

Análisis comparado del esfuerzo reproductor en algunos lacertilios mexicanos de ambientes tropical y templado.

Comparative analysis of the reproductive effort in some Mexican lizards that inhabit tropical and temperate zones

F. Rodríguez-Romero *, F. R. Méndez y L. López-González*****

Centro de Investigación en Recursos Bióticos. CIRB. Universidad Autónoma del Estado de México. Carretera Toluca-Ixtlahuaca Km. 14.5. Unidad San Cayetano de Morelos, Toluca, Estado de México, fjrr@uaemex.mx. ** Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Circuito exterior, A. P. 70-153, C. P. 04510, México, D. F., faustor@ibiologia.unam.mx. *** Centro de Educación y Capacitación para el Desarrollo Sustentable (Cecadesu – Semarnat) Progreso núm. 3, planta alta Col. del Carmen Coyoacán, C. P. 04110, México D. F., llopez@semarnat.gob.mx

RESUMEN

La masa relativa de la camada o la nidada relacionada con el peso corporal de las hembras, ha sido considerado uno de los parámetros reproductores más importantes de la historia de vida en reptiles. Diferentes trabajos sobre el tema, han propuesto que este índice puede ser moldeado por la forma de forrajeo, forma del cuerpo y estrategias de escape. El presente estudio documenta el esfuerzo reproductor (traducido como masa relativa de la camada o la nidada) en seis especies de lagartijas mexicanas que habitan zonas tropicales y templadas, y que presentan diferencias en el modo de forrajeo, forma del cuerpo y estrategias de escape. Se capturaron únicamente hembras en fases cercanas a la oviposición o el alumbramiento. En este trabajo se muestran diferencias significativas comparadas con estudios previos que proponen la hipótesis del esfuerzo reproductor óptimo. Los resultados indican que se requiere perfeccionar tanto la obtención de datos, como la forma de cálculo del esfuerzo reproductor, para reanalizar la teoría general propuesta en los años setentas, la cual sugiere que hay correlación entre el modo de forrajeo, la forma del cuerpo y la estrategia de escape del depredador y el esfuerzo reproductor, ya que en el presente estudio, no se presentó esta correlación en todas las especies estudiadas.

Palabras clave: Esfuerzo Reproductor, Lagartijas, Masa Relativa de la nidada, Masa Relativa de la camada,

ABSTRACT

The ratio of clutch mass to female body mass has been considered the most important trait to measure reproductive costs and life history variation in reptiles. Several workers on lizard reproduction have hypothesized that such ratio, now known as the relative clutch mass (RCM), or relative litter mass (RLM) in viviparous species, may be predicted by foraging mode (FM), body shape (BS) and escape tactics (ET). However, a major problem with many of these studies is that the RCM values were obtained through different methods, resulting in high variance and dissimilar conclusions. This study was conducted to document the reproductive effort in six species of tropical and temperate Mexican lizards with differences in foraging mode, body shape and escape tactics behavior. Only living females caught in the wild, at the moment of natural birth or clutch oviposition were studied. This study shows strong differences from the previous interpretation of the optimum RCM. Results point out that require adequate calculation of reproductive effort to reanalyze the information that address RCM or RLM, because as no correlation was found with foraging mode (FM), body shape (BS) and escape tactics behavior (ET).

Key words: Lizards, relative clutch mass, relative litter mass, reproductive effort.

INTRODUCCIÓN

Diferentes estudios en lacertilios indican que un aspecto asociado a la camada o la nidada, es la Masa Relativa de la Nidada (MRN) y para especies vivíparas la Masa Relativa de la Camada (MRC), ambos índices reproductores se encuentran relacionados principal-

mente con la forma de forrajeo, la forma del cuerpo y a las estrategias de escape del depredador (Cuellar, 1984; Vitt y Price, 1982; Tinkle, 1972).

Las principales diferencias en la interpretación del esfuerzo reproductor se dan cuando se utiliza el método propuesto por Tinkle (1972) principalmente por que los

datos han sido obtenidos considerando lo siguiente: a) un bajo número de muestra, b) el tipo de colecta (muerte de los organismos en campo) y c) por el método de fijación de los ejemplares depositados en colecciones científicas y que fueron utilizados para calcular la masa relativa (Hulse, 1981; Martin, 1978; Vitt, 1978; Pianka y Parker, 1975; Parker, 1973). Además de lo anterior, otro problema al calcular la masa relativa, es incluir el peso de los embriones de las camadas o las nidadas en diferente estadio de desarrollo (y como consecuencia diferente peso de los embriones o huevos) en la toma final de datos, por lo que Cuellar (1984), además de sugerir el uso de un solo estadio de desarrollo embrionario para estandarizar el peso de la camada o la nidada, propone utilizar una relación matemática que tiene como finalidad minimizar los sesgos de la propuesta original de Tinkle (1972). Sin embargo, a la fecha pocos son los trabajos que utilizan esta propuesta (Rodríguez-Romero et al. 2004; Rodríguez-Romero, 1996; Cuellar, 1984) por lo que es aún limitado el uso de este método.

Posterior a esta propuesta Shine (1992) sugiere dos relaciones matemáticas para calcular la masa relativa, una basada en el volumen corporal (capacidad abdominal) y otra que toma en cuenta el planteamiento original de Tinkle (1972), pero que a diferencia de este método (en la ecuación matemática), usa como denominador al peso de la hembra después de ovipositar o dar a luz. Las propuestas anteriores demuestran un gran avance al minimizar los sesgos matemáticos, sin embargo, en algunos estudios se utilizaron organismos preservados o en diferente estadio de desarrollo (tanto de lagartijas como de serpientes) por lo que las conclusiones, del esfuerzo reproductor óptimo, pudieran ser erróneas.

Se ha sugerido que los factores extrínsecos principales que moldean la masa relativa en lacertilios son: el modo de forrajeo y las estrategias de escape del depredador (Cuellar, 1984; Vitt y Price, 1982; Tinkle, 1972). Por ejemplo, se menciona que las familias de lacertilios que presentan forrajeo pasivo o «sit and wait» (Iguanidae, Phrynosomatidae, Agamidae, Anguidae, Xantusidae y Geckonidae), escapan de los depredadores al presentar una mimesis similar al sustrato, son de hábitos especialistas, de morfología robusta y tienen elevados índices de la masa relativa de la camada o la nidada. Mientras que las de amplio forrajeo o «wide foraging» (Teiidae y Lacertidae), tienen por lo general, valores bajos de la masa relativa

de la camada o la nidada, escapan del depredador al correr rápido, son de hábitos generalistas, de cuerpo cilíndrico y colas largas (Vitt y Price, 1982).

El objetivo general del presente estudio fue cuantificar y comparar el esfuerzo reproductor (masa relativa de la camada o la nidada) en seis especies de lacertilios mexicanos que presentan diferentes estrategias de forrajeo, escape del depredador y forma del cuerpo, para contrastar estos resultados con las hipótesis del óptimo esfuerzo reproductor en lacertilios.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente trabajo se minimizaron las variaciones arrojadas por la forma de obtención de los datos, ya que estos fueron obtenidos exclusivamente por oviposición o alumbramiento y se consiguió cuantificar el peso absoluto de la hembra (PA) sin tener que restarle el peso de la camada o la nidada al peso total de la hembra, además de conocer con exactitud el peso de la camada o la nidada individual, parámetros que anteriormente no fueron estandarizados en estudios anteriores.

Se estudiaron seis especies de lacertilios mexicanos que presentan distinta forma de forrajeo, de escape y de morfología, además de habitar tanto zonas tropicales como templadas. Las localidades se encuentran cercanas al nivel del mar (Champotón, Campeche y la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz) y en zonas montañosas (Milpa Alta, Distrito Federal; Zoquiapan y Nevado de Toluca, ambas en el Estado de México).

Durante el periodo de 1996 a 1998 se recolectaron 117 hembras de seis especies: *Cnemidophorus maslini* ovípara (n=17), *Lepidophyma pajapanensis* vivípara (n=21), *Sceloporus aeneus* ovípara (n=21), *Sceloporus mucronatus* vivípara (n=12), *Sceloporus grammicus* vivípara (n=21) y *Sceloporus bicanthalis* vivípara (n=25), en la época reproductora del año en que se encuentran preñadas o gestantes (vivíparas de mayo a septiembre y ovíparas entre abril y agosto). Cada lagartija fue colocada en un terrario (por un tiempo no mayor a 15 días, para evitar que el estrés y el hacinamiento afectara los eventos de oviposición o alumbramiento) acondicionado en cajas plásticas de 50 cm de largo, 36 cm de ancho y 22 cm de altura. El sustrato de estos terrarios fue de arena y trozos de corteza, pastos y/o rocas. La iluminación y la calefacción, se proporcionó con focos de 45 watts,

regulados por un interruptor de tiempo, que controló una fotofase de 8:00 a 17:00 hrs. (Matz y Vanderhaege, 1979). El aporte de agua fue constante (dos o tres veces al día) y se les suministró alimento *ad libitum*, a base de larvas y adultos del gusano de cera *Galleria mellonella* y tenebrios *Tenebrio molitor*.

En cada terrario se colocó una sola hembra hasta el momento de la oviposición o del alumbramiento (las ovíparas permanecieron una semana en cautiverio hasta la oviposición, mientras que las vivíparas, dos semanas hasta el nacimiento de las crías). Se tomaron los siguientes datos: longitud hocico-cloaca (LHC), peso total (PT), peso de diferencia (PD peso total de la hembra menos peso de la camada o la nidada) y peso absoluto (PA peso después de ovipositar o dar a luz). Cada camada o nidada se contó (TC o TN) y pesó individualmente (PC o PN). Las longitudes se midieron con una regla plástica (0.1 mm) y los pesos con una balanza analítica (0.1 mg).

Los índices de la masa relativa de la camada o la nidada (MRC o MRN respectivamente) se calcularon utilizando tres métodos, dos para comparar los resultados con datos de literatura y otro para probar las propuestas anteriores. Para facilitar el manejo e interpretación comparativa, se denominaron como sigue:

1) *Método tradicional* (Tinkle, 1972): MRC_T o $MRN_T = PC$ o PN/PT

Donde:

MRC o MRN = masa relativa de la camada o la nidada

PC o PN = peso de la camada o la nidada

PT = peso total de la hembra (incluyendo el peso de la camada o la nidada)

2) *Método convencional* (Cuellar, 1984): MRC_C o $MRN_C = PC$ o $PN/PTH-PC$ o PN

Donde:

PTH-PC o PN = peso de diferencia (peso total de la hembra menos peso de la camada o la nidada)

3) *Método alterno* (este estudio): MRC_A o $MRN_A = PC$ o PN/PA

Donde:

PA = peso absoluto (peso de la hembra después de la oviposición o del alumbramiento).

Los índices de la masa relativa (MRC o MRN) se analizaron mediante regresión lineal simple con los siguientes parámetros morfométricos de las hembras: LHC, PT, PD y PA (a una probabilidad de 0.05 o menor para indicar significancia, (Zar, 1999). Para comparar los diferentes métodos de la MRC o MRN, se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) y de ser necesaria una prueba de intervalos múltiples. Todos los análisis del estudio fueron realizados con el programa estadístico para computadora *Statgraphics* V. 5.01.

Además de lo anterior, se efectuó un análisis comparativo para determinar si el modo de forrajeo, la forma del cuerpo y/o la estrategia de escape del depredador moldean de forma directa la masa relativa de la camada o la nidada, tal y como ha se ha propuesto en estudios anteriores; para esto, se clasificaron las especies tomando como base la propuesta de Vitt y Price, (1982) para las características antes mencionadas. Finalmente, se compararon los datos obtenidos de la masa relativa (por los tres métodos) con valores registrados para otras especies de lacertilios, con el fin de observar cual de los métodos representa una mejor medida del esfuerzo reproductor.

RESULTADOS

Los datos obtenidos muestran diferentes valores para las características de la camada o la nidada en las seis especies estudiadas, por ejemplo, *Cnemidophorus maslini* y *Lepidophyma pajapanensis* (ambas de ambiente tropical), presentan entre si marcadas diferencias en las características de la nidada o la camada; asimismo, también entre las especies del género *Sceloporus* se presentaron diferencias, a pesar de habitar en zonas ecológicas similares (hábitat templado) y de presentar similar modo reproductor (p. ej. viviparismo como en *Sceloporus bicanthalis*, *Sceloporus grammicus* y *Sceloporus mucronatus*), ver Tablas 1 y 2.

Regresiones de la MRC o MRN y los parámetros Morfométricos

En *C. maslini* la masa relativa de la nidada por el método tradicional (MRN_T): presentó correlación positiva y significativa al relacionarla con la LHC, mientras que con las el PT, PD y PA no hay correlación significativa en ninguno de los casos. El valor promedio obtenido por este método fue de 0.15 (DS = 0.03) con un máximo de 0.20 y un mínimo de 0.09. A su vez, usando el método convencional

		gl.	F	P
ANOVA	TC o TN	-1,115	10.03	0.002
	PC o PN	-1,108	2.79	0.09
	PPC o PPN	-1,108	9.96	0.002
	MRC _A	-1,108	28.05	0.0001
Tipo de Clima	TC o TN	PC o PN	PPC o PPN	MRC _A
Templadas	5.20 ± 0.25	1.70 ± 0.14	0.35 ± 0.03	0.41 ± 0.01
Tropicales	3.78 ± 0.35	2.13 ± 0.19	0.53 ± 0.02	0.24 ± 0.01

Tabla 1. Análisis de varianza de una vía para comparar las características de la camada o la nidada en seis especies de lacertilios de México, se usó como referencia el tipo de clima. gl = grados de libertad, F = varianza de las muestras, P = nivel de significancia. Se presenta el valor promedio para cada característica ± una desviación estándar.

		gl.	F	P
ANOVA	TC o TN	-1,115	7.29	0.008
	PC o PN	-1,108	4.39	0.003
	PPC o PPN	-1,108	0.52	0.47
	MRC _A	-1,108	0.003	0.95
Reproductor	TC o TN	PC o PN	PPC o PPN	MRC _A
Vivíparo	5.13 ± 0.28	1.97 ± 0.15	0.42 ± 0.03	0.36 ± 0.02
Ovíparo	3.92 ± 0.25	1.44 ± 0.07	0.37 ± 0.03	0.36 ± 0.02

Tabla 2. Análisis de varianza de una vía para comparar las características de la camada o la nidada en 6 especies de lacertilios mexicanos, tomando como referencia el modo reproductor. gl = grados de libertad, F = varianza de las muestras, P = nivel de significancia. Se presenta el valor promedio para cada característica ± una desviación estándar.

(MRN_C), se encontró una correlación positiva y significativa, con la LHC, sin embargo, con el PT, PD y PA, no hay correlación en ningún caso. El valor promedio de la MRN_C fue de 0.22 (DS = 0.06), con un máximo de 0.33 y un mínimo de 0.12. El uso del método alterno (MRN_A) nuevamente se correlaciona con la LHC, pero no con el PT, PD y el PA. El valor promedio usando este método, fue de 0.21 (DS = 0.06), con un máximo de 0.33 y un mínimo de 0.12 (Tabla 3).

En la especie tropical *L. pajapanensis*, la MRC_T presentó correlación positiva con la LHC, pero no con el PT, PD y PA. El valor promedio fue de 0.16 (DS = 0.05) con un máximo de 0.24 y un mínimo de 0.06. La MRC_C presentó correlación positiva al compararla con la LHC, sin embargo, con el PT, PD y PA no se observa correlación alguna. El valor promedio del esfuerzo reproductor fue de 0.21 (DS = 0.12), con un máximo de 0.31 y un mínimo de 0.07. La MRC_A no presentó correlación en ninguno de los casos. El valor

promedio del índice reproductor fue de 0.26 (DS = 0.11), con un máximo de 0.46 y un mínimo de 0.08 (Tabla 3).

Para la población de *S. aeneus* al relacionar la MRN_T con la LHC, PT y PA, no se observó ninguna correlación, sin embargo, al relacionarla con el PD, la correlación fue negativa. El promedio de la masa relativa fue de 0.31 (DS = 0.04), y como intervalo de 0.24 a 0.40. Con respecto a la MRN_C, se observaron similares tendencias de regresión que con el método tradicional. El valor promedio del índice fue de 0.46 (DS = 0.10), con un máximo de 0.68 y un mínimo de 0.32. Al correlacionar los valores de la MRN_A, solo las variables del PD y el PA, presentan correlación negativa, ya que al relacionarla con la LHC y el PT, no hubo evidencia de correlación. El valor promedio del índice al usar este método, fue de 0.44 (DS = 0.09), con un máximo de 0.67 y un mínimo de 0.28 (Tabla 3).

En *S. mucronatus*, la MRC_T, no se correlacionó con la LHC, PT y PA, aunque con el PD, se observó una

	TN	PN	PPH	MRN _T	MRN _C	MRN _A
<i>C. maslini</i>						
<i>LHC</i>	0.71 **	0.87 ***	0.25	0.60*	0.65 *	0.61 *
<i>PT</i>	0.65 *	0.69 *	0.31	0.43	0.29	0.29
<i>PD</i>	0.36	0.38	0.12	0.23	-0.07	-0.06
<i>PA</i>	0.38	0.44	0.22	-0.06	-0.1	-0.04
<i>L. pajapanensis</i>						
<i>LHC</i>	0.55 *	0.64 **	0.22	0.57 **	0.55 *	0.44
<i>PT</i>	0.61 **	0.63 **	0.05	0.43	0.41	0.21
<i>PD</i>	0.31	0.43	-0.09	0.04	0.02	-0.21
<i>PA</i>	0.60 *	0.60 *	0.03	0.29	0.27	0.23
<i>S. aeneus</i>						
<i>LHC</i>	0.34	0.75 *****	0.59 **	0.27	0.27	-0.03
<i>PT</i>	0.46	0.62 *	0.54 *	-0.15	-0.14	-0.29
<i>PD</i>	0.28	0.26	0.29	-0.53 *	-0.52 **	-0.58 **
<i>PA</i>	0.09	0.51 **	0.65 **	-0.19	-0.19	-0.52 **
<i>S. mucronatus</i>						
<i>LHC</i>	0.47	0.35	-0.18	-0.42	-0.41	-0.28
<i>PT</i>	0.38	0.47	0.17	0.4	-0.39	-0.19
<i>PD</i>	0.25	0.3	0.12	-0.56 *	-0.55 ***	-0.36
<i>PA</i>	0.26	0.33	0.14	-0.49	-0.48	-0.29
<i>S. grammicus</i>						
<i>LHC</i>	0.36	0.4	0.21	-0.23	-0.23	0.04
<i>PT</i>	0.28	0.31	0.17	-0.36	-0.37	-0.06
<i>PD</i>	-0.14	-0.13	-0.12	-0.73*****	-0.74 *****	-0.5 *
<i>PA</i>	0.29	0.24	0.11	-0.2	-0.23	-0.25
<i>S. bicanthalis</i>						
<i>LHC</i>	0.73 *****	0.70 *****	0.28	0.36	0.38	0.14
<i>PT</i>	0.74 *****	0.72 *****	0.31	0.31	0.34	0.29
<i>PD</i>	0.50 *	0.38	0.04	-0.11	-0.08	-0.08
<i>PA</i>	0.58 **	0.50 **	0.07	0.09	0.1	-0.12

Tabla 3. Correlaciones entre las diferentes características reproductoras de las hembras en 6 especies de lacertilios del presente estudio. Los datos de la camada o la nidada fueron obtenidos inmediatamente después del parto o de la oviposición. El valor mostrado es el coeficiente de correlación y el número de asteriscos indican el nivel de significancia. * = $p \leq 0.05$; ** = $p \leq 0.01$; *** = $p \leq 0.001$ y ***** = $p \leq 0.0001$

correlación negativa. El valor promedio de la masa relativa obtenido por este método fue de 0.16 (DS = 0.03), con valores máximos y mínimos de 0.21 y 0.09. MRC_C: En estas lagartijas, al correlacionar los valores obtenidos por el método convencional con los parámetros de la LHC, PT y PA, no presentaron correlación, aunque se puede observar cierta tendencia negativa para todos los casos, solo con el PD, se observó una correlación

negativa. El valor promedio usando la relación tradicional fue de 0.19 (DS = 0.05), con un máximo de 0.27 y un mínimo de 0.10. MRC_A: Los resultados obtenidos a partir del análisis de regresión indican que no hay correlación en ninguno de los cuatro casos, pero se denota nuevamente cierta tendencia negativa en ellas. El valor promedio de la MRC_A fue de 0.20 (DS = 0.04), con un máximo de 0.27 y un mínimo de 0.14 (Tabla 3).

Especie	gl	F	P	Intervalos	
				Método	
<i>C. maslini</i>	(2, 27)	3.79	0.03	01-Feb	
<i>L. pajapanensis</i>	(2, 52)	5.21	0.008	01-Mar	*
<i>S. mucronatus</i>	(2, 33)	3.24	0.05	02-Mar	
<i>S. aeneus</i>	(2, 60)	18.003	4E-08	01-Feb	
<i>S. grammicus</i>	(2, 58)	6.46	0.002	01-Mar	*
				02-Mar	
<i>S. bicanthalis</i>	(2, 72)	20.89	6E-08	01-Feb	
				01-Mar	*
				02-Mar	*

Tabla 4. Se presentan los valores obtenidos del análisis de varianza entre métodos por especie. El asterisco indica diferencias significativas entre métodos. Las siglas en el cuadro, se refieren a lo siguiente: gl= grados de libertad, F= varianza de las muestras, P= nivel de significancia, 1= método tradicional, 2= método convencional y 3= método alterno.

En el análisis tradicional realizado a la población estudiada de *S. grammicus*, se mostró que no hay correlación entre la masa relativa y la LHC, PT y PA, no obstante con el peso de diferencia, se obtuvo una correlación negativa. El promedio de la MRC_T para esta especie fue de 0.28 (DS = 0.09) en un intervalo que va desde 0.09 hasta 0.42. MRC_C : para este método, tampoco se encontró correlación, entre la masa relativa y los parámetros LHC, PT y PA, pero al compararla con la variable del peso de diferencia, se obtuvo una correlación negativa. El valor promedio de la masa relativa por éste método fue de 0.42 (DS = 0.17), con un máximo de 0.72 y un mínimo de 0.10. MRC_A : los resultados de correlación obtenidos a partir de los datos calculados por este método y las variables específicas de la especie (LHC, PT, y PA), indican que no hay correlación para estos casos, pero al relacionarla con el PD, se observa una correlación negativa. El valor promedio fue de 0.42 (DS = 0.13), con un máximo de 0.71 y un mínimo de 0.19 (Tabla 3).

Para la especie *S. bicanthalis* y analizando los índices resultantes del MRC_T : se observó que no hay correlación entre la masa relativa y la LHC, PT, PD y PA. El promedio para esta especie fue de 0.23 (DS = 0.06) con un máximo y mínimo de 0.44 y 0.11 respectivamente. MRC_C : nuevamente no se encontró correlación al comparar la masa relativa con la LHC, PT, PD y PA. El valor promedio que se obtuvo fue de 0.31 (DS = 0.13), con un máximo de 0.79 y un mínimo de 0.12. MRC_A : al calcular los valores de la masa relativa con éste método y

relacionarlos con los parámetros LHC, PT, PD y PA, no se observa correlación en ningún caso. El valor promedio obtenido fue de 0.50 (DS = 0.29), con un máximo de 1.2 y un mínimo de 0.22 (Tabla 3).

MRC o MRN tradicional, convencional y alterna (comparación de tres métodos).

El ANOVA efectuado para comparar los tres métodos indica que hay diferencias significativas entre los métodos presentados (Tabla 4), por lo que a su vez, se efectuó un análisis de intervalos múltiples, para determinar la diferencia entre ellos.

Para las especies *C. maslini*, *L. pajapanensis* y *S. mucronatus*, se encontró únicamente diferencia significativa entre los métodos tradicional (Tinkle, 1972) y alterno (Tabla 2). Para *S. aeneus* y *S. grammicus*, se observaron diferencias entre los métodos tradicional, convencional y alterno (Tabla 4) y para la especie vivípara *S. bicanthalis*, se presentan diferencias al comparar el método alterno con los métodos convencional y tradicional, pero no entre el tradicional y convencional (Tabla 4).

DISCUSIÓN

COMPARACIÓN DE MÉTODOS (MRC o MRN)

A pesar del gran número de trabajos sobre este tema, ninguno de ellos tiene en común un método para la obtención de los índices reproductores (MRC o MRN), de hecho la mayoría de ellos se basan en el método propuesto por Tinkle (1972) y/o en el modelo modificado

por Vitt y Price (1982) y otros estudios recientes como el realizado por Castilla et al., 2000 en *Podarcis lilfordi*, utilizan uno de los métodos que propone Shine (1992) en su estudio del esfuerzo reproductor en lagartijas y serpientes, sin embargo, no precisan si los pesos de la camada o la nidada fueron considerados en los mismos estadios de desarrollo embrionario.

En el presente estudio se minimizaron los errores de obtención de datos y se estandarizó el cálculo del esfuerzo reproductor, es decir, se obtuvieron exclusivamente datos de crías recién nacidas y de huevos ovipositados que aún no han absorbido agua del nido (etapa en la que la los huevos aumentan hasta tres veces su peso al captar el agua del medio, Cuellar, 1984; Rodríguez-Romero, 1996). Esta estandarización en los métodos permitió obtener pesos más precisos tanto de las hembras (peso absoluto, PA), como de las crías o huevos.

Nuestros datos indican que sólo una especie presentó diferencias significativas del método alterno con los anteriores (*S. bicanthalis*), no obstante lo anterior, en las especies restantes, se observó que no hay diferencia significativa entre los métodos convencional (Cuellar, 1984) y alterno (este estudio), pero si de ambos con el tradicional (Tinkle, 1972), además, los valores obtenidos a partir de los métodos modificados son mayores que los registrados para el método tradicional tanto en el presente estudio como para los registrados en literatura (Tabla 4).

Estos resultados permiten sugerir que las modificaciones realizadas a la ecuación matemática propuesta en los setentas, aunado a la estandarización de la técnica de obtención de datos, aportan valores más precisos del esfuerzo reproductor.

¿La forma del cuerpo, del forrajeo y escape del depredador ajusta la mrc o mrn en las especies?

La masa relativa de la camada o la nidada es considerada como la principal medida del esfuerzo reproductor en reptiles (Cuellar, 1984; Vitt y Price, 1982; Vitt y Congdon, 1978). De acuerdo con Vitt y Congdon (1978), la forma del cuerpo y el peso de la camada o nidada han coevolucionado para maximizar el esfuerzo reproductor, al mismo tiempo de minimizar la mortalidad de los adultos. También se ha sugerido que la forma de forrajeo, el escape del depredador y la sobrevivencia de las hembras preñadas o gestantes pueden parcialmente

influir en la masa relativa de los lacertilios (Cuellar, 1994; Vitt y Congdon, 1978).

Además de lo anterior, se ha establecido que el 40% de la variación interespecífica en la MRC o MRN entre los Squamata, se atribuye a la diferencia en la forma del cuerpo, en donde las especies de mayor talla presentan elevados índices de esfuerzo reproductor que las especies más pequeñas (Shine, 1992). En estudios anteriores también se ha registrado que lagartijas especialistas de ramas, grietas y pastos tendrán mayor masa relativa en comparación con las lagartijas generalistas, que se mueven rápido y presentan una gran mimesis con los tipos de sustrato que componen su hábitat (Vitt y Price, 1982).

A continuación se presentan algunas características diagnósticas que como se ha mencionado en trabajos anteriores influyen en la masa relativa de la camada o la nidada y que serán de suma importancia para discutir si estos parámetros moldean o no el esfuerzo reproductor en lacertilios. Tabla 5.

La forma de forrajeo ha sido considerada como una característica bimodal para diferentes lacertilios (Vitt y Price, 1982), sin embargo, Gad (1997), analiza un amplio número de especies, así como métodos filogenéticos y demuestra que no hay una clara bimodalidad de esta característica, por lo que es necesario una revisión más exhaustiva para cada especie en particular, para establecer con mayor precisión cual es el modo de forrajeo que utilizan las diversas especies de lacertilios.

A partir de la propuesta de Gad (1997) y tomando como base estudios demográficos y de ámbito hogareño (Rodríguez-Romero 2004; Rodríguez-Romero en preparación), se sugiere que las especies *S. aeneus* y *S. bicanthalis* no podrían ser consideradas como lagartijas de forrajeo pasivo (como lo proponen Vitt y Price, 1982, para el género *Sceloporus* en general), debido a que estas especies pueden moverse rápido (aún preñadas o gestantes), utilizan guaridas (macollos y grietas) y presentan en general un mayor ámbito hogareño comparadas con otros *Sceloporus* de Norteamérica (Rodríguez-Romero en preparación).

Para propósitos comparativos del modo de forrajeo de las lagartijas utilizadas en el presente estudio con otras estudiadas anteriormente, se clasificaron tomando en cuenta algunas características propuestas por Vitt y Price (1982) y observaciones personales del primer

Especie	Hábitos	Morfología	Forrajeo	Escape	MRC o MRN
<i>C. maslini</i>	Generalista	Cilíndrica	Activo	Rápido	Baja
<i>L. pajapanensis</i>	Especialista	Robusta	Pasivo	Grietas	Alta
<i>S. aeneus</i>	Especialista	Robusta	Pasivo	Rápido	Baja
<i>S. mucronatus</i>	Especialista	Robusta	Pasivo	Grietas	Alta
<i>S. grammicus</i>	Especialista	Robusta	Pasivo	Tocones	Alta
<i>S. bicanthalis</i>	Especialista	Robusta	Pasivo	Rápido	Baja

Tabla 5. Comparación de las características diagnósticas que influyen en la interpretación de la masa relativa de la camada o la nidada (adecuado del trabajo de Vitt y Price, 1982, y modificado con observaciones personales para el presente estudio).

autor. La clasificación de las lagartijas de este estudio agrupan a las especies como se menciona a continuación: *Cnemidophorus maslini*, *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*, como lagartijas de amplio forrajeo y *Lepidophyma pajapanensis*, *S. mucronatus* y *S. grammicus* como especies de forrajeo pasivo.

Las especies que presentan amplio forrajeo en este estudio tuvieron en promedio mayor MRC o MRN (0.21, 0.44 y 0.49 respectivamente) que la registrada en otras especies para esta estrategia de forrajeo (MRC o MRN $\bar{X}$ = 0.17; Vitt y Price, 1982), mientras que las especies de forrajeo pasivo *S. mucronatus* (0.20), *L. pajapanensis*, (0.26) y *S. grammicus* (0.42), presentaron similar o mayor esfuerzo reproductor, que el promedio propuesto en otras especies de lacertilios que presentan este tipo de forrajeo (= 0.22; Vitt y Price, 1982).

Cabe señalar que la MRC o MRN obtenida en el presente trabajo, independientemente de los diferentes modos de forrajeo, es mayor a la propuesta en la literatura, por lo tanto, se puede sugerir que la forma de forrajeo no moldea esta característica reproductora, por lo menos para las especies del presente estudio.

Con respecto a la forma del cuerpo, no se han seleccionado altos índices de la MRC o MRN en las lagartijas que presentan formas robustas (cuerpos no cilíndricos), ya que las lagartijas con forma del cuerpo cilíndrica como es el caso de *C. maslini* (= 0.21) presentaron similar MRN que las lagartijas que tienen un cuerpo más robusto p. ej. *S. mucronatus* (= 0.20); por lo que con base en estos resultados, se puede sugerir que tampoco la forma del cuerpo influye en el esfuerzo reproductor.

Por último, examinando la forma de escape para las especies aquí estudiadas, se concluye que la

especie que presenta rápidas velocidades de escape (p. ej., *C. maslini*), no disminuye su esfuerzo reproductor si se compara con las especies que se refugian en pastos (macollos), grietas o tocones (*L. pajapanensis*, *S. mucronatus*, *S. grammicus*, *S. aeneus* y *S. bicanthalis*).

Los resultados indican que ni la forma de forrajeo, ni la forma del cuerpo ni la estrategia de escape del depredador, son características fundamentales para moldear la MRC o MRN tal como se había afirmado en estudios anteriores. Las diferencias obtenidas con respecto a estudios previos, sugieren reanalizar los modelos óptimos del esfuerzo reproductor propuestos para lagartijas.

El presente estudio muestra una estandarización metodológica que disminuye en gran medida la variación en resultados que potencialmente produjeron diferentes conclusiones. Además de lo anterior, se reflejan con mayor precisión los índices del esfuerzo reproductor que podrán ser utilizados para posteriores comparaciones de la inversión materna en la descendencia.

Finalmente, dos estudios previos (Rodríguez-Romero et al., 2004 y Rodríguez-Romero et al., 2002), utilizaron el método alterno para calcular e interpretar el esfuerzo reproductor, demostrando que los valores resultantes, se encuentran entre los más elevados para lagartijas a nivel mundial, sin embargo, esos estudios, usaron especies filogenéticamente emparentadas desconociéndose, a la fecha, si el uso de este método alterno en grupos no relacionados filogenéticamente pudieran presentar altos valores de inversión materna. En el presente estudio además de aportarse datos estandarizados sobre la masa relativa de la camada o la nidada, se confirma la necesidad de reanalizar la teoría general del esfuerzo reproductor, ampliar el uso

de métodos estandarizados, así como de herramientas filogenéticas, para establecer hipótesis alternativas sobre la evolución del esfuerzo reproductor óptimo en lacertilios y/o reptiles (Rodríguez-Romero *et al.*, en preparación).

AGRADECIMIENTOS.

A Oswaldo Hernández, Gabriel Barrios, y Jorge Chirinos, por su ayuda en campo. A los proyectos DGAPA IN210594 e IN 232398, por el apoyo financiero para efectuar el presente estudio y en especial a Orlando Cuellar (qepd), quien fue el impulsor de este tipo de estudios sobre la reproducción en lagartijas en México.

LITERATURA CITADA

- Ballinger, R. E. and C. D. Schrank. 1972. Reproductive potential of female whiptail lizards, *Cnemidophorus gularis gularis*. *Herpetologica*, 28: 217-222.
- Benanbib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetol. Monogr.*, 8: 160-180.
- Castilla A. M. and D. Bawens. 2000. Reproductive characteristics of the island Lacertid lizard *Podarcis lilfordi*. *J. Herpetol.* 34(3): 390-396.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *Am. Midl. Nat.*, 111(2): 242-258.
- Cuellar, O., F. R. Méndez dela Cruz., M. Villagrán-Santa Cruz and R. S. Trejo. 1996. Pregnancy does not increase the risk of mortality in wild viviparous lizards (*Sceloporus grammicus*). *Amphibia-Reptilia*. 17: 77-80.
- Ferguson G. W., C. H. Bolen and H. P. Wooley. 1980. *Sceloporus undulatus*: comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology*, 61: 313-322.
- Gad, P. 1997. Lizard foraging: is it really bimodal?. 77 Annual Meeting of American Society of Ichthyologists and Herpetologists. 235p.
- Goldberg, S. R and R. L. Bezy. 1974. Reproduction in the Island night lizard, *Xantusia riversiana*. *Herpetologica*. 30: 350-360.
- Hulse, R. C. 1981. Ecology and reproduction of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. *Ann. Carnegie Mus.* 50: 353-369.
- Martin, R. F. 1978. Clutch weight/total body weight ratios of lizards (Reptilia, lacertilia Iguanidae): preservative induced variation. *J. Herpetol.*, 12: 369-378.
- Matz, G. y M. Vanderhaege. 1979. *Guía del Terrario. Técnica / Anfibios / Reptiles*. Ed. Omega. Barcelona España. 346 p.
- Méndez de la Cruz, F. R., M. F. Ortiz., and O. Cuellar. 1992. Geographic variation of reproductive traits in a mexican viviparous, *Sceloporus torquatus*. *Soc. Biogeogr.* 68:(4): 149-156.
- _____, J. L. Guillelte., M. Villagrán-Santa Cruz, and G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetol.* 22(1): 1-12.
- Newlin, M. E. 1976. Reproduction in the bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*. *Herpetologica*. 32: 171-184.
- Parker, W. S. 1973. Notes on reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas and Utah. *Herpetologica*, 29: 258-264.
- Pianka, E. R. and W. S. Parker 1975. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 141-162.
- Rodríguez-Romero F. 1996. *Estudio Comparativo de los Parámetros Asociados al Tamaño de Camada o Nidada en Lacertilios Emparentados*. Tesis Profesional en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez, R. García-Collazo, y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana*. 85: 181-188.

- Rodríguez Romero, F., Geoffrey R. Smith, O Cuellar and F. R Méndez de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a High Elevation viviparous Lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *J. Herpetol.* 38(3): 77-82.
- Schall, J. J. 1978. Reproductive strategies in sympatric Whiptail lizards (*Cnemidophorus*): two parthenogenetic and three bisexual species. *Copeia*, 1978: 108-116.
- Shine, R. 1992. Relative Clutch Mass and Body Shape in Lizards and Snakes: is Reproductive Investment Constrained or Optimized?. *Evolution*, 46(3): 828-833.
- Tinkle, D. W. 1972. The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 28: 351-359.
- _____. 1976. Comparative data on the population ecology of the Desert spiny lizard, *Sceloporus magister*. *Herpetologica*, 32: 1-6.
- _____, and R. E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the intraespecific comparative demography of lizard. *Ecology*, 53: 570-584.
- _____, and N. F. Hadley. 1975. Lizard reproductive effort: caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology*, 56: 427-434. 1973.
- Vinegar, M. B. 1975. Life history phenomena in two populations of the lizard *Sceloporus undulatus* in southwestern New Mexico. *Amer. Midl. Nat.*, 93: 388-402.
- Vitt, L. J. 1978. Caloric content of lizard and snake (Reptilia) eggs and bodies and the conversion of weight to caloric data. *J. Herpetol.*, 12: 65-72.
- _____, and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizard resolution of a paradox. *Ibid.*, 112: 595-608.
- _____, and H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 38: 237-255.
- Zar, H. J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc. New Jersey. USA.