Este último resultado enfatiza la importancia de esta población como un posible foco de conservación de esta especie endémica de la región, sobre todo considerando que en la zona comprendida entre Córdoba y Orizaba, en el estado de Veracruz, el grado de deterioro ambiental y de cambio drástico de uso del suelo se encuentra muy avanzado debido a la intensa actividad humana (agricultura, ganadería e industria) que se desarrolla en la región.

6.2. El Continuo “Rápido-Lento” y su Relación con un Gradiente de Altitud-Latitud en Especies de Lagartijas.

En esta investigación se apoya la idea de que la mortalidad adulta que experimentan las especies de lagartijas parece tener un impacto directo en la evolución correlacionada de caracteres de historias de vida (Clobert et al. 1998). Al parecer este factor selectivo ha participado fuertemente en la relación que existe en lagartijas entre la talla adulta, la frecuencia de eventos reproductivos, y la talla y la edad a la madurez (Charnov 1990, 1991a,

1991b, Charnov y Berrigan 1990, Promislow y Harvey 1990). Sin embargo, en esta investigación se demostró también que la mortalidad adulta no parece haber tenido una relación directa con la evolución del tamaño de camada en este grupo de reptiles. Diversos factores pueden haber sido los causantes de dar forma a la diversidad de tamaños de puesta que se observan dentro de y entre especies de lagartijas, tales como restricciones filogenéticas y, a nivel local, podría sugerirse por ejemplo la intensidad de mortalidad en huevos y crías (Vitt y Congdon 1978, Vitt y Price 1982). Aún no se ha propuesto una generalización robusta con respecto al factor o conjunto de factores selectivos que hayan sido los principales responsables de la variación microevolutiva en el tamaño de puesta de especies de lagartijas.

En aquellos organismos que experimentan alta mortalidad en la fase adulta, la selección natural tenderá a favorecer ciclos de vida “rápidos” con alta fecundidad que puedan compensar las pérdidas considerables de organismos reproductores. La estrategia contraria deberá evolucionar en poblaciones con baja mortalidad adulta (Charnov 1990, 1991a, 1991b, Charnov y Berrigan 1990, Promislow y Harvey 1990). Estas ideas sentaron la base de la propuesta del continuo “rápido-lento”, sin embargo, en los trabajos originales de Charnov (1990, 1991a, 1991b), también se documentó una relación positiva entre mortalidad juvenil y mortalidad adulta, así como otras dos relaciones importantes: inversa entre mortalidad juvenil y edad a la madurez y positiva entre mortalidad juvenil y fecundidad. Entonces, surgen algunas preguntas cuya respuesta queda aún por ser explorada: ¿podría la mortalidad juvenil ser un factor selectivo capaz de promover la evolución correlacionada de caracteres de historias de vida?, ¿la mortalidad por sí misma, es decir, sin distinguir entre adulta y juvenil, ha sido capaz de producir las estrategias de historias de vida predichas por el

continuo “rápido-lento”?. Si la respuesta a esta última pregunta fuera afirmativa, entonces la hipótesis del continuo “rápido-lento” podría ser replanteada y el factor selectivo sería entonces la mortalidad en todas las fases del ciclo de vida de los organismos. Es necesario poner a prueba estas ideas en diferentes grupos taxonómicos.

Los resultados cualitativos similares que fueron obtenidos en la exploración del continuo “rápido-lento” tanto antes como después de eliminar los efectos filogenéticos, pueden explicarse de dos formas. En primer lugar, es posible que la mortalidad adulta, actuando a nivel ecológico haya sido en realidad el principal factor responsable de la covariación de caracteres de historias de vida que se observa en la actualidad (sin considerar el tamaño de camada), razón por la cual el impacto de la inercia filogenética en el análisis del continuo “rápido-lento” resultó mínimo. Por otra parte, la segunda explicación se enfoca en una debilidad de la exploración del continuo “rápido-lento” que fue llevada a cabo en esta investigación: la falta de inclusión de especies del grupo Anguimorpha. Existe una desafortunada falta de investigación demográfica y de historias de vida en las familias Anguidae, Helodermatidae, Shinisauridae, Lanthanotidae y Varanidae, que junto con Xenosauridae componen al grupo Anguimorpha (por no mencionar a las serpientes que se supone son parte también de este grupo; Greene 1997, Greene y Cundall 2000, Pianka y Vitt 2003). Todas las especies pertenecientes a este grupo son de madurez tardía y de alta longevidad (Pianka y Vitt 2003). Para llevar a cabo exploraciones de hipótesis concernientes a la evolución de las estrategias de historias de vida en lagartijas tomando en cuenta las relaciones filogenéticas entre ellas, deberían incluirse proporcionalmente datos de todos los grupos taxonómicos; sin embargo la mayoría de la investigación demográfica y de historias de vida que se ha desarrollado con lagartijas se ha centrado en especies de tamaño pequeño y

madurez relativamente temprana (especies que en su mayoría pertenecen al grupo Iguania; Dunham et al. 1988, Clobert et al. 1998). De este modo, es posible resaltar que tanto este análisis, como los trabajos precedentes de Dunham y Miles (1985), Dunham et al. (1988), Miles y Dunham (1992) y Clobert et al. (1998), utilizan muestras con una fuerte inclinación a especies cuya madurez temprana y corta longevidad se encuentra determinada históricamente, por lo que un alto grado de la variación posterior se ha explicado como efecto de factores ecológicos a escala local, como en el caso de esta evaluación de la mortalidad adulta como factor selectivo. Es probable que la inclusión de datos sobre la historia de vida de especies pertenecientes al grupo Anguimorpha genere resultados muy diferentes en lo que respecta al impacto de las relaciones filogenéticas entre especies de lagartijas en la exploración de la hipótesis del continuo “rápido-lento”.

Cuando fueron consideradas especies de diferentes géneros y familias en el análisis de un posible gradiente de distribución (latitudinal o altitudinal) relacionado con el continuo “rápido-lento”, a través del efecto indirecto de mayor mortalidad en zonas de baja latitud o altitud y viceversa, la hipótesis de asociación fue rechazada. En este caso, es probable que los patrones de mortalidad puedan explicarse en su mayor parte a nivel de familia y género. Entonces, los resultados que incluyeron 23 especies de diferentes grupos taxonómicos, se encuentran al parecer influidos por efectos filogenéticos, que pudieron ser removidos parcialmente al explorar la hipótesis a nivel intragenérico. Dentro del género *Sceloporus*, al menos en las ocho especies consideradas, tampoco se encontró una relación entre su distribución geográfica (altitud y latitud) y un continuo “rápido-lento” de estrategias de historias de vida. Esto significa que a una misma altitud o latitud, dos diferentes especies de este género deben experimentar diferentes tasas de mortalidad adulta. Estas diferencias en la

intensidad de la mortalidad adulta a similares altitudes y latitudes pueden deberse a las diversas características morfológicas y ecológicas que se observan entre especies del género *Sceloporus* (Rubio-Pérez 2002, 2005).

Por el contrario, al tomar en cuenta cuatro especies del género *Xenosaurus*, se cumplió la asociación entre el continuo “rápido-lento” y la distribución geográfica de las poblaciones, puesto que se demostró una relación entre la altitud y la latitud en que habitan, la intensidad de la mortalidad adulta y la importancia relativa del crecimiento, la sobrevivencia y la fecundidad. En el caso de este género, en el que todas las especies comparten el mismo estilo de vida (i.e., habitantes estrictos de grietas en las rocas), la mortalidad adulta de dos especies ubicadas en una misma altitud o latitud debe ser similar.

Tal como se hipotetizó, *Xenosaurus grandis* (al igual que *X. platyceps*), ocupa una posición intermedia en el continuo “rápido-lento”, aunque con una tendencia considerable hacia el extremo predicho para especies de madurez tardía y ciclos de vida largos. Esta posición relativa, al igual que otros rasgos de la historia de vida de la especie, parecen estar determinados desde un nivel filogenético superior, desde el surgimiento del grupo Anguimorpha, cuyo ancestro común probablemente experimentaba baja mortalidad y por lo tanto, desarrolló madurez tardía y alta longevidad. Sin embargo, al observar únicamente las historias de vida de cuatro de las especies del género, *X. grandis* es la especie con el ciclo de vida relativamente más “rápido”. Al parecer, *X. grandis* es la especie de madurez más temprana, con el mayor número de puesta, con crecimiento corporal más acelerado y con una mayor importancia relativa del crecimiento como proceso demográfico para la adecuación promedio en comparación con las otras tres especies. Estas características

pueden entenderse al tomar en cuenta que *X. grandis* es la especie que habita la región de menor latitud, en un bosque tropical estacional, en el que puede esperarse un periodo de actividad dentro del año relativamente mayor en comparación con las localidades en las que se encuentran *X. platyceps*, *X. newmanorum* y la nueva especie del género que también ha sido considerada. Probablemente, en *X. grandis*, la dispersión de crías y juveniles y las interacciones sociales entre adultos (fenómenos para los que deben salir de las grietas), ocurren durante un mayor lapso de tiempo a lo largo del año, por lo que podría esperarse una mayor mortalidad anual en esta especie con el consecuente desarrollo de adaptaciones locales para compensar dicha mayor mortalidad (Adolph y Porter 1993, 1996). Estos caracteres particulares de la especie la han llevado a ocupar el extremo más “rápido” de entre las cuatro especies del género que han sido estudiadas. Para que sea mayor el apoyo a esta hipótesis que sugiere una relación entre la distribución latitudinal y altitudinal y un continuo “rápido-lento” de evolución de historias de vida en el género *Xenosaurus*, es necesario caracterizar demográficamente a las otras especies del género que habitan en las zonas montañosas del sur del país.

Entre los principales factores que han intervenido en la evolución de la historia de vida de *X. grandis* de acuerdo con esta investigación se destacan tres eventos históricos que dieron el material base, sobre el que la selección natural a nivel local ha actuado para adaptar a la especie al ambiente tropical estacional en que vive, específicamente a una limitada disponibilidad de grietas de rocas, a un ambiente cambiante y a una presión de mortalidad relativamente alta (Figura 6.2). Este último factor ha desempeñado un papel determinante en la especie al ejercer cierta presión por acelerar el ciclo de vida para asegurar su persistencia en el ambiente que habita, dentro de los límites impuestos por restricciones filogenéticas y por

compromisos de historias de vida como los que fueron registrados en esta especie entre número y tamaño de las crías y entre crecimiento y reproducción.

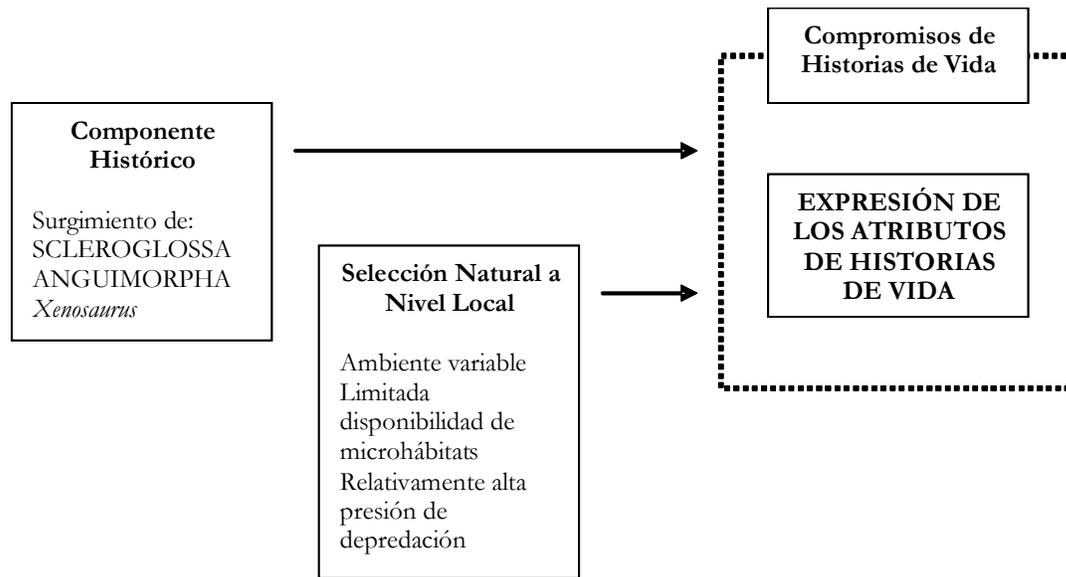
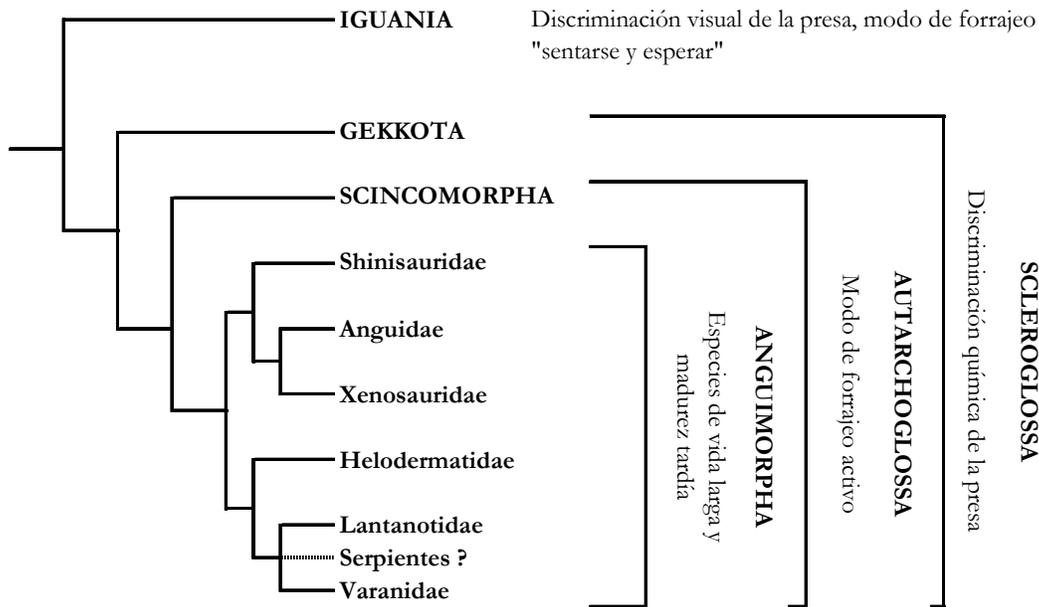


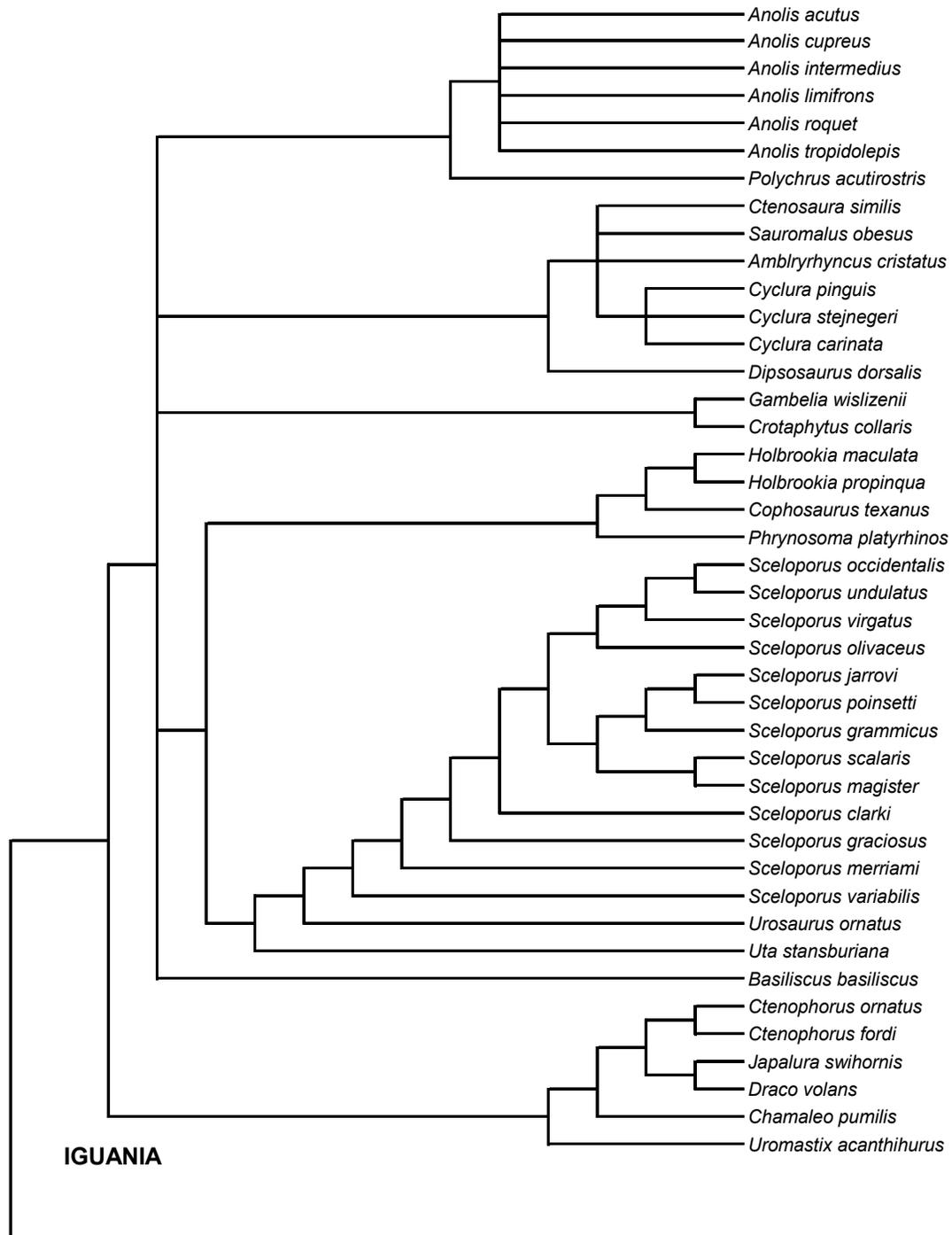
Figura 6.2. Representación gráfica de algunos de los principales factores que han intervenido en la evolución de la historia de vida de *Xenosaurus grandis*.

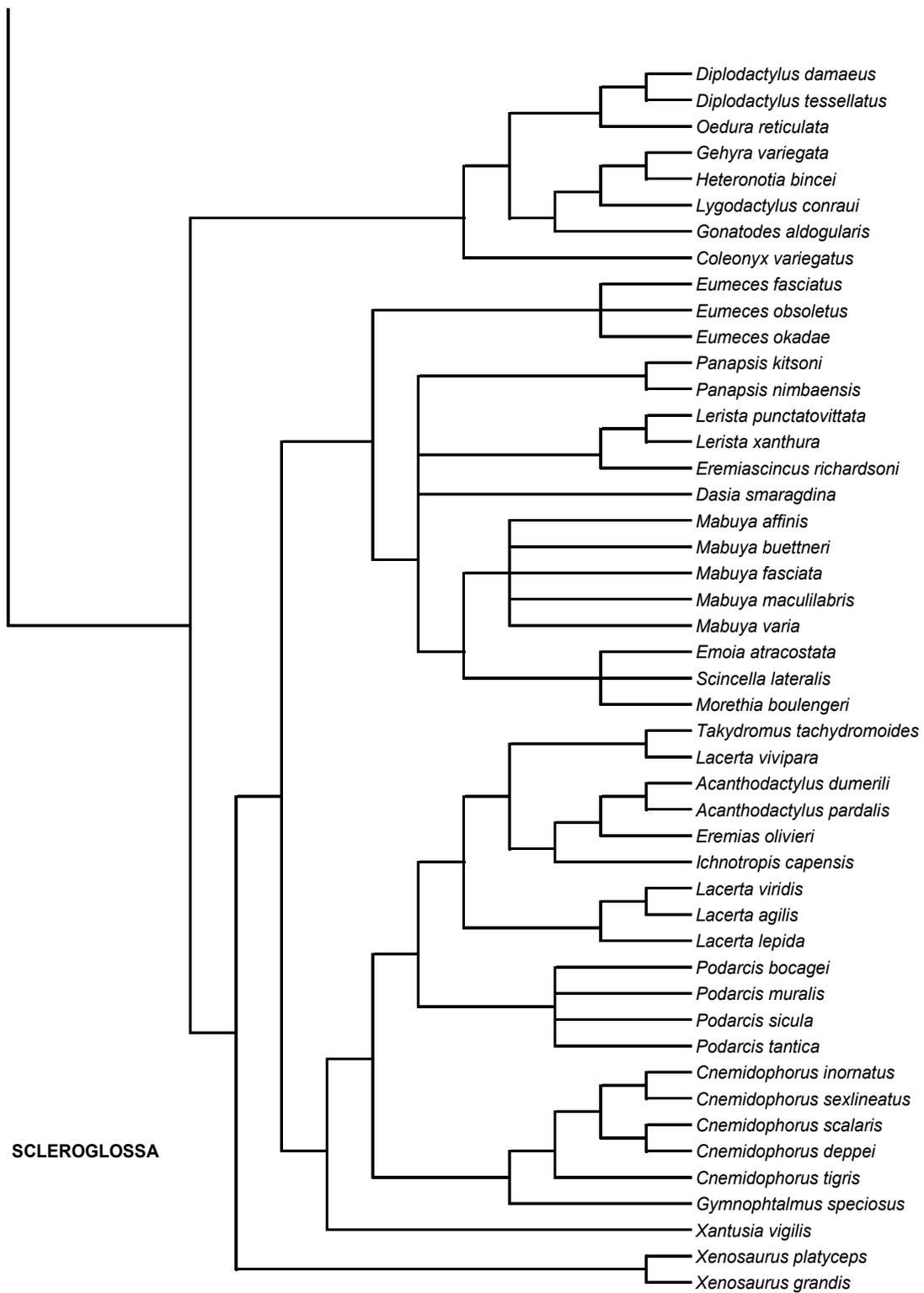
Finalmente, debe destacarse que esta investigación junto con otros trabajos que se están generando de manera reciente con el género *Xenosaurus* representan un intento de entender los procesos evolutivos y ecológicos que han sucedido y suceden en especies pertenecientes al grupo Anguimorpha, del cuál muy poca información está disponible y cuyos patrones conductuales, fisiológicos, ecológicos y de historias de vida presentan diferencias contrastantes en comparación con otros grupos de lagartijas (Pianka y Vitt 2003).

APÉNDICE A. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de lagartijas de acuerdo con Pianka y Vitt (2003) y Pough et al. (2004). Se muestran todas las familias que componen al clado Anguimorpha. Las relaciones entre Shinisauridae, Anguidae y Xenosauridae se representan de acuerdo con Macey et al. (1999). Se destacan algunos rasgos característicos de cada grupo. No se señalan las reversiones evolutivas que han ocurrido en familias, géneros y especies particulares en cuanto a tales características.



APÉNDICE B. Hipótesis filogenética utilizada para la exploración multivariada del continuo "rápido-lento".





APÉNDICE C. Matrices de transición y sus respectivas matrices de elasticidades de 22 especies de lagartijas. Para *X. grandis* se muestra la matriz promedio de las cuatro transiciones estudiadas (reestructurada en 3 categorías) y su correspondiente matriz de elasticidades.

Matrices de transición			Matrices de elasticidades		
<i>1. Anolis nebulosus</i>					
0	4	4	0	0.2945	0.137
0.1963	0	0	0.4315	0	0
0	0.4989	0	0	0.137	0
<i>2. Sauromalus obesus</i>					
0	1.0933	2.6714	0	0.1276	0.1707
0.23	0.3913	0	0.2983	0.196	0
0	0.4444	0.175	0	0.1707	0.0368
<i>3. Sceloporus jarrovi</i>					
0.216	2.509	2.191	0.096	0.203	0.138
0.18	0	0	0.341	0	0
0	0.478	0.373	0	0.138	0.084
<i>4. Sceloporus poinsetti</i>					
0	3.501	3.857	0	0.252	0.065
0.131	0.453	0	0.317	0.254	0
0	0.138	0.428	0	0.065	0.047
<i>5. Sceloporus grammicus</i>					
0.577	0.82	0	0.5138	0.2431	0
0.283	0	0	0.2431	0	0
0	0.204	0	0	0	0
<i>6. Sceloporus scalaris</i>					
0	3.19	10.6	0	0.2597	0.1587
0.199	0	0	0.4184	0	0
0	0.1809	0.0278	0	0.1587	0.0045
<i>7. Sceloporus bicanthalis</i>					
0	0	1.291	0	0	0.453
0	0	0	0	0	0
0.667	0.333	0.176	0.453	0	0.095
<i>8. Sceloporus undulatus</i>					
0.446	5.445	5.325	0.193	0.238	0.097
0.124	0	0	0.335	0	0
0	0.363	0.355	0	0.097	0.04
<i>9. Sceloporus clarki</i>					
0	4.765	4.068	0	0.294	0.054
0.111	0.375	0	0.348	0.209	0
0	0.124	0.426	0	0.054	0.04

Matrices de transición			Matrices de elasticidades		
<i>10. Sceloporus graciosus</i>					
0	3.7	3.7	0	0.2603	0.0969
0.1318	0.3313	0	0.3572	0.1769	0
0	0.3313	0.1099	0	0.0969	0.012
<i>11. Urosaurus ornatus</i>					
0	4.4682	2×10^{-6}	0	0.4579	4×10^{-8}
0.074	0.0973	0	0.4578	0.0843	0
0	0.125	9×10^{-8}	0	4×10^{-8}	5×10^{-15}
<i>12. Uta stansburiana</i>					
0.9	6.1	0.64	0.875	0.0615	0.0007
0.01	0	0	0.0622	0	0
0	0.1	0	0	0.0007	0
<i>13. Holbrookia maculata</i>					
0.373	1.115	0.698	0.214	0.125	0.129
0.159	0	0	0.254	0	0
0	0.63	0.435	0	0.129	0.148
<i>14. Holbrookia propinqua</i>					
1.053	0.346	0.499	0.863	0.059	0.006
0.234	0	0	0.065	0	0
0	0.077	0.111	0	0.006	0.0007
<i>15. Uma exsul</i>					
0.551	1.392	0.821	0.313	0.224	0.073
0.303	0	0	0.297	0	0
0	0.464	0.232	0	0.073	0.02
<i>16. Basiliscus basiliscus</i>					
0	4.23	5.58	0	0.0665	0.1064
0.0087	0.4367	0	0.1729	0.4711	0
0	0.421	0.25	0	0.1064	0.0767
<i>17. Lacerta vivipara</i>					
0	5	6	0	0.2416	0.0804
0.1	0.4	0	0.322	0.2011	0
0	0.15	0.5	0	0.0804	0.0744
<i>18. Aspidoscelis cozumela</i>					
0	0	1.67	0	0	0.183
0.15	0	0	0.183	0	0
0	0.4	0.5	0	0.183	0.451
<i>19. Xenosaurus newmanorum</i>					
0	0	1.846	0	0	0.199
0.55	0	0	0.199	0	0
0	0.39	0.71	0	0.199	0.402
<i>20. Xenosaurus platyceps</i>					
0	0	2.33	0	0	0.09
0.3243	0.3821	0	0.09	0.0515	0
0	0.114	0.9268	0	0.09	0.6785

Matrices de transición			Matrices de elasticidades		
<i>21. Xenosaurus sp. nov.</i>					
0	0	2.17	0	0	0.1397
0.324	0.4	0	0.1397	0.0908	0
0	0.2	0.79	0	0.1397	0.4901
<i>22. Xenosaurus grandis</i>					
0.1892	0	1.64	0.0402	0	0.2086
0.4739	0.2387	0	0.2086	0.0534	0
0	0.5893	0.672	0	0.2086	0.2806

APÉNDICE D. Listado de los especímenes de colecta revisados para la determinación del tamaño de camada y de la talla de las crías al nacer de especies del género *Xenosaurus*.

***X. grandis*.** JLE: 10669, 10689, 10690, 11405, 11409, 11417. MZFC: 9576, 5927, 5927-2, 5927-3, 5927-4.

***X. zoquitlan*.** UTACV: 22803.

***X. sierrajuarez*.** MZFC: 4510, 4511, 9550. UTACV: 10284, 12116, 12118, 12124, 12125, 12131.

***X. agrenon*.** JLE: 6573, 6577, 6579. MZFC: 9568, 9569.

***X. phalaroanthereon*.** JLE: 10705, 10710, 10717, 10719. MZFC: ANMO 703-1, ANMO 703-3, LCM 974.

***X. chiapas*.** MZFC: 9554, 9555, TRLR 96, TRLR 97. UTACV: R31031.

JLE = Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES Iztacala, UNAM.

MZFC = Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

UTACV = University of Texas at Arlington.

Literatura Citada

- Abell, A. J.** 1999. Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 33:173-180.
- Abts, M. L.** 1987. Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57:215-232.
- Adolph, S. C. y W. P. Porter.** 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 42:273-295.
- Adolph, S. C. y W. P. Porter.** 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267-278.
- Aerts, P., R. Van Damme, B. Vanhooydonck, A. Zaaf y A. Herrel.** 2000. Lizard locomotion: how morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology* 50:261-277.
- Alcalá, A. C. y W. C. Howard.** 1967. Population ecology of the tropical scincoid lizard, *Emoia atracostrata*, in the Philippines. *Copeia* 1967:596-604.
- Anderson, R. A. y W. H. Karasov.** 1981. Contrast in energy intake and expenditure in sit and wait and widely foraging lizards. *Oecologia* 49:67-72.
- Andrews, R. M.** 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- Andrews, R. M.** 1982. Patterns of growth in reptiles. *En* C. Gans y F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 13. *Physiology D*, pp. 272-320. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Andrews, R. M. y S. J. Wright.** 1994. Long-term population fluctuations of a tropical lizard: a test of causality. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*, pp. 267-285. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Angilletta, M. J. Jr.** 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82:3044-3056.
- Auffenberg, W.** 1981. *The Behavioral Ecology of the Komodo Monitor*. University Presses of Florida, Gainesville, Florida, E.U.A.
- Ballinger, R. E.** 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54:269-283.
- Ballinger, R. E.** 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628-635.
- Ballinger, R. E.** 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- Ballinger, R. E.** 1983. Life history variations. *En* R. Huey, E. R. Pianka y T. Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*, pp. 241-260. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- Ballinger, R. E. y J. D. Congdon.** 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980:921-923.
- Ballinger, R. E. y J. D. Congdon.** 1981. Population ecology and life history strategy of a montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in Southeastern Arizona. *Journal of Natural History* 15:213-222.

- Ballinger, R. E. y D. W. Tinkle.** 1979. On the cost of tail regeneration to body growth in lizards (Reptilia: Lacerilia). *Journal of Herpetology* 13:374-375.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal, S. Sanoja-Sarabia y N. R. Coady.** 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapan, Veracruz, México. *Biotropica* 27:128-132.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal y G. R. Smith.** 2000a. Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:179-183.
- Ballinger, R. E., J. A. Lemos-Espinal y G. R. Smith.** 2000b. *Xenosaurus grandis*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 713:1-4.
- Ballinger, R. E., G. R. Smith y J. A. Lemos-Espinal.** 2000c. *Xenosaurus*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 712:1-3.
- Barrows, S. y H. M. Smith.** 1947. The skeleton of the lizard *Xenosaurus grandis* (Gray). *The University of Kansas Science Bulletin* 31:227-281.
- Bauwens, D. y R. Díaz-Uriarte.** 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist* 149:91-111.
- Beck, D. D., M. R. Dohm, T. G. Garland Jr., A. Ramírez-Bautista y C. H. Lowe.** 1995. Locomotor performance and activity energetics of helodermatid lizards. *Copeia* 1995:577-585.
- Begon, M. y M. Mortimer.** 1986. *Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend.** 1996. *Ecology. Individuals, Populations and Communities.* 3a edición. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Beissinger, S. R. y D. R. McCullough** (eds.). 2002. *Population Viability Analysis.* University of Chicago Press, Illinois, E.U.A.
- Bell, G. y V. Koufopanou.** 1986. The cost of reproduction. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 3:83-131.
- Benabib, M.** 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Ph.D. Dissertation, University of Georgia, Athens, Georgia, E.U.A.
- Bennett, A. F. y W. R. Dawson.** 1976. Metabolism. *En* C. Gans y W. R. Dawson (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol 5. Physiology, pp. 127-223. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Benton, T. G. y A. Grant.** 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14:467-471.
- Bierzychudek, P.** 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52:335-351.
- Björklund, M.** 1997. Are 'comparative methods' always necessary? *Oikos* 80:607-612.
- Blackburn, D. G.** 1998. Structure, function, and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. *Journal of Experimental Zoology* 282:560-617.
- Blackburn, D. G.** 1999. Are viviparity and egg-guarding evolutionarily labile in squamates?. *Herpetologica* 55:556-573.
- Blackburn, D. G.** 2000. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology part A.* 127:391-409.
- Blackburn, D. G. y L. J. Vitt.** 1992. Reproduction in viviparous South American lizards of the genus *Mabuya*. *En* W. Hamlett (ed.), *Reproduction in South American Vertebrates*, pp. 150-164. Springer-Verlag, Nueva York, E.U.A.

- Blackburn, D. G. y L. J. Vitt.** 2002. Specializations of the chorioallantoic placenta in the Brazilian scincid lizard, *Mabuya beathi*: a new placental morphotype for reptiles. *Journal of Morphology* 254:121-131.
- Blackburn, T. M.** 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5:65-74.
- Blair, W. F.** 1960. *The Rusty Lizard: A Population Study*. University of Texas Press, Austin, Texas, E.U.A.
- Blomberg, S. P. y R. Shine.** 2001. Modelling life history strategies with capture-recapture data: evolutionary demography of the water skink *Eulamprus tympanum*. *Austral Ecology* 26:349-359.
- Boyce, M. S.** 1984. Reconstitution of r- and K- selection as a model of density dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:427-447.
- Bradshaw, A. D.** 1965. The evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Bronikowski, A. M.** 2000. Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 54:1760-1767.
- Brown, K. M. y O. J. Sexton.** 1973. Stimulation of reproductive activity of female *Anolis sagrei* by moisture. *Physiological Zoology* 46:168-172.
- Brown, G. P. y P. J. Weatherhead.** 1999. Growth and sexual size dimorphism in northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Copeia* 1999:723-732.
- Buffrénil, V. de y G. Hémero.** 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology* 36:419-426.
- Buffrénil, V. de, C. Chabanet y J. Castanet.** 1994. Données préliminaires sur la taille, la croissance et la longévité du varan du Nil (*Varanus niloticus*) dans la région du lac Tchad. *Canadian Journal of Zoology* 72:262-273.
- Bullock, D. J. y P. G. H. Evans.** 1990. The distribution, density and biomass of terrestrial reptiles in Dominica, West Indies. *Journal of Zoology, London* 222:421-443.
- Bustard, H. R.** 1970. The role of behavior in the natural regulation of numbers in the gekkonid lizard *Gehyra variegata*. *Ecology* 51:724-728.
- Campbell, D. R.** 1977. Genetics and environmental variation in life-history traits of a monocarpic perennial: a decade-long field experiment. *Evolution* 51:373-382.
- Case, T. J.** 1975. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology* 56:3-18.
- Caswell, H.** 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14:215-230.
- Caswell, H.** 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619-627.
- Caswell, H.** 2001. *Matrix Populations Models*. 2a edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, E.U.A.
- Caughley, G.** 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47:906-918.
- Chapleau, F., P. H. Johansen y M. Williamson.** 1988. The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term “strategy”. *Oikos* 1988:136-138.
- Charlesworth, B.** 1994. *Evolution in Age-Structured Populations*. 2a edición. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Charnov, E. L.** 1990. On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *Journal of Evolutionary Biology* 3:139-144.

- Charnov, E. L.** 1991a. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88:1134-1137.
- Charnov, E. L.** 1991b. Pure numbers, invariants and symmetry in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology* 5:339-342.
- Charnov, E. L.** 1993. *Life History Invariants. Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology.* Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Charnov, E. L. y D. Berrigan.** 1990. Dimensionless numbers and life history evolution: age of maturity versus adult lifespan. *Evolutionary Ecology* 4:273-275.
- Chen, X. -J., X. -F. Xu y X. Ji.** 2003. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology* 28:385-391.
- Cheverud, J. M. y M. M. Dow.** 1985. An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of Rhesus Macaques. *American Journal of Physical Anthropology* 67:113-121.
- Cheverud, J. M., M. M. Dow y W. Leutenegger.** 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Clobert, J., M. Massot, J. Lecomte, G. Sorci, M. de Fraipont y R. Barbault.** 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*, pp. 183-206. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Clobert, J., T. Garland y R. Barbault.** 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11:329-364.
- Cody, M. L.** 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt y N. F. Hadley.** 1978. Parental investment: comparative reproductive energetics in bisexual and unisexual lizards, genus *Cnemidophorus*. *American Naturalist* 112:509-521.
- Congdon, J. D., A. E. Dunham y D. W. Tinkle.** 1982. Energy budgets and life stories in reptiles. *En* C. Gans y F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 13. Physiology D, pp. 233-271. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Contreras, C. y T. Valverde.** 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51:89-102.
- Cooper, W. E. Jr.** 1994. Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 95-116. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Cooper, W. E. Jr., J. A. Lemos-Espinal y G. R. Smith.** 1998. Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* 54:409-413.
- Cooper, W. E. Jr., J. H. Van Wyk, P. F. Mouton, A. M. Al-Johany, J. A. Lemos-Espinal, M. A. Paulissen y M. Flowers.** 2000. Lizard antidepredatory behaviors preventing extraction from crevices. *Herpetologica* 56:394-401.
- Crooks, K. R., M. A. Sanjayan y D. F. Doak.** 1998. New insights on cheetah conservation through demographic modeling. *Conservation Biology* 12:889-895.

- Crouse, D. T., L. B. Crowder y H. Caswell.** 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. M. van Groenendael y H. Caswell.** 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- de Kroon, H., J. M. van Groenendael y J. Ehrlén.** 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81:607-618.
- Desdevises, Y., P. Legendre, L. Azouzi y S. Morand.** 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57:2647-2652.
- Diniz-Filho, J. A. F.** 2000. Métodos Filogenéticos Comparativos. Editora Riberão Preto, Holos, Brasil.
- Dobzhansky, T.** 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38:209-221.
- Dunham, A. E.** 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 771-780.
- Dunham, A. E.** 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of 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. y J. W. Gibbons.** 1990. Growth of the slider turtle. *En* J. W. Gibbons (ed.), *Life History and Ecology of the Slider Turtle*, pp. 135-145. Smithsonian Institution Press, Washington, E.U.A.
- 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. *American Naturalist* 126:231-257.
- Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznik.** 1988. Life history patterns in squamate reptiles. *En* C. Gans y R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 15, pp. 443-551. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Dunham, A. E., B. W. Grant y K. L. Overall.** 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Durán-Fuentes, I.** 2005. Evaluación del estado taxonómico de las poblaciones de *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) de la Sierra Madre Oriental en Hidalgo, Puebla y Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Edwards, S. V. y S. Naeem.** 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *American Naturalist* 141:754-789.
- Enright, N. J., M. Franco y J. Silvertown.** 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life cycle stages. *Oecologia* 104:79-84.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya.** 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation* 103:349-359.
- Etheridge, R.** 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia* 1967:699-721.
- Falconer, D. S. y T. F. C. Mackay.** 2001. Introducción a la Genética Cuantitativa. 4a edición. Editorial Acribia, España.

- Felsenstein, J.** 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- Ferguson, G. W., C. H. Bohlenn y H. P. Wooley.** 1980. *Sceloporus undulatus* comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology* 61:313-322.
- Fisher, R. A.** 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon, Oxford, Reino Unido.
- Fleming, T. H. y R. S. Hooker.** 1975. *Anolis cupreus*: the response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56:1243-1261.
- Franco, M. y J. Silvertown.** 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 351:1341-1348.
- Franco, M. y J. Silvertown.** 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85:531-538.
- Fritts, T. H.** 1966. Notes on the reproduction of *Xenosaurus grandis* (Squamata: Xenosauridae). *Copeia* 1966:598.
- Gadgil, M. y W. H. Bossert.** 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104:1-24.
- Gadsden, H., H. López-Corrujedo, J. L. Estrada-Rodríguez y U. Romero-Méndez.** 2001. Biología poblacional de la lagartija de arena de Coahuila *Uma exsul* (Sauria: Phrynosomatidae): implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 9:51-66.
- Gaillard, J. M., D. Pontier, D. Allaine, J. D. Lebreton, J. Trouvillez y J. Clobert.** 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56:59-76.
- García, E.** 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gier, P. J.** 1997. Iguanid mating systems: ecological causes and sexual selection consequences. Tesis de Doctorado, Universidad de Oklahoma, E.U.A.
- Gillespie, J. H.** 1977. Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. *American Naturalist* 111:1010-1014.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L. E. Eguiarte y J. López-Portillo.** 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* 87:955-962.
- Goodman, L. A.** 1971. On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in age-specific birth and death rates. *Theoretical Population Biology* 2:339-354.
- Gould, S. J. y R. Lewontin.** 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 205:581-598.
- Grant, B. W. y A. E. Dunham.** 1988. Thermally imposed time constraints in the activity of the desert lizard: *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69:167-176.
- Grant, B. W. y A. E. Dunham.** 1990. Elevational covariation in environmental constraints in life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:1765-1776.
- Gray, J. E.** 1856. Notice of a new species of nocturnal lizard from México. *Annals and Magazine of Natural History* 18:270-271.
- Greene, H. W.** 1997. *Snakes. The Evolution of Mystery in Nature*. University of California Press, Berkeley, California, E.U.A.
- Greene, H. W. y D. Cundall.** 2000. Perspectives. *Evolutionary biology: limbless tetrapods and snakes with limbs*. *Science* 287:1939-1941.

- Griffiths, A. D.** 1999. Demography and home range of the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii* (Agamidae), in northern Australia. *Copeia* 1999:1089-1096.
- Grime, J. P.** 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1168-1194.
- Guillette, L. J. Jr., R. E. Jones, K. T. Fitzgerald y H. M. Smith.** 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36:201-215.
- Hailey, A. y P. M. C. Davies.** 1986. Lifestyle, latitude and activity metabolism of natricine snakes. *Journal of Zoology, London* 209:461-476.
- Hair, J. F. Jr, R. E. Anderson, R. L. Tatham y W. C. Black.** 1999. Análisis Multivariante. 5a edición. Prentice Hall Iberia, España.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel.** 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Hernández-Gallegos, O., C. Ballesteros-Barrera, M. Villagrán-Santa Cruz, D. Alonzo-Parra y F. R. Méndez-de la Cruz.** 2003. Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México. *Biogeographica* 79:1-17.
- Herrel, A., E. De Grauw y J. A. Lemos-Espinal.** 2001. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology* 290:101-107.
- Huey, R. B. y E. R. Pianka.** 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- Hughes, T. P. y J. H. Connell.** 1987. Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *American Naturalist* 129:818-829.
- Iverson, J. B.** 1979. Behavior and ecology of the rock iguana *Cyclura carinata*. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Science* 24:175-358.
- James, C. D.** 1991. Growth rates and ages at maturity of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in central Australia. *Journal of Herpetology* 25:284-295.
- Johnson, D. E.** 1998. *Métodos Multivariados Aplicados al Análisis de Datos*. International Thompson Editores, México.
- Jones, S. M. y R. E. Ballinger.** 1987. Comparative life histories of *Holbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in Western Nebraska. *Ecology* 68:1828-1838.
- Judd, F. W.** 1976. Demography of a barrier island population of the keeled earless lizard, *Holbrookia propinqua*. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 44:1-45.
- King, W. y F. G. Thompson.** 1968. A review of the american lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Science* 12:93-123.
- Kratochvíl, L. y D. Frynta.** 2003. Production-growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): accordance between growth and metabolic rates. *Folia Zoologica* 52:317-322.
- Law, R., A. D. Bradshaw y P. D. Putwain.** 1977. Life history variation in *Poa annua*. *Evolution* 31:233-246.
- Le Cren, E. D.** 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle of gonad weight and condition in the perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology* 20:201-219.
- Lefkovich, L. P.** 1965. The population growth of organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.

- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger.** 1995. Ecology of growth of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 22:77-85.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. I. Rojas-González.** 2000. Observations on neonate size and litter sex ratio of the crevice dwelling lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetological Review* 31:153.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 1996a. Covariation of egg size, clutch size, and offspring survivorship in the genus *Sceloporus*. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 32:58-66.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 1996b. Natural history of the knob-scaled lizard *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetological Natural History* 4:151-154.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 1997a. Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, Mexico. *Herpetological Natural History* 5:181-186.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 1997b. Neonate-female associations in *Xenosaurus newmanorum*: a case of parental care in a lizard? *Herpetological Review* 28:22-23.
- Lemos-Espinal, J. A., R. E. Ballinger y G. R. Smith.** 1998a. Comparative demography of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist* 58:375-379.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 1998b. Thermal ecology of the crevice dwelling lizard, *Xenosaurus newmanorum*. *Journal of Herpetology* 32:141-144.
- Lemos-Espinal, J. A., R. E. Ballinger y G. R. Smith.** 2000a. *Xenosaurus newmanorum*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 714:1-2.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 2000b. *Xenosaurus rectocollaris*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 716:1.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 2003a. Diets of three species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from México. *Southwestern Naturalist* 48:119-122.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 2003b. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, México. *Journal of Herpetology* 37:192-196.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith y R. E. Ballinger.** 2003c. Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in Mexico. *Biotropica* 35:240-249.
- Leslie, P. H.** 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-212.
- Levins, R.** 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Lewontin, R. C.** 1965. Selection for colonizing ability. *En* H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.), *The Genetics of Colonizing Species*, pp. 77-94. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Licht, P.** 1974. Response of *Anolis* lizards to food supplementation in nature. *Copeia* 1974:215-221.
- Lohelin, J. C.** 1992. *Latent Variable Models. An Introduction to Factor, Path, and Structural Analysis*. 2a edición. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Nueva Jersey, E.U.A.

- Losos, J. B.** 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:467-493.
- Losos, J. B.** 2001. Evolution: a lizard's tale. *Scientific American* 284:64-71.
- Lynch, M. J. y W. Gabriel.** 1987. Environmental tolerance. *American Naturalist* 129:283-303.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Macey, J. R., J. A. Schulte II, A. Larson, B. S. Tuniyev, N. Orlov y T. J. Papenfuss.** 1999. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:250-272.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez.** 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344-359.
- Martins, E. P.** 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 117-144. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Martins, E. P. y T. F. Hansen.** 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. *En* E. P. Martins (ed.), *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*, pp. 22-75. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Martins, E. P. y T. F. Hansen.** 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interespecific data. *American Naturalist* 149:646-667.
- Mautz, W. J.** 1979. The metabolism of reclusive lizards, the Xantusiidae. *Copeia* 1979:577-584.
- McNaughton, S. J.** 1975. *r*- and *K*-selection in *Typha*. *American Naturalist* 109:251-261.
- Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y G. Casas-Andreu.** 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22:1-12.
- Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews.** 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54:521-532.
- Mesterton-Gibbons, M.** 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Ecology* 74:2467-2468.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham.** 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139:848-869.
- Mondragón, D., R. Durán, I. Ramírez y T. Valverde.** 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Península, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20:189-200.
- Montgomery, D. C., E. A. Peck y G. G. Vining.** 2002. *Introducción al Análisis de Regresión Lineal*. Compañía Editorial Continental, México.
- Morales, E.** 1999. Estrategias de ciclo de vida: ecología y evolución. *En* J. Núñez-Farfán y L. E. Eguiarte (compiladores), *La Evolución Biológica*, pp. 99-115. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morales, E.** 2000a. El método comparativo en ecología vegetal. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:37-51.

- Morales, E.** 2000b. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution* 54:475-484.
- Morrone, J. J.** 2001. Sistemática, Biogeografía, Evolución. Los Patrones de la Biodiversidad en Tiempo-Espacio. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murphy, G. I.** 1968. Pattern in life history and the environment. *American Naturalist* 102:390-404.
- Nieto-Montes de Oca, A., J. A. Campbell y O. Flores-Villela.** 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Herpetologica* 57:32-47.
- Niewiarowski, P. H.** 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 31-49. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Niewiarowski, P. H. y W. R. Roosenburg.** 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* 74:1992-2002.
- Niewiarowski, P. H., J. D. Congdon, A. E. Dunham, L. J. Vitt y D. W. Tinkle.** 1997. Tales of lizards tails: effects of tail autotomy on subsequent survival and growth of free ranging hatchling *Uta stansburiana*. *Canadian Journal of Zoology* 75:542-548.
- Okada, S., M. Izawa y H. Ota.** 2002. Growth and reproduction of *Gekko bokouensis* (Reptilia: Squamata) on Okinawajima Island of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Herpetology* 36:473-479.
- Oli, M. K. y F. S. Dobson.** 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161:422-440.
- Ortega-Rubio, A., R. Barbault, G. Halffter, A. Castellanos y F. Salinas.** 1998. Growth effort of *Sceloporus scalaris* (Sauria: Phrynosomatidae) at La Michilía biosphere reserve, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 46:145-155.
- Ortega-Rubio, A., R. Barbault y G. Halffter.** 1999a. Population dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Durango, Mexico. *Southwestern Naturalist* 44:64-72.
- Ortega-Rubio, A., G. Halffter, R. Barbault, A. Castellanos y F. Salinas.** 1999b. Growth of *Sceloporus grammicus* in La Michilía biosphere reserve, Mexico. *Journal of Herpetology* 33:123-126.
- Ortega-Rubio, A., G. Halffter y R. Barbault.** 2000. Bunch grass lizard (*Sceloporus scalaris*), population dynamics at La Michilía biosphere reserve, Mexico. *Herpetological Journal* 10:33-39.
- 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.
- Pérez-Ramos, E., L. Saldaña de la Riva y J. A. Campbell.** 2000. A new allopatric species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from Guerrero, México. *Herpetologica*: 56:500-506.
- Perry, G., I. Lampl, A. Lerner, D. Rothenstein, E. Shani, N. Sivan y Y. L. Werner.** 1990. Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. *Amphibia-Reptilia* 11:373-384.

- Phillipi, T. y J. Seger.** 1989. Hedgings one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 4:41-44.
- Pianka, E. R.** 1970a. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51:703-720.
- Pianka, E. R.** 1970b. On "r" and "K" selection. *American Naturalist* 104:592-597.
- Pianka, E. R.** 1995. Evolution of body size: varanid lizards as model system. *American Naturalist* 146:398-414.
- Pianka, E. R. y L. J. Vitt.** 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley, California, E.U.A.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells.** 2004. *Herpetology*. 3a edición. Pearson Prentice Hall, Nueva Jersey, E.U.A.
- Porter, W. P. y C. R. Tracy.** 1983. Biophysical analyses of energetics, time-space utilization, and distributional limits. *En* R. B. Huey, E. R. Pianka y T. Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*, pp. 55-83. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- Promislow, D. E. L. y P. H. Harvey.** 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417-437.
- Ramírez-Bautista, A.** 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Bautista, A., L. J. Gillette Jr., G. Gutiérrez-Mayen y Z. Uribe-Peña.** 1996. Reproductive biology of the lizard *Eumeces copei* (lacertilia: Scincidae) from the Eje Neovolcánico, México. *Southwestern Naturalist* 41:103-110.
- Regal, P. J.** 1983. The adaptive zone and behavior of lizards. *En* R. B. Huey, E. R. Pianka y T. Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*, pp. 105-118. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- Reznick, D.** 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257-267.
- Rocha, C. F. D.** 1995. Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 16:257-264.
- Rodda, G. H., G. Perry, R. J. Rondeau y J. Lazell.** 2001. The densest terrestrial vertebrate. *Journal of Tropical Ecology* 17:331-338.
- Rodríguez-Romero, F. J.** 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roff, D. A.** 1992. *The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis*. Chapman and Hall, Nueva York, E.U.A.
- Rojas-González, R. I.** 1999. Evaluación de las funciones potenciales del sistema quimiorreceptor en la lagartija *Xenosaurus grandis* (Squamata: Xenosauridae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rose, B.** 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62:706-716.
- Roughgarden, J.** 1995. *Anolis Lizards of the Caribbean. Ecology, Evolution and Plate Tectonics*. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Rubio-Pérez, I. V.** 2002. Análisis comparativo de caracteres de historias de vida en lagartijas del género *Sceloporus*, grupo *torquatus*: una propuesta filogenética. Tesis de

- Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rubio-Pérez, I. V.** 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa, México.
- Saether, B. E.** 1988. Pattern of covariation between life history traits of European birds. *Nature* 331:616-617.
- Saether, B. E. y O. Bakke.** 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642-653.
- Sarre, S. D.** 1998. Demographics and population persistence of *Gehyra variegata* (Gekkonidae) following habitat fragmentation. *Journal of Herpetology* 32:153-162.
- Sarukhán, J.** 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology* 62:151-178.
- Schaffer, W. M.** 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist* 108:783-790.
- Schoener, T. W. y A. Schoener.** 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978:390-405.
- Schoener, T. W. y A. Schoener.** 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian *Anolis* lizards. *Oikos* 39:1-16.
- Schwarzkopf, L.** 1993. Costs of reproduction in water skinks. *Ecology* 74:1970-1981.
- Schwarzkopf, L.** 1994. Measuring trade-offs: a review of studies of costs of reproduction in lizards. *En* L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*, pp. 7-29. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Servicio Meteorológico Nacional.** 1951-1980. Normales Climatológicas de la Red Sintópica Básica de Superficie y Estaciones Climatológicas de Primer Orden. México.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.** 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo. Diario Oficial de la Federación, México.
- Shannon, C. E. y W. Weaver.** 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, E.U.A.
- Shine, R.** 1980. Costs of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- Shine, R.** 1983. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* 57:397-405.
- Shine, R.** 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. *En* C. Gans y F. Billett (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 15. *Developmental Biology B*, pp. 605-694. John Wiley and Sons, Nueva York, E.U.A.
- Shine, R.** 1988. Parental care in reptiles. *En* C. Gans y R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 16. *Ecology B*, pp. 275-329. Alan R. Liss, Nueva York, E.U.A.
- Shine, R.** 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64:419-433.

- Shine, R.** 2002. Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles? *American Naturalist* 160:582-593.
- Shipley, B.** 2000. *Cause and Correlation in Biology. A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference.* Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Siegel, S. y N. J. Castellan.** 1995. *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta.* Trillas, México.
- Silvertown, J. y M. Franco.** 1993. Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biology* 8:67-73.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza.** 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges.** 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10:591-597.
- Sinervo, B.** 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the westwern fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 83:228-237.
- Sinervo, B. y S. C. Adolph.** 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizard: physiological, behavioral, and genetic aspects. *Oecologia* 78:411-419.
- Sinervo, B. y S. C. Adolph.** 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75:776-790.
- Slatkin, M.** 1974. Hedging one's evolutionary bets. *Nature* 250:704-705.
- Smith, G. R.** 1996a. Annual life-history variation in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Canadian Journal of Zoology* 74:2025-2030.
- Smith, G. R.** 1996b. Tail loss in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 30:552-555.
- Smith, G. R. y R. E. Ballinger.** 1994. Temporal and spatial variation in individual growth in the spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1994:1007-1013.
- Smith, G. R., R. E. Ballinger y J. W. Nietfeldt.** 1994. Elevational variation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Functional Ecology* 8:215-218.
- Smith, G. R., J. A. Lemos-Espinal y R. E. Ballinger.** 1997. Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Herpetologica* 53:200-205.
- Smith, G. R., R. E. Ballinger y J. A. Lemos-Espinal.** 2000a. Male reproductive cycle of the knob-scaled lizard, *Xenosaurus grandis*. *Southwestern Naturalist* 45: 356-357.
- Smith, G. R., J. A. Lemos-Espinal y R. E. Ballinger.** 2000b. *Xenosaurus platyceps*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 715:1-2.
- Smith, H. M. y J. B. Iverson.** 1993. A new species of knob-scaled lizard (Reptilia: Xenosauridae) from México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 29:51-66.
- Solbrig, O.** 1980. Demography and natural selection. *En* O. Solbrig (ed.), *Demography and Evolution in Plant Populations*, pp. 1-20. University of California Press, Berkeley, California, E.U.A.
- Solbrig, O. y B.B. Simpson.** 1974. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *Journal of Ecology* 63:473-486.
- Solbrig, O. y D. J. Solbrig.** 1979. *Introduction to Population Biology and Evolution.* Addison-Wesley Publishing Company, E.U.A.

- Sorci, G., J. Clobert y S. Belichon.** 1996. Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 65:781-790.
- Stamps, J. A.** 1977. Rainfall, moisture and dry season growth rates in *Anolis aeneus*. *Copeia* 1977:415-419.
- Stamps, J. A.** 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. *En* R. B. Huey, E. R. Pianka y T. Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*, pp. 169-204. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- Stamps, J. A.** 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:123-145.
- Stamps, J. A.** 1995. Using growth-based models to study behavioral factors affecting sexual size dimorphism. *Herpetological Monographs* 9:75-87.
- Stamps, J. A. y S. Tanaka.** 1981a. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62:33-40.
- Stamps, J. A. y S. Tanaka.** 1981b. The relationship between food and social behavior in juvenile lizards (*Anolis aeneus*). *Copeia* 1981:422-434.
- Stamps, J. A., J. B. Losos y R. M. Andrews.** 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *American Naturalist* 149:64-90.
- Stearns, S. C.** 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51:3-47.
- Stearns, S. C.** 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35:266-281.
- Stearns, S. C.** 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist* 123:56-72.
- Stearns, S. C.** 1989. Trade-offs in life history evolution. *Functional Ecology* 3:259-268.
- Stearns, S. C.** 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Stearns, S. C., G. de Jong y R. Newman.** 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in Ecology and Evolution* 6:122-126.
- Stewart, M. M. y F. H. Pough.** 1983. Population density in tropical forest frogs: relation to retreat sites. *Science* 221:570-572.
- Tanner, W. W. y J. E. Krogh.** 1973. Ecology of *Phrynosoma platyrhinos* at the Nevada test site, Nye County, Nevada. *Herpetologica* 29:327-342.
- Taylor, E. H.** 1949. A preliminar account of the herpetology of the state of San Luis Potosí, México. *University of Kansas Science Bulletin* 33:169-215.
- Tinkle, D. W.** 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 132:1-182.
- Tinkle, D. W.** 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of the life histories of lizards. *American Naturalist* 103:501-516.
- Tinkle, D. W. y R. E. Ballinger.** 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of intraespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53:570-584.
- Tinkle, D. W. y A. E. Dunham.** 1983. Demography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*, in Central Arizona. *Copeia* 1983:585-598.
- Tinkle, D. W. y A. E. Dunham.** 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia* 1986:1-18.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur y S. G. Tilley.** 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- 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.

- Turner, F. B.** 1977. The dynamics of populations of squamates, crocodylians, and rhynchocephalians. *En* C. Gans y D. W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 7. Ecology and Behavior, pp. 157-264. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Valverde, T. y J. Silvertown.** 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86:545-562.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo.** 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170:167-184.
- Van Devender, R. W.** 1978. Growth ecology of a tropical lizard *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-1038.
- Van Devender, R. W.** 1982a. Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica* 38:189-208.
- Van Devender, R. W.** 1982b. Growth and ecology of spiny-tailed and green iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. *En* G. M. Burghardt y A. S. Rands (eds.), *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology and Conservation*, pp. 162-183. Noyes Publications, Nueva Jersey, E.U.A.
- Van Sluys, M.** 1998. Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 32:359-365.
- van Tienderen, P. H.** 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology* 81:666-679.
- Via, S. y R. Lande.** 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.
- Via, S. y R. Lande.** 1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype-environment interaction. *Genetical Research* 49:147-156.
- Vitt, L. J. y G. L. Breitenbach.** 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *En* J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.), *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*, pp. 211-243. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, E.U.A.
- Vitt, L. J. y J. D. Congdon.** 1978. Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112:595-608.
- Vitt, L. J. y W. E. Cooper, Jr.** 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 63: 995-1002.
- Vitt, L. J. y W. E. Cooper, Jr.** 1986. Skink reproduction and sexual dimorphism: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus*. *Journal of Herpetology* 20:65-76.
- Vitt, L. J. y T. E. Lacher.** 1981. Behavior, habitat, diet and reproduction of the iguanid lizard *Polychrus acutirostris* in the caatinga of northeastern Brazil. *Herpetologica* 37:53-63.
- Vitt, L. J. y E. R. Pianka.** (eds.). 1994. *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Vitt, L. J. y H. J. Price.** 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-255.
- Vitt, L. J., J. D. Congdon y N. A. Dickson.** 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autonomy in lizards. *Ecology* 58:326-337.

- Vitt, L. J., P. A. Zani y M. C. Espósito.** 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. *Oikos* 87:286-294.
- Vitt, L. J., E. R. Pianka, W. E. Cooper Jr. y K. Schwenk.** 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* 162:44-60.
- Von Bertalanffy, L.** 1951. Metabolic types and growth types. *American Naturalist* 85:111-117.
- Von Bertalanffy, L.** 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology* 32:217-231.
- Wapstra, E., R. Swain y J. M. O'Reilly.** 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 2001:646-655.
- Webb, J. K., B. W. Brook y R. Shine.** 2003. Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from south-eastern Australia. *Austral Ecology* 28:601-610.
- Wiens, J. J. y T. W. Reeder.** 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11:1-101.
- Wilbur, H. M., D. W. Tinkle y J. P. Collins.** 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *American Naturalist* 108:805-817.
- Williams, G. C.** 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A.
- Wilson, E. O.** 1965. The challenge from related species. *En* H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.), *The Genetics of Colonizing Species*, pp. 7-27. Academic Press, Nueva York, E.U.A.
- Wisdom, M. J., L. Scott Mills y D. F. Doak.** 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81:628-641.
- Wu, C. y Z. Huang.** 1986. A comparison of the external characters and the skeletal system between *Shinisaurus crocodilurus* and *Xenosaurus grandis*. *Shinozoología* 4:41-50.
- Zamora-Abrego, J. G.** 2004. Historia natural, biología reproductiva, hábitos alimentarios y área de actividad de una población de *Xenosaurus platyceps*, al noreste del estado de Querétaro, México. Tesis de Maestría, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zug, G. R., L. J. Vitt y J. P. Caldwell.** 2001. *Herpetology. An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 2a edición. Academic Press, San Diego, California, E.U.A.
- Zweifel, R. G. y C. H. Lowe.** 1966. The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. *American Museum Novitates* 2247:1-57.