

Héctor Gadsden Esparza
Demografía e historia de vida en saurios
Ciencia Ergo Sum, vol. 13, núm. 2, julio-octubre, 2006, pp. 183-191,
Universidad Autónoma del Estado de México
México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10413209>



Ciencia Ergo Sum,
ISSN (Versión impresa): 1405-0269
ciencia.ergosum@yahoo.com.mx
Universidad Autónoma del Estado de México
México

¿Cómo citar?

Fascículo completo

Más información del artículo

Página de la revista

www.redalyc.org

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Demografía e historia de vida en saurios

Héctor Gadsden Esparza*

Recepción: 27 de octubre de 2005

Aceptación: 1 de febrero de 2006

* Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional Chihuahua. Carretera Chihuahua-Ojinaga km 33.3, Ciudad Aldama, Chihuahua. C. P. 32900. Apdo. postal 28. Correo electrónico: gadsden@ecologia.edu.mx

Resumen. Los objetivos de este ensayo son mostrar un panorama general de los conceptos esenciales de demografía e historia de vida en lagartijas y proveer la literatura fundamental acerca de este tema. Se consideran tanto los parámetros esenciales alrededor de la dinámica de poblaciones como las fluctuaciones en densidad de una especie y sus efectos en fecundidad, natalidad, y mortalidad. Finalmente, se describen algunas de las estrategias evolutivas de historia de vida de los saurios.

Palabras clave: demografía, historia de vida, saurios.

Demography and Life History of Saurians

Abstract. The purpose of this essay is to give a brief description about essential concepts of demography and life history in lizards and to provide fundamental literature on these topics. Essential parameters of population dynamics, density fluctuations of a species and their effects on fecundity, natality and mortality are taken into account. Finally some evolutionary strategies of the life history of saurian are described.

Key words: demography, life history, saurians.

Existen muchas razones por las cuales el estudio de las poblaciones y de historia de vida de los saurios constituyen un aspecto central en la investigación ecológica. Se sabe que estos organismos se pueden reproducir indefinidamente de manera exponencial; sin embargo, esto no ocurre: la mayor parte permanece debajo del tamaño poblacional que su capacidad reproductora les permitiría alcanzar. ¿Qué factores regulan el tamaño de las poblaciones de los saurios? ¿A qué se debe que el rápido aumento que se observa al inicio de casi todas las poblaciones de saurios (en condiciones relativamente apropiadas) no continúe? Ligados, a este tipo de problemas, existen otros también de interés, como el caso de las especies que permanecen por largo tiempo con poblaciones sumamente escasas o raras y de pronto sufren una súbita explosión poblacional. ¿Qué es lo que caracteriza a las especies de

lagartijas que muestran fluctuaciones regulares en el número poblacional, mientras que otras son permanentemente raras y muy escasas?

Entre las aportaciones de los estudios de demografía e historia de vida de lagartijas está señalar la importancia del conocimiento detallado de la ecología de los organismos, para interpretar el significado adaptativo de los caracteres de su historia de vida, cuya descripción puede lograrse a través de estudios demográficos y de reproducción. No obstante, para entender las causas de la evolución de las historias de vida y, aún más, para elaborar predicciones, es necesario complementar este tipo de estudios con conocimientos de ecología, fisiología y comportamiento de los organismos.

Además del interés teórico, estos problemas tienen implicaciones y consecuencias de gran significado práctico. Por ejemplo, los biólogos enfocados a la conservación y al

manejo de recursos necesitan conocer detallada esa información ecológica para evaluar el bienestar de las poblaciones de saurios. Los estudios deben articular este conocimiento con otros elementos que ayuden a estructurar estrategias holísticas de conservación que resguarden a las especies amenazadas o en peligro de extinción.

1. Población

A pesar de que una población es una entidad conceptual más abstracta que las células o los organismos es, sin embargo, real. Una poza genética tiene continuidad tanto en el espacio como en el tiempo, y los organismos que pertenecen a una determinada población tienen un ancestro común inmediato o son capaces (al menos potencialmente) de entrecruzarse. Alternativamente, una población puede definirse como un grupo de individuos con una probabilidad elevada de reproducirse entre sí, comparada con la probabilidad de reproducirse con miembros de alguna otra población; de manera que una población mendeliana es un grupo de organismos con una cantidad sustancial de intercambio genético. Tales poblaciones también son llamadas demos, y el estudio de sus estadísticas vitales es denominado demografía.

La dinámica de poblaciones analiza las fluctuaciones de número o densidad de una especie y refleja cambios en natalidad, mortalidad y migración. Según Solomon (1971: 29) hay 3 preguntas esenciales en los estudios de dinámica poblacional: *a)* ¿Qué procesos determinan el número de individuos de una especie en un hábitat? *b)* ¿Cuáles son las causas de la variación en la abundancia de las especies? *c)* ¿Cuáles son los mecanismos que regulan el número de individuos de una especie?

2. Densidad poblacional

La densidad puede definirse como el número de individuos por unidad de área (o volumen). Puede ser medida como densidad absoluta o relativa. En ecología de lagartijas, es más común utilizar la densidad absoluta. Esta se estima usando diferentes medidas, como conteos directos e indirectos, distintos índices, y con análisis de captura-recaptura.

En lagartijas, el área de actividad se correlaciona con el tamaño del cuerpo (Turner *et al.*, 1969) e hipotéticamente las densidades están relacionadas también con esta medida. Sin embargo, Turner (1977: 158) menciona que las dos variables más importantes en la determinación de la densidad de saurios son: *a)* la complejidad estructural del ambiente y *b)* los recursos energéticos disponibles.

La densidad poblacional no es estática. Se sabe que varía entre localidades y años en la misma especie; además, no todos los hábitats son igualmente adecuados en la amplitud geográfica de una especie y ésta no presenta necesariamente densidades poblacionales equivalentes. Las especies con amplia distribución geográfica están sujetas a diferencias climáticas que pueden afectar su ecología poblacional y, en particular, su densidad. Por ejemplo, en la lagartija *Sceloporus undulatus* las poblaciones de los pastizales y bosques del este de Norteamérica tienden a presentar mayor densidad en el norte que en el sur, mientras que aquellas encontradas en regiones con cañones no mostraron una tendencia latitudinal o regional (Ferguson *et al.*, 1980).

A través de un número consecutivo de años, se han conducido varios estudios de poblaciones de lagartijas y en algunos casos, como *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* y *Panaspis nimbaensis*, aparentemente la densidad permanece constante. No obstante, muchas especies, como *Uta stansburiana* y *Cnemidophorus tigris*, muestran incrementos y abatimientos del 100% durante distintos años (Turner, 1977).

Todos esos cambios de densidad se atribuyen directamente a cambios de natalidad, mortalidad y/o migración.

3. Natalidad y fecundidad

La natalidad se refiere al número actual de individuos que se suman a la población, ya sea a través de nacimientos de organismos vivos o a través de los huevos eclosionados; mientras tanto, la fecundidad se refiere al número potencial de individuos que pueden sumarse a la población, es decir, refleja más que el éxito de la nidada el número de huevos puestos. Ambos dependen de: *a)* tamaño de nidada o camada, *b)* el número de nidadas o camadas por estación y *c)* el número de hembras que producen descendencia, que depende del tamaño y estructura poblacional, relación de sexos, edad en que se alcanza la madurez sexual y si en cada estación se reproducen todas las hembras sexualmente maduras. Estos valores pueden variar de un año a otro o con el cambio de las condiciones ambientales (Reznick y Sexton, 1986); por ejemplo, el tamaño de nidada no es constante dentro de una especie y puede variar en respuesta a un número de factores intrínsecos y extrínsecos. Se ha observado que en un gran número de especies el tamaño de la nidada o la camada se incrementa con el aumento del tamaño del cuerpo y/o la edad, de manera que las hembras más grandes producen más crías (Fitch, 1970 y Ballinger, 1978). Tales tendencias son también aparentes entre las especies. El tamaño de nidada en lagartijas está positivamente correlacionado con el tamaño o la edad a la madu-

rez sexual: las lagartijas que maduran a edades avanzadas depositan más huevos (Turner, 1977).

Fitch (1985) estudió las diferencias geográficas interespecíficas en el tamaño de nidada de 137 especies de reptiles americanos. Encontró que no existe un patrón común a todas las especies, pero detectó cuatro tendencias generales. Primero, muchas especies que habitan en territorio continental muestran una nidada menor que en el caso de los reptiles insulares, a menudo acompañados por un incremento en el tamaño de los huevos y crías. Segundo, el tamaño de nidada muestra frecuentemente un incremento en poblaciones que viven en altitudes elevadas con relación a las altitudes bajas. Tercero, muchas especies tropicales se distribuyen a través de diversos hábitats que presentan distintos grados de estacionalidad, así se tienen tamaños bajos de nidadas en las partes más estables de su distribución que en zonas con mayores cambios estacionales. Finalmente, 62% de las especies con amplia distribución muestra un incremento en el tamaño de nidada hacia altas latitudes. Esta última tendencia ha sido más evidente en las tortugas, menos desarrollada en serpientes, y más débil en lagartijas; esto, a menudo, ha sido asociado con el incremento del tamaño del cuerpo y edad tardía de madurez.

Dentro de una población, el tamaño de nidada depende de los cambios ambientales; en particular, factores como la precipitación y la temperatura pueden afectar directamente la disponibilidad de alimentos y pueden incidir directamente en el tamaño de la nidada al reducir la acumulación del almacenamiento de grasa corporal, que es necesaria para el desarrollo de la nidada.

A pesar que muchos investigadores han reunido información acerca de algunos aspectos de la natalidad de estas especies (por ejemplo, el tamaño y número de nidadas producidas por estación), tal información nos dice muy poco acerca de la dinámica de una población. Por tanto, es necesario desarrollar proyecciones de natalidad para intervalos de edad específica. Estas tasas se definen como el número de huevos hembras producidos por cada hembra adulta (m_x) por intervalo de edad, típicamente presentado en tablas de fecundidad. El lapso de tiempo seleccionado para cada tabla depende de la duración del ciclo reproductor y la extensión de la edad de los saurios. La mayoría de estas tablas se han elaborado para las lagartijas de Estados Unidos; sin embargo, muy pocas se han definido para las especies mexicanas. El cuadro 1 presenta una proyección de fecundidad para la lagartija de arena *Uma exsul*, que es endémica de México. Esta información nos permite tener una apreciación rápida de los patrones reproductores de una población; si la consideramos junto con una proyección de

Cuadro 1. Tabla de fecundidad para la lagartija *Uma exsul*.

Edad (años)	m_x (fecundidad)
0.00	0.0
0.62	2.5
1.62	3.0
2.62	3.0
3.62	3.0

Fuente: Gadsden *et al.* (2001).

sobrevivencia, nos indicará la dinámica de la población de dicha especie.

4. Mortalidad

La mortalidad es difícil de medir en el campo debido a que la desaparición de lagartijas de una población marcada puede ser causada por muerte o por migración. En la mayoría de los estudios de saurios, suele pensarse que la emigración es insignificante comparada con la mortalidad y, en muchos casos, es balanceada por inmigración; la mortalidad estimada es así, una combinación de los individuos muertos y emigrados.

La mortalidad se mide de manera directa en pocas ocasiones; usualmente se estima después de un estudio de marcaje-recaptura. La media de la mortalidad para una población completa no es particularmente útil en un examen de dinámica poblacional; en consecuencia, la mortalidad se estima de manera separada para distintas clases de edades, cuya duración depende de la extensión de vida de los saurios en cuestión. Las mortalidades de edad específica se presentan posteriormente en una columna de mortalidad, denominada por lo general 'tabla de vida'. El cuadro 2 muestra una proyección de mortalidad para la lagartija *Sceloporus scalaris*. Tal proyección incluye un número de estimaciones de mortalidad presentados de diversas formas; por ejemplo, la proporción de sobrevivencia al comenzar cada clase de edad (l_x), el número de mortandad dentro de cada intervalo de edad (d_x), la tasa de mortalidad dentro de cada clase de edad (q_x) y la media de la expectativa de vida para las lagartijas vivas al inicio de cada clase de edad (e_x).

Las causas de la mortalidad son difíciles de medir cuando no son observadas directamente; las más comunes son los atributos de predación y condiciones físicas extremas: éstas son resultado de periodos de temperaturas elevadas o bajas, de sequías o inundaciones.

Las condiciones ambientales extremas pueden tener efectos drásticos sobre las crías y los adultos. Tinkle (1967: 69) detectó que para la especie *Uta stansburiana*, el invierno puede llegar a matar hasta 25% de la población. Las inundaciones también afectan la sobrevivencia de saurios adultos, como en el caso de la lagartija *Sceloporus undulatus* que

Cuadro 2. Proyección de mortalidad para la lagartija *Sceloporus scalaris*.

Edad	l_x	d_x	q_x	e_x
0	1000	724	0.724	1.005
0.75	276	130	0.471	1.329
1.75	146	101	0.692	1.123
2.75	45	31	0.692	0.900
3.75	14	10	0.692	0.785
4.75	4	4	1.000	0.500

l_x = sobrevivencia, d_x = número de muertes dentro de cada intervalo de edad,
 q_x = tasa de mortalidad dentro de cada clase de edad, e_x = esperanza de vida.
 Fuente: Ballinger y Congdon (1981).

durante un año se perdió 44% de los individuos de una población después de una severa inundación (Ferguson, *et al.* 1980).

La depredación ocurre en diferentes grados en todas las poblaciones de saurios y usualmente es uno de los factores más importantes de mortalidad. En un estudio de lagartijas *Anolis* realizado en Bahamas, Schoener y Schoener (1982) encontraron que el número de especies de aves se relacionaba con la sobrevivencia de los saurios, mientras que el número de especies de saurios no. La depredación también puede tener diferentes efectos a lo largo del año. La mortalidad suele ser más alta durante la estación reproductora en un número considerable de especies (Ferguson *et al.*, 1980; Tinkle y Dunham, 1983). Shine (1980) encontró que en seis especies de lagartijas de la familia *Scincidae*, las hembras grávidas son más vulnerables a la depredación que las hembras no grávidas, debido a que las primeras son físicamente más pesadas y reducen en un 20-30% su velocidad al correr; también porque algunas de ellas se exponen al sol más frecuentemente. Más aún, los efectos de la depredación en lagartijas pueden ser alterados por condiciones ambientales, como la temperatura. Ferguson *et al.* (1980) encontraron que en el tiempo de un año, la depredación de *Sceloporus undulatus* se incrementó durante las temperaturas bajas, posiblemente porque las lagartijas no eran capaces de escapar cuando hacía frío.

5. El uso de tablas de mortalidad y natalidad

Las tablas de edad específica de natalidad y mortalidad (tablas de vida) y la información sobre migración (cuando está disponible) permiten a los ecólogos postular cómo una población puede cambiar a través del tiempo, cómo las tasas de mortalidad y natalidad están relacionadas para mantener el número de una población o cómo una población puede reaccionar a las perturbaciones ambientales.

Las proyecciones de las tasas de mortalidad y natalidad de un número determinado de años pueden compararse para especificar las clases de edad con mayor variabilidad interanual en ambas tasas o la interacción entre las dos (Caughley, 1977).

Los parámetros como R_0 (tasa neta de reproducción por generación) o r (tasa instantánea de crecimiento poblacional) se pueden calcular de manera que la mortalidad y la natalidad sean consideradas simultáneamente. Ambos parámetros se determinan directamente al combinar las proyecciones de mortalidad de edad específica y de natalidad; este procedimiento a menudo se denomina tabla de vida. La tasa neta de reproducción (o de reemplazo), se analiza con frecuencia en los estudios de dinámica poblacional de saurios y se considera como la tasa de multiplicación por generación. Si R_0 es 1, la población se está reemplazando a sí misma; si R_0 es menor que 1, está declinando y si es mayor que 1, está creciendo. El cuadro 3 muestra un ejemplo de una típica tabla de vida utilizada para calcular R_0 .

6. Estrategias de historia de vida

El estudio de las estrategias de adaptación tiene como objetivo investigar cómo las fuerzas evolutivas 'diseñan' las historias de vida de los organismos y conocer las condiciones ambientales bajo las cuales un organismo maximiza su adecuación (que se manifiesta con la medida de la contribución de un genotipo dado a las siguientes generaciones, en relación con otros genotipos). Begon *et al.* (1986) mencionan que las historias de vida reflejan el genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos. Con las historias de vida se está tratando con los productos del proceso evolutivo y la forma en que éstos interactúan con el ambiente que los rodea. Según Benabib (1993), el objetivo de las historias de vida es comprender de qué forma la selección natural ha moldeado las peculiaridades del ciclo de vida de los organismos, pues éstas influyen directamente en su supervivencia y reproducción y, por consiguiente, en su adecuación.

McArthur y Wilson (1967) tomaron las ideas de Dobzhansky (1950) sobre la selección en los trópicos y dieron el nombre de 'selección r ' aquella que se verifica en ambientes que favorecen un rápido crecimiento poblacional, y 'selección K ' a la que ocurre en ambientes saturados que favorecen la habilidad competitiva y la evasión de depredadores.

En un estudio clásico, Tinkle (1969) propuso una dicotomía de las historias de vida de los saurios: especies con maduración sexual rápida y con varios episodios reproductores, en donde, al operar la selección natural, se tiene como efecto un alto esfuerzo reproductor (selección r), y especies de madurez retardada y un sólo episodio reproductor, en las cuales la selección beneficia un bajo esfuerzo reproductor (selección K). Existen diversos trabajos que reportan historias de vida de lagartijas, y que han procurado registrar cómo las

distintas especies se asemejan a alguno de estos modelos.¹ En la actualidad, según Dunham *et al.* (1988), las tendencias de historia de vida se han enfocado como un entramado integral de características que evolucionan conjuntamente cuyos extremos se asemejan a las condiciones extremas postuladas en las estrategias r y K que formalizó Pianka (1970), considerando un gradiente continuo entre ambas selecciones. Asimismo, algunos autores han detectado que las especies de saurios muestran variación geográfica en sus características de historia de vida (Tinkle y Ballinger 1972, Ballinger 1973, 1979, Van Devender 1978, Ferguson *et al.* 1980, Dunham 1981, 1982, Abts 1987, Grant y Dunham 1990, Gadsden-Esparza y Aguirre-León 1993, Smith *et al.* 1994).

Los caracteres de historia de vida y sus variantes son la respuesta de intercambios energéticos, que a su vez son el efecto de los procesos selectivos que tienden a elevar su adecuación hacia cimas adaptativas óptimas (Stearns 1976, 1989 y 1994; Wright, 1945 y Hedrick, 1985). Los pioneros en la identificación de estos intercambios energéticos en los patrones de las historias de vida de las lagartijas fueron Tinkle *et al.* (1970). Dunham *et al.* (1988: 443), para comprender las variantes de las características de historia de vida de las lagartijas, propusieron considerar las limitantes filogenéticas, las adaptaciones locales, el tipo de forrajeo y la covarianza alométrica. No obstante, según Ballinger (1977: 628), algunas características del ambiente inmediato, como la disponibilidad alimentaria y la participación de los predadores, también influyen en esta variación. De hecho, Ballinger (1983: 258) propuso un modelo de variación de las historias de vida de los saurios considerando las causas cercanas sumadas a la adaptación y limitantes filogenéticas.

Stearns (1976) y Williams (1966) consideraron que la disponibilidad potencial de recursos y el ambiente demográfico son dos elementos cruciales en la teoría global de historias de vida. Sumado a esto, el ambiente térmico también les afecta constantemente (Dunham *et al.*, 1989; Sinervo y Adolph, 1989; Grant y Dunham, 1990 y Adolph, 1990). A pesar de esto, ha habido pocos trabajos que hayan considerado integrar estos tres elementos selectivos para estudiar tendencias de historias de vida de lagartijas (Abts, 1987; Dunham *et al.*, 1988 y Grant y Dunham, 1990).

Las selecciones r y K pueden enriquecer el nexo entre el ambiente demográfico y la disponibilidad de recursos (Pianka, 1966; McArthur y Wilson, 1967). Estos dos modelos de selección, en realidad manifiestan los extremos de una continuidad de diferentes subconjuntos de caracteres demográficos y de historias de vida que han evolucionado en conjunto (Pianka, 1992). Además, las características de historia de vida de los saurios, como: sobrevivencia, fecun-

Cuadro 3. Tabla de vida vertical de la lagartija de arena *Uma exsul*. Se obtuvo a partir de la estructura de edades de la población estudiada en un momento determinado. Se consideró que la muestra obtenida constituye el destino de una cohorte imaginaria.

Edad (años)	ax	lx	mx	$lxmx$
0	227	1	0	0
0.62	50	0.2202	2.5	0.5505
1.62	34	0.1497	3	0.4491
2.62	5	0.022	3	0.066
3.62	2	0.0088	3	0.0264
				$R_0 = 1.092$

ax = número de individuos observados en cada clase de edad; m_x = número de huevos hembra producidos por cada hembra adulta en cada etapa reproductora; l_x = sobrevivencia desde la primera clase de edad al punto medio de la siguiente clase de edad en donde m_x es medido; R_0 = tasa de reemplazamiento por generación.
Fuente: Gadsden *et al.* (2001).

didad, tasas de incremento corporal y ciclos de actividad diaria y estacional, se ven influenciadas por el ambiente térmico en el cual se desarrollan (Beuchat y Ellner, 1987; Sinervo y Adolph, 1989 y Adolph, 1990).

7. Estudios de historia de vida en saurios de México

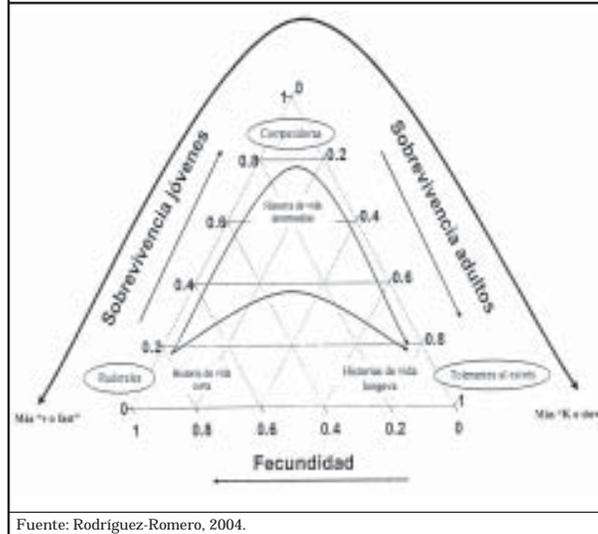
En Estados Unidos se ha llevado a cabo un número importante de trabajos sobre historias de vida de saurios que habitan esa área geográfica (Tinkle, 1967; Tinkle, 1969; Goldberg, 1971; Tinkle y Hadley, 1973; Ballinger, 1973 1979 y 1981; Simon, 1975; Dixon, 1990 y Smith *et al.*, 1994); sin embargo en México, los estudios sobre historia de vida de lagartijas se reducen a pocas especies, como: *Sceloporus variabilis* (Benabib y Congdon, 1992), *Sceloporus undulatus* (Gadsden-Esparza y Aguirre-León, 1993), *Sceloporus grammicus* (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995a y 1995b; Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Ortega-Rubio *et al.*, 1999; Rubio-Pérez, 2005), *Anolis nebulosus* (Ramírez-Bautista, 1995), *Cophosaurus texanus* (Maury-Hernández, 1998), *Uma exsul* (Gadsden *et al.*, 2001a), *Sceloporus scalaris* (Ortega-Rubio *et al.* 2000), *Uma paraphygas* (Castañeda-Gaytán *et al.* 2003), *Xenosaurus newmanorum* (Lemos-Espinal *et al.* en prensa), y *Sceloporus bicanthalis* y *Sceloporus aeneus* (Rodríguez-Romero, 2004).

8. Estrategias de historia de vida y análisis de elasticidad

Los conceptos de selección r y K se derivan de la ecuación logística de Lotka y Volterra. La teoría sugiere que los ciclos de vida de los organismos son dominados por la importan-

1. Véase Tinkle (1969), Tinkle *et al.* (1970), Tinkle y Ballinger (1972), Barbault (1976), Tinkle y Gibbons (1977), Vitt y Congdon (1978), Congdon *et al.* (1978 y 1982), Ferguson *et al.* (1980), Dunham (1981 y 1982), Vitt y Price (1982), Tinkle y Dunham (1983 y 1986) y Abts (1987).

Figura 1. Modelo de estrategias de historia de vida en saurios y su clasificación dentro del triángulo demográfico.



Fuente: Rodríguez-Romero, 2004.

cia relativa de r (tasa de incremento) y K (densidad de saturación), de manera que hay poblaciones cercanas a la densidad de saturación y son sujetas a selección K , y otras que nunca se aproximan a tal densidad y su incremento está sujeto a selección r . Usualmente las historias de vida se han centrado en el análisis de los caracteres que decantan la selección natural y que repercuten directamente en la supervivencia y reproducción diferencial de los individuos (Stearns, 1976). Derivado de estos trabajos, se propusieron dos escenarios en los cuales se desenvuelven los distintos grupos de organismos: uno es el modelo continuo r - k (Pianka, 1970) y el otro es el continuo rápido-lento (Stearns, 1983).

El primer escenario propone que la estrategia r la tienen los organismos en los cuales las poblaciones no se ven perturbadas por su densidad y competencia, beneficiando la reproducción, esperanza de vida corta, madurez sexual precoz, camadas o nidadas grandes y crías pequeñas; mientras que la estrategia K se manifiesta mediante especies en las cuales la densidad interviene de manera relevante y presenta una alta competencia, engendrando un escaso número de crías con una alta adecuación. En esta última estrategia aumenta la eficacia del uso de los recursos disponibles (Stearns, 1994: 207).

El modelo del continuo rápido-lento (Stearns, 1983: 173) ha sido más aceptado, pues tiene una explicación más cercana a las estrategias que asumen los organismos debido a que se basa exclusivamente en la mortalidad de las clases adultas y su consecuencia en la población (Franco y Silvertown, 1996); de modo que las especies que presentan niveles elevados de mortalidad evolucionan a tasas de desarrollo rápidas, presentan fecundidad alta y ciclos de vida

cortos. De manera inversa, aquellas especies con escasa mortalidad muestran una evolución lenta, tienen baja fecundidad y ciclos de vida largos (Promislow y Harvey, 1990).

De acuerdo con Rodríguez-Romero (2004: 92), a pesar de que existe un incremento en los estudios relacionados con las estrategias de historia de vida en los saurios, no existe ninguno que relacione caracteres demográficos y/o de historia de vida utilizando modelos matriciales de proyección de Leslie y Lefkovich (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989). Estos modelos dan la posibilidad de estimar y comparar los efectos relativos a parámetros demográficos y reproductores esenciales en los ciclos de historia de vida de los organismos, como la supervivencia, el crecimiento poblacional (λ) y la fecundidad.

Un aspecto fundamental en esta clase de análisis es que la adición de las elasticidades de los elementos que conforman el crecimiento poblacional debe tener como resultado la unidad (De Kroon *et al.*, 1986 y Mesterton-Gibbons, 1993). Esta característica da la posibilidad de establecer comparaciones relativas en distintos estadios del ciclo de vida poblacional, así como llevar a cabo tanto comparaciones entre distintas poblaciones de un mismo taxon como entre diversas especies que presenten historias de vida similares o distintas (Silvertown *et al.*, 1996; Benton y Grant, 1999; Heppell *et al.*, 2000).

A partir de diversos estudios de análisis matriciales en plantas (Silvertown *et al.*, 1996; Franco y Silvertown, 1996 y Franco y Silvertown, 2004), se han propuesto historias de vida que muestran un gradiente sucesional, moldeado por diversas estrategias que presentan las plantas dependiendo de su cercanía hacia los vértices de un triángulo demográfico. Partiendo de este conocimiento en las plantas, Rodríguez-Romero (2004: 95) propuso recientemente un modelo similar a un triángulo demográfico para reptiles (figura 1) que incluye tres ejes esenciales (supervivencia de jóvenes, supervivencia de adultos y fecundidad) tanto en el ciclo de vida de una población como en su manifestación de su adecuación. Lo relevante de este modelo demográfico es la capacidad para determinar globalmente las tendencias de las estrategias de historia de vida de los reptiles, además de que también posee un gradiente análogo al de las plantas pero tomando como fundamento una dicotomía de los reptiles en especies de vida corta y longevas.

El panorama anterior acentúa la relevancia de incrementar los estudios de los análisis matriciales en los saurios, a fin de tratar de dilucidar los patrones de elasticidad en la historia de vida de estos organismos, debido a que permiten una comparación más precisa y holística de su expresión demográfica.

Bibliografía

- Abts, M. L. (1987). "Environment and Variation in Life History Traits of the Chuckwalla, *Sauromalus obesus*", *Ecological Monographs*. (57): 215-232.
- Adolph, S. C. (1990). "Influence of Behavioral Thermoregulation on Microhabitat Use by Two *Sceloporus* Lizards", *Ecology*. (71): 315-327.
- Ballinger, R. E. (1973). "Comparative Demography of Two Viviparous Iguanid Lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsettii*)", *Ecology*. (63): 679-687.
- _____ (1977). "Reproductive Strategies: Food Availability as a Source of Proximal Variation in a Lizard", *Ecology*. (58): 628-635.
- _____ (1978). "Variation in and Evolution of Clutch and Litter Size", in R. E. Jones (ed.). *The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution*. Plenum Press, New York.
- _____ (1979). "Intraspecific Variation in Demography and Life History of the Lizard, *Sceloporus jarrovi*, Along an Altitudinal Gradient in Southeastern Arizona", *Ecology*. (60): 901-909.
- _____ (1981). "Food Limiting Effects in Populations of *Sceloporus jarrovi* (Iguanidae)", *Southwestern Naturalist*. 25(4): 554-557.
- _____ (1983). "Life history variation", in R. Huey, E. R. Pianka and T. Schoener (eds.). *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, United States.
- _____ 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.
- Barbault, R. (1976). "Population Dynamics and Reproductive Patterns of the Three African Skinks", *Copeia*. (1976): 483-490.
- Begon, M.; J. L. Harper y C. R. Townsend (1986). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications.
- Benabib, M. (1993). "Los vertebrados y las historias de vida", *Ciencias*. (7): 23-31.
- _____ y J. D. Congdon (1992). "Metabolic and Water Flux Rates of Free Ranging Tropical Lizards *Sceloporus variabilis*", *Physiological Zoology*. (65): 788-802.
- 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.
- Beuchat, C. H., y J. Ellner. (1987). "A Quantitative Test of Life History Theory: Thermoregulation During Gestation in a Viviparous Lizard", *Ecological Monographs*. (57): 45-60.
- Castañeda-Gaytán, G., H. Gadsden; H. López-Corrujedo y J. L. Estrada-Rodríguez (2003). "Historia de vida de *Uma parapygas* (Sauria: Phrynosomatidae) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango", *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) (89): 169-184.
- Caswell, H. (1989). *Matrix Population Models*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Caughley, C. (1977). *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley & Sons, Sydney.
- Congdon, J. D. (1981). "Parental Investment, Comparative Reproductive Energetics in Bisexual and Unisexual Lizards Genus *Cnemidophorus*", *The American Naturalist*. (112): 509-521.
- _____; A. E. Dunham y D. W. Tinkle (1982). "Energy Budgets and Life Histories of Reptiles", en C. Gans y F.H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*. (13): 233-271.
- De Kroon, H.; A. Plaisier; J. Van Groenendael y H. Caswell (1986). "Elasticity: the Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate", *Ecology*. (67): 1427-1431.
- Dixon, D. A. (1990). "Life History Notes: *Sceloporus jarrovi* (Mountain Spiny Lizard): Behavior", *Herpetological Review*. 21(3): 61.
- Dobzhansky, T. H. (1950). "Evolution in the Tropics", *American Sciences*. (38): 209-221.
- Dunham, A. E. (1981). "Population 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.
- _____ (1982). "Demographic and Life History Variation Among Populations of the Iguanid Lizard *Urosaurus ornatus*: Implications for the Study of Life Histories Phenomena in Lizards", *Herpetologica*. (38): 208-221.
- _____; D. B. Miles y D. N. Reznik (1988). "Life history patterns in squamate Reptiles, en C. Gans, C. y R. B. Huey (eds.). *Biology of the Reptilia*. New York.
- _____; B.W. Grant y K. L. Overall (1989). "Interface Between Biophysical and Physiological Ecology and the Population Ecology of Terrestrial Vertebrates Ectotherms", *Physiological Zoology*. (62): 335-355.
- Ferguson, G.W.; C. H. Bohler y H. P. Wooley (1980). "*Sceloporus undulatus* Comparative Life History and Regulation of a Kansas Population", *Ecology*. (61): 313-322.
- Fitch, H. S. (1970). "Reproductive Cycles in Lizards and Snakes", *Miscellaneous Publication*. (52): 1-247. The University of Kansas, Museum of Natural History.
- _____ (1985). "Variation in Clutch and Litter Size in New World Reptiles", *The University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*. (76): 1-76.
- Franco, M. y J. Silvertown (1996). "Life History Variation in Plants:

- an Exploration of the Fast-slow Continuum Hypotheses”, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. (351): 1341-1348.
- _____ (2004). “A Comparative Demography of Plants Based Upon Elasticities of Vital Rates”, *Ecology*. 85(2): 531-538.
- Gadsden-Esparza, H.
- _____ Aguirre-León (1993). “Historia de vida comparada en una población de *Sceloporus undulatus* (Sauria: Iguanidae) del Bolsón de Mapimi”, *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. (5): 21-41.
- _____ H. López-Corrujedo; J. L. Estrada-Rodríguez y U. Romero-Méndez (2001a). “Biología poblacional de la lagartija de arena de Coahuila *Uma exsul* (Sauria: Phrynosomatidae): implicaciones para su conservación”, *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 9 (2): 51-66.
- Goldberg, S. R. (1971). “Reproductive Cycle of the Ovoviviparous Iguanid Lizard *Sceloporus jarrovi* Cope”, *Herpetologica*. (27): 123-131.
- 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.
- Heppell, S. S.; H. Caswell y L. B. Crowder (2000). “Life Histories and Elasticity Patterns: Perturbation Analysis for Species with Minimal Demographic Data”, *Ecology*. 81(3): 654-665.
- Hedrick, P. W. (1985). *Genetic of Populations*. Jones and Bartlett Publishers, Portola Valley, C. A., 629.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger
- _____ (1995a). “Comparative Termal Ecology of the High Altitude Lizard *Sceloporus grammicus* on the Eastern Slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México”, *Canadian Journal of Zoology*. (73): 2184-2191.
- _____ (1995b). “Ecology of Growth of the High Altitude Lizard *Sceloporus grammicus* on the Eastern Slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México”, *Transactions Nebraska Academy of Sciences*. (22): 77-85.
- _____ y G. R. Smith. (1998). “Comparative Demography of the High Altitude Lizard *Sceloporus grammicus*, on the Eastern of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México”, *Great Basin Naturalists*. (58): 375-379.
- _____; G. R. Smith y R. E. Ballinger. “Variation in Growth Slope and Demography of a Knob-scaled Lizard (*Xenosaurus newmanorum*) from a Seasonal Tropical Environment in México”, *Canadian Journal of Zoology* (en prensa).
- MacArthur, R. W. y E. O. Wilson (1967), *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Maury-Hernández, M. E. (1998). *Ecología alimentaria y demografía de Cophosaurus texanus (Sauria: Phrynosomatidae) en el Desierto Chihuahuense*. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Mesterton-Gibbons, M. (1993). “Why Demographic Elasticities Sum to One: a Postscript to De Kroon *et al.*”, *Ecology*. (74): 2467-2468.
- Ortega-Rubio, A.
- _____; R. Barbault y G. Halffter. (1999). “Population Dynamics of the *Sceloporus grammicus*, (Sauria: Phrynosomatidae) at Durango, México”, *Southwestern Naturalist*. (44): 64-72.
- _____; G. Halffter, y R. Barbault (2000). “Bunch Grass Lizard, *Sceloporus scalaris*, Population Dynamics at La Michilia Biosphere Reserve, Mexico”, *Herpetological Journal*. (10): 33-41.
- Pianka, E.R.
- _____ (1966). “Latitudinal Gradients in Species Diversity: a Review of the Concepts”, *The American Naturalist*. (100): 33-46.
- _____ (1970). “On r and K selection”, *The American Naturalist*. (104): 592-597.
- _____ (1992). *Evolutionary Ecology*. Harper and Row Publishers, New York.
- 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*(London). (220): 417-437.
- Ramírez-Bautista, A. (1995). *Demografía y reproducción de la lagartija arbórea Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco*. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Reznick, D. y O. Sexton. (1986). “Annual Variation of Fecundity in *Sceloporus malachiticus*”, *Journal of Herpetology*. (20): 457-59.
- Rodríguez-Romero, F. de J. (2004). *Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género Sceloporus (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor*. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas-Instituto de Biología, UNAM, México.
- Rubio-Pérez, I. (2005). *Análisis comparativo de la morfología, historia de vida, y uso de hábitat de distintas poblaciones del complejo Sceloporus grammicus: un enfoque filogenético*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Schoener, T. W. y A. Schoener (1982). “The Ecological Correlates of Survival in Some Bahamian *Anolis* lizards”, *Oikos*. (39): 1-16.
- Shine, R. (1980). “Costs of Reproduction in Reptiles”, *Oecologia*. (46): 92-100.
- 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.
- Simon, C. A. (1975). “The Influence of Food Abundance on Territory Size in the Iguanid Lizard *Sceloporus jarrovi*”, *Ecology*. (56): 993-998.
- Sinervo, J. W. y S. C. Adolph (1989). “Thermal Sensitivity of Growth Rate in Hatchling *Sceloporus* lizard: Physiological, Behavioral and Genetic Aspects”, *Oecologia*. (78): 411-419.
- 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.

- Solomon, M. E. (1971). "Elements in the Development of Population Dynamics", en P. J. den Boer and G.R. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing.
- Stearns, S.C.
 _____ (1976). "Life History Tactics: a Review of the Ideas", *Quarterly Review of Biology*. (51): 3-47.
 _____ (1983). "The Influence of Size and Phylogeny on Patterns of Covariation Among Life History Traits in Mammals", *Oikos*. (41): 173-187.
 _____ (1989). "Trade offs in Life History Evolution", *Functional Ecology*. (8): 259-268.
 _____ (1994). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- 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.
 _____ (1969). "The Concept of Reproductive Effort and its Relation to the Evolution of the Life Histories of Lizards", *The American Naturalist*. (103): 501-516.
 _____; R. E. Ballinger (1972). "*Sceloporus undulatus*: a Study of Intraspecific Comparative Demography of a Lizard", *Ecology*. (53): 570-584.
 _____; A. E. Dunham (1983). "Demography of the Tree Lizard *Urosaurus ornatus*, in central Arizona", *Copeia*. (1983): 585-598.
 _____; A. E. Dunham (1986). "Comparative Life Histories of Two Syntopic Sceloporine Lizards", *Copeia*. (1986): 1-18.
 _____; J. W. Gibbons (1977). "The Distribution and Evolution of Viviparity in Reptiles", *Miscellaneous Publications*, Museum of Zoology, University of Michigan (154): 1-55.
 _____; N. F. Hadley (1973). "Reproductive Effort and Winter Activity in the Viviparous Montane Lizard *Sceloporus jarrovi*", *Copeia*. (1973): 272-277.
 _____; H. M. Wilbur y S. G. Tilley (1970). "Evolutionary Strategies in Lizard Reproduction", *Evolution*. (24): 55-74.
- Turner, F. B. (1977). "The Dynamics of Populations of Squamates. Crocodylians and Rhynchocephalian", *Biology of the reptilia*. (7): 157-264.
- Turner, F. B.; R. I. Jennrich y J. D. Weintraub (1969). "Home Ranges and Body Size of Lizards", *Ecology*. (50): 1076-80.
- Van Devender, T. W. (1978). "Growth Ecology of a Tropical Lizard *Basiliscus basiliscus*", *Ecology*. (59): 1031-1038.
- Vitt, L. J. y J. D. Congdon (1978). "Body Shape, Reproductive Effort and Relative Clutch Mass in Lizards: Resolution of a Paradox", *The American Naturalist*. (112): 595-608.
- _____; H. J. Price (1982). "Ecological and Evolutionary Determinants Relative Clutch Mass in Lizards", *Herpetologica*. (38): 227-255.
- Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Wright, S. (1945). "The Differential Equation of the Distribution of Gene Frequencies", *Proceedings of Natural Academy of Sciences* (USA). (31): 382-389.

revista científica multidisciplinaria
de la UAEM

CIENCIA
ergo sum



Suscripción anual \$150*

<http://ergosum.uaemex.mx>

Informes: Av. Gómez Farías 200-2 Ote. Col. Centro. Teléfonos y fax: (722) 213 75 29 y 213 75 30
Correo electrónico: ergo_sum@uaemex.mx * descuento a universitarios