

HISTORIA DE VIDA DE *UMA PARAPHYGAS* (SAURIA : PHRYNOSOMATIDAE) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE MAPIMÍ, DURANGO

Gamaliel CASTAÑEDA-GAYTÁN¹, Héctor GADSDEN², Hugo LÓPEZ-CORRUJEDO,¹
y José Luis ESTRADA-RODRÍGUEZ¹

¹Escuela Superior de Biología. Universidad Juárez del Estado de Durango Av. Universidad
s/n Fracc. Filadelfia. Apartado Postal 329 Suc. "B", Gómez Palacio Durango, MÉXICO.

²Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional Chihuahua. Km. 33.3 Carretera Chihuahua-
Ojinaga, C.P. 32900, Apartado Postal 28. Cd. Aldama, Chihuahua, MÉXICO

RESUMEN

Uma paraphygas es una lagartija endémica y en peligro de extinción debido a su distribución muy restringida, escasa variabilidad genética y a la elevada presión ecológica y ambiental a la que esta sujeta. Se evaluaron estacionalmente dos poblaciones de *U. paraphygas* en dos áreas de 2 ha cada una en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. El trabajo de campo se desarrolló desde el otoño de 1997 hasta el verano de 1999. El estudio se hizo empleando una captura y varias recapturas por medio de la técnica de la lazada. Los organismos capturados se marcaron permanentemente y se obtuvieron los datos pertinentes. Este estudio da a conocer la estructura y dinámica de dos poblaciones de este lacertilio para determinar su estatus actual. Se estimó la densidad, biomasa, estructura de edades, tasas de crecimiento, sobrevivencia, tasa de reemplazamiento poblacional y el tiempo generacional de esta especie. La densidad y biomasa promedio anual se modificaron en relación con la precipitación acumulada. No hubo diferencias significativas para los factores de densidad y biomasa entre las dos poblaciones estudiadas. El mayor porcentaje de la población lo conformaron las hembras adultas seguidas de los machos adultos. La mayor tasa de crecimiento diario la presentaron las crías de ambos sexos, la cual a su vez disminuye gradualmente conforme tienen más edad. La sobrevivencia anual para la especie fue de 0.20. Sin embargo, la menor sobrevivencia fue para las hembras subadultas, y la mayor fue para los machos subadultos. Se presume que la sobrevivencia de las diferentes clases de edad de esta especie está relacionada con factores de competencia intra-específica. La tasa de reemplazamiento poblacional indicó una estabilidad aparente para las dos poblaciones y el tiempo generacional fue de 1.26 años.

Palabras Clave: *Uma paraphygas*, Phrynosomatidae, ecología, historia de vida, Reserva de la Biosfera de Mapimí, Desierto Chihuahuense.

ABSTRACT

Uma paraphygas is an endemic lizard which is in danger of extinction because of its very restricted distribution, low genetic variability, and the high environmental pressure to which it is exposed. Two populations of *U. paraphygas* were observed in two areas of 2 ha each in the Mapimi Biosphere Reserve, Durango. The field work was carried out from autumn of 1997 to the summer of 1999. The survey was made by the capture-recapture method, using the noose technique. The animals captured were marked permanently. This survey provides information about the structure and dynamics of two populations of this lizard in order to determine its current status. Density, biomass, age structure, growth rates, survival, population replacement rate and generational time of this lizard were determined. Density and biomass changed in relation to accumulated rainfall. There were no significant differences for density and biomass factors between the two populations. The highest percentage of the population was represented by adult females followed by adult males. The highest daily growth rate was for offspring of both sexes which gradually decreased as they grow older. Offspring annual survival was 0.20.

However, the lowest survival rate was for subadult females, while the highest one was for subadult males. We suggest that the survival for different age classes is related to intraspecific competition factors. The population replacement rate indicated an apparent stability for the two populations, and the generational time was 1.26 years.
Key Words: *Uma paraphygas*, Phrynosomatidae, ecology, life history, Mapimí Biosphere Reserve, Chihuahuan Desert.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años, el estudio de las historias de vida ha cobrado fuerza y ha enfocado la atención en los estudios sobre tendencias poblacionales y evolutivas de una gran cantidad de especies de lacertilios. Sin embargo, los datos que intentan probar las variaciones de las características de historia de vida tales como la sobrevivencia, la fecundidad, el tamaño y el crecimiento de los individuos en relación con algunos parámetros poblacionales básicos resultan aun insuficientes (Bauwens 1999). Por estas razones el acopio de evidencias cada vez más detalladas y fundamentadas continúa aumentando significativamente (Ballinger 1976a, Gadsden-Esparza & Aguirre-León 1993, Gadsden *et al.* 2001, Pough 1970, Stearns 1977, Stearns 1983, Stearns 1992, Tinkle 1969, Vitt & Congdon 1978, Vitt & Seigel 1985).

Por otro lado, es necesario tener estudios detallados de la ecología poblacional de los lacertilios, ya que algunos parámetros como el potencial reproductivo, la edad a la madurez sexual de los diferentes sexos, el crecimiento y la sobrevivencia a diferentes clases de edad, definen la estrategia de historia de vida que una especie adopta bajo las diferentes condiciones ambientales y climáticas (Ballinger & Congdon 1981, Bauwens 1999).

Uma paraphygas es una lagartija considerada en peligro de extinción (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca 2002) debido a su sobre-especialización al hábitat de dunas de arena, distribución restringida, bajos niveles de variabilidad genética, escasa vagilidad y al hábitat fragmentado (Adest 1977, Carpenter 1967, Gadsden *et al.* 1995). Esta especie se distribuye en el centro del Desierto Chihuahuense en el área de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Dgo., por lo que sus poblaciones están en parte protegidas. Sin embargo, estas características hacen que esta especie se encuentre en una situación de fragilidad, y cualquier alteración podría repercutir drásticamente en la fecundidad, la sobrevivencia, el reclutamiento y la estabilidad de sus poblaciones (Bauwens 1999; Gadsden *et al.* 2001, Gadsden *et al.* 1995, Schmidt & Bogert 1947, Turner & Schwalbe 1998).

Con este trabajo se pretende conocer la dinámica y la composición de las poblaciones de *U. paraphygas* y contribuir con evidencias empíricas sobre la historia de vida de este lacertilio. Además de ser endémica del centro del Desierto Chihuahuense, es la especie menos estudiada del complejo *Uma* y puede ser un eslabón muy importante en la divergencia evolutiva de este taxón. Por estas razones, es necesario evaluar sus tendencias poblacionales y conocer como determinadas características de sus poblaciones van cambiando de acuerdo con las condiciones climáticas generales.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se ubica entre los 26° 29' y 26° 52' latitud norte y 103° 58' y 103° 32' longitud oeste, aproximadamente a 10 km al noroeste del Laboratorio del Desierto en el área colindante con el núcleo de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

El tipo de vegetación que predomina en el área de dunas es de matorral xerófito, con dominancia de especies como *Acacia gregii*, *Acacia constricta*, *Ephedra trifurca*, *Larrea tridentata* y algunas herbáceas anuales como *Encelia californica* entre otras (Breimer 1985, Gadsden & Palacios Orona 1997).

Se estudiaron estacionalmente (de 10 a 12 días por estación) dos poblaciones de la lagartija *U. paraphygas* en dos áreas de dos hectáreas cada una y separadas una de otra por cerca de 200 m, ubicadas en las dunas de arena del Bolsón de Mapimí.

El trabajo de campo se realizó de noviembre de 1997 a agosto de 1999. Los individuos se capturaron con una caña de pescar con un nudo corredizo en un extremo. Las lagartijas fueron sexadas considerando la presencia (en el caso de los machos) ó ausencia (en hembras) de hemipenes y escamas postcloacales agrandadas. Se registró el peso (medido al 0.5 g más cercano con una balanza Pesola de resorte), la longitud hocico-cloaca (LHC, medida al mm más cercano) y a cada organismo se le asignó un número permanente por ectomización de falanges (Tinkle 1967, Gadsden-Esparza & Aguirre-Léon 1993, Gadsden *et al.* 1995).

Para facilitar la localización de los lacertilios ya registrados y evitar recapturarlos nuevamente, se marcó la región dorsal de cada animal con un marcador no tóxico indeleble (Gadsden-Esparza & Aguirre León 1993, Tinkle 1967).

Mediante la técnica de captura-recaptura se determinó la densidad absoluta, y con fines comparativos se estimó también la densidad utilizando los métodos de Schnabel (1938) y Schumacher & Eschmeyer (1943). Además, se calcularon los coeficientes de variabilidad (CV) para la densidad y la biomasa con el propósito de conocer la proporción que representa la desviación estándar sobre la media estimada para estos dos parámetros (Reyes-Castañeda 1979, Rosner 1986).

Los datos de densidad estacional obtenidos se correlacionaron (correlación momento producto de Pearson) con los valores de crecimiento (tasas de crecimiento) y de sobrevivencia obtenidos para diferentes individuos a lo largo de las distintas estaciones. Este análisis se efectuó tratando de probar el efecto o relación que pudiera tener la densidad sobre los factores antes mencionados (Muth & Fisher 1991).

La biomasa total se calculó sumando los pesos determinados de todos los organismos capturados durante el muestreo (Estrada-Rodríguez 1998, Romero-Méndez 1999). La estructura de edades se determinó de acuerdo con la LHC de los organismos siguiendo los parámetros establecidos por Gadsden *et al.* (2001).

Para confrontar los valores estacionales obtenidos para las dos poblaciones (densidad y biomasa) se aplicó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Para conocer la estructura de edades, las tasas de crecimiento y la sobrevivencia se unieron los datos de las dos poblaciones (denominadas duna 1 y duna 2) con el fin de incrementar la base de datos, por lo que no se consideraron comparaciones interpoblacionales para estos parámetros.

La tasa de crecimiento para cada clase de edad se obtuvo a través de recapturas periódicas, donde la diferencia de peso y LHC se dividió entre el número de días entre las capturas, resultando así una tasa de crecimiento tanto en peso (g/día) como en LHC (mm/día) para cada organismo. Con la intención de detectar diferencias estadísticas significativas entre las tasas de crecimiento obtenidas para las diferentes clases de edad se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis.

La sobrevivencia se estimó por sexo y clase de edad y se calculó al considerar cuantos organismos de la población inicialmente marcada se recapturaron en las siguientes estaciones, obteniendo así un porcentaje de organismos sobrevivientes para cada estación (Krebs 1985). Se construyó una tabla de vida (de tipo estático vertical) y se estimó la tasa de reemplazamiento generacional (Gadsden-Esparza & Aguirre-León, 1993) ambas se realizaron considerando los datos de fecundidad y fertilidad (tomados de Gadsden-Esparza *et al.* 1993). Así mismo, las curvas de crecimiento y de sobrevivencia se obtuvieron de acuerdo con Gadsden-Esparza & Aguirre-León (1993).

Los datos climatológicos (Fig. 1) fueron obtenidos de la estación meteorológica de Mapimí, ubicada en el Laboratorio del Desierto, del Instituto de Ecología A.C.

Las correlaciones y las pruebas estadísticas se hicieron con el programa SPSS Ver 8.0 para Windows con un valor de significancia de $P \leq 0.05$.

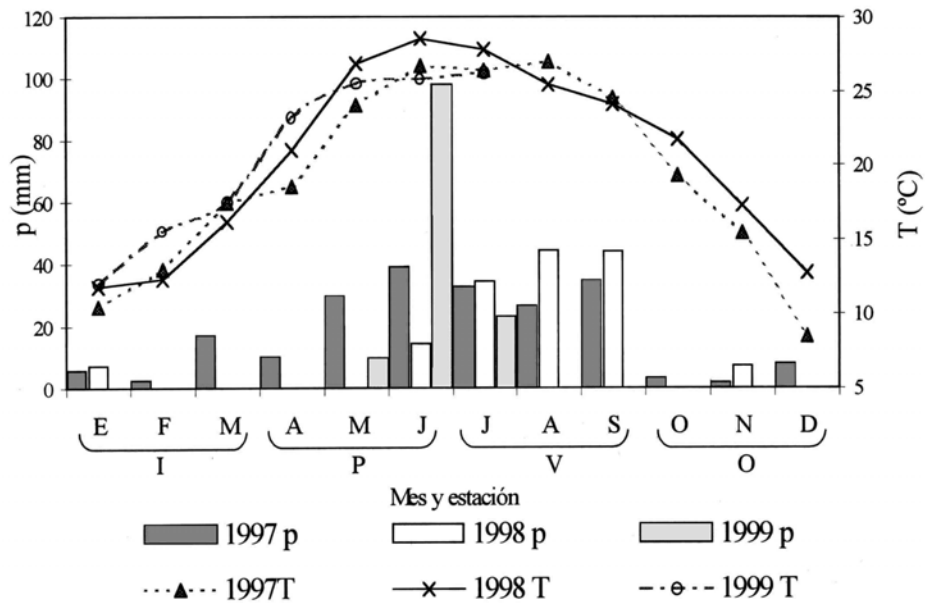


Figura 1

Variación climática de la estación meteorológica de Mapimí ubicada en el Laboratorio del Desierto, Reserva de la Biosfera de Mapimí, Dgo. (p = precipitación; T = temperatura; I = invierno; P = primavera; V = verano; O = otoño).

RESULTADOS

Densidad absoluta. Debido a la eficacia de la técnica de captura-recaptura, en los últimos días de cada muestreo se observaron solamente organismos marcados, por lo que se logró obtener la densidad absoluta estacional (Fig. 2).

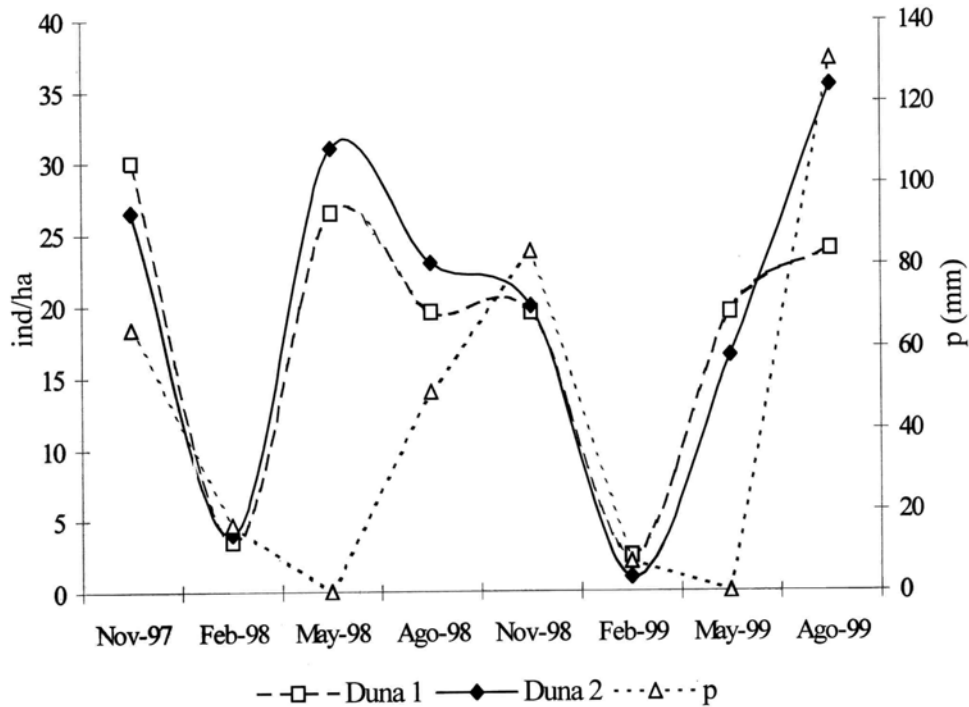


Figura 2

Densidad absoluta estacional (ind/ha) de dos poblaciones de *Uma paraphygas* en relación con la precipitación (mm) (Nov = noviembre, Feb = febrero, May = mayo, Ago = agosto, 97 = 1997, 98 = 1998, 99 = 1999).

La densidad promedio anual para la duna 1, (excluyendo inviernos) fue de 23.1 ± 9.3 ind/ha, mientras que para la duna 2 se obtuvo un promedio anual de 25.4 ± 14.8 ind/ha (Cuadro 1). No existió diferencia significativa entre las dos poblaciones para este parámetro (Mann-Whitney $U = 27.5$, $p > 0.05$). Si consideramos los valores de densidad de las dos áreas y obtenemos un nuevo promedio, la densidad poblacional de *U. paraphygas* sería de 24.2 ± 7.3 ind/ha.

El método de Schumacher-Eschmeyer presentó valores de densidad un poco más altos que los valores obtenidos por el método de Schnabel. Así mismo, este último método dio estimaciones más cercanas a la densidad absoluta promedio obtenida (Cuadro 1).

Cuadro 1

Promedios de densidad absoluta y estimada anual (individuos/hectárea) para dos poblaciones de *Uma parapygas* obtenidas por diferentes métodos .

	Densidad absoluta	Densidad estimada	
		Schumacher–Eschmeyer	Schnabel
Duna 1	23.1	22.0	21.0
Duna2	25.4	22.2	21.3
Promedio	24.2	22.1	21.1

Los CV de la densidad poblacional mostraron un promedio anual de 19.2% para la duna 1, y de 27.7% para la duna 2. Estos valores promedian una CV anual de 21.3% para la densidad poblacional de *U. parapygas* (Cuadro 2).

Los CV de la densidad estacional, indican un valor más alto de variación para la primavera (28.1%) que para el de verano (27.2%) y el de otoño (21.3%) (Cuadro 2).

Cuadro 2

Coefficientes de variabilidad (%) para la densidad absoluta de dos poblaciones de *Uma parapygas* (O = otoño, P = primavera, V = verano. Ej. O-O = indica el paso de otoño de un año a otoño del siguiente año).

	Anual	O-O	Estacional	
			P-P	V-V
Duna 1	19.2	29.9	21.5	14.6
Duna 2	27.7	19.7	43.1	30.2
Promedio	21.3	21.3	28.1	27.2

Biomasa. Los valores más altos de biomasa se encontraron en primavera y otoño, cuando la población tiene su mayor densidad (Fig. 3). El promedio de biomasa anual estimado para la duna 1 fue de 124.2 ± 48.9 g/ha y para la duna 2 fue de 156 ± 70 g/ha. Sin embargo, tampoco se encontró una diferencia significativa para los valores de densidad entre ambas dunas (Mann-Whitney $U= 30$, $p> 0.05$).

De manera general, se estimó una biomasa total anual de 149.2 ± 36.1 g/ha para esta especie.

Los coeficientes de variabilidad para la biomasa fueron de 16.41% y 21.3% para la duna 1 y 2 respectivamente, los cuales promediaron anualmente 18.85%. Estos valores indican que la biomasa varió con intervalos más estrechos que la densidad.

Estructura poblacional. La clasificación de edad se hizo siguiendo las categorías establecidas por Gadsden *et al.* (1993) en relación con la LHC: 1) Cría, menor a 36 mm y con cicatriz umbilical, 2) Hembra joven, entre 36 y 40 mm, 3) Macho joven, entre 36 y 50 mm, 4) Hembra subadulta, entre 41 y 45 mm, 5) Macho subadulto, entre 50 y 69 mm, 6) Hembra adulta, mayor de 46 mm, y 7) Macho adulto, mayor de 70 mm.

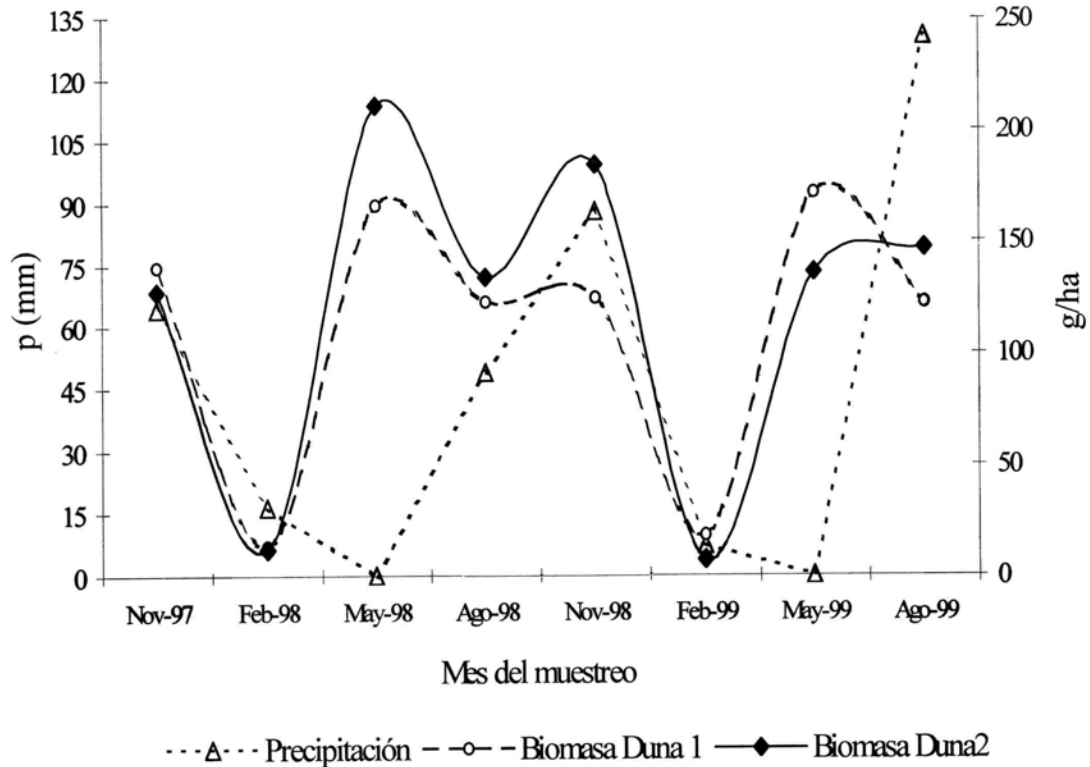


Figura 3

Tendencia de la biomasa estacional (g/ha) de *Uma paraphygas* en relación con la precipitación pluvial (mm).

La estructura poblacional varió escasamente en cuanto a la frecuencia de cada clase de edad en cada duna, por lo que se conjuntaron los datos de ambas dunas y se estableció una composición poblacional promedio (Fig. 4).

En verano y otoño se encontraron todas las clases de edad. En todas las estaciones, con excepción del invierno, la clase de edad dominante fue la de hembras adultas (43.6%) seguida de los machos adultos (21.7%). Los machos subadultos presentaron un 8.02%, y las hembras subadultas un 3.07%.

Los jóvenes registraron un 8.2% y un 4.1% para machos y hembras respectivamente. Las crías machos tuvieron un 5.29%, y las crías hembras un 5.97% (Fig. 4).

La proporción sexual anual estimada para esta especie fue de 1 macho por 2.2 hembras. Esta proporción varió de 1 macho por 3.8 hembras en otoño de 1997 a 1 macho por 1.4 hembras en el otoño de 1998.

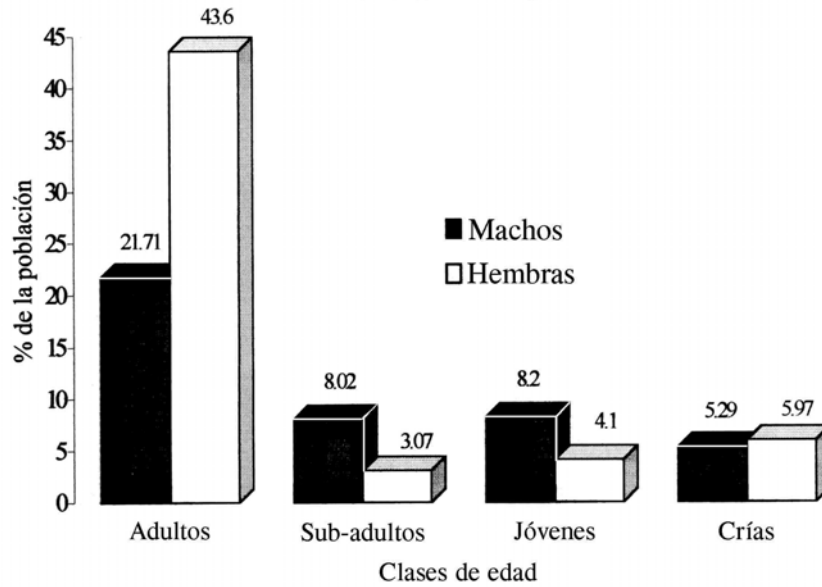


Figura 4
Estructura poblacional (clases de edad) de *Uma paraphygas*.

Crecimiento. No se detectó diferencia significativa entre sexos en cuanto al incremento en LHC (Kruskal-Wallis $H= 0.3$, g.l.= 3.3, $p> 0.05$). Los machos crecen en promedio 0.12 mm/día, y las hembras 0.11 mm/día. Sin embargo, la tasa de crecimiento en LHC es mayor en edades tempranas, y va disminuyendo paulatinamente conforme los organismos tienen más edad (Fig 5).

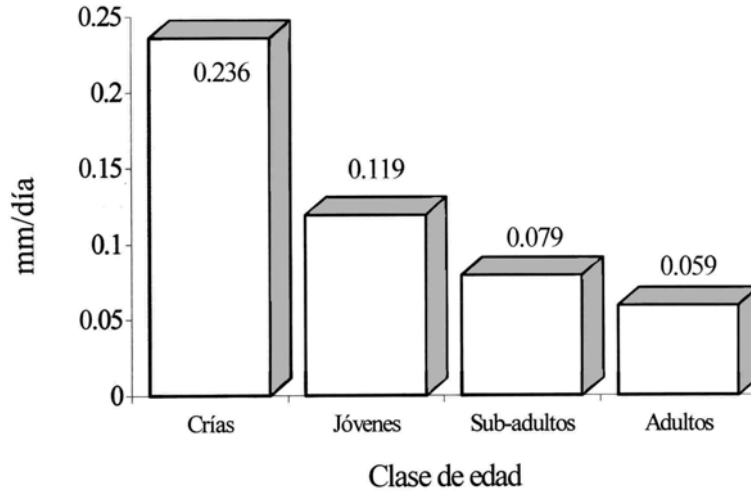


Figura 5
Tasa de crecimiento diaria promedio (mm/día) de *Uma paraphygas* (sexos combinados).

La tasa de crecimiento de LHC de las crías fue de 0.23 mm/día. Para los jóvenes fue de 0.11 mm/día, para los subadultos de 0.079 y para los adultos de 0.59 mm/día, en ambos sexos.

En cuanto al incremento en peso, se estimó una tasa de crecimiento de 0.032 g/día para las crías, de 0.44 g/día para los jóvenes, de 0.025 g/día para los subadultos y de 0.025 g/día para los adultos.

La correlación entre la densidad y las tasas de crecimiento en LHC y en peso, resultó ser negativa y baja en ambos casos ($r = -0.29$ y $r = -0.025$ $p = 0.05$, $n = 7$ respectivamente).

Curvas de crecimiento. Las curvas de crecimiento mostraron que las hembras alcanzan la edad adulta a los 4.5 meses y los machos a los 12 meses. Estos datos concuerdan con las edades estimadas por Gadsden *et al.* (1993) (Fig. 6).

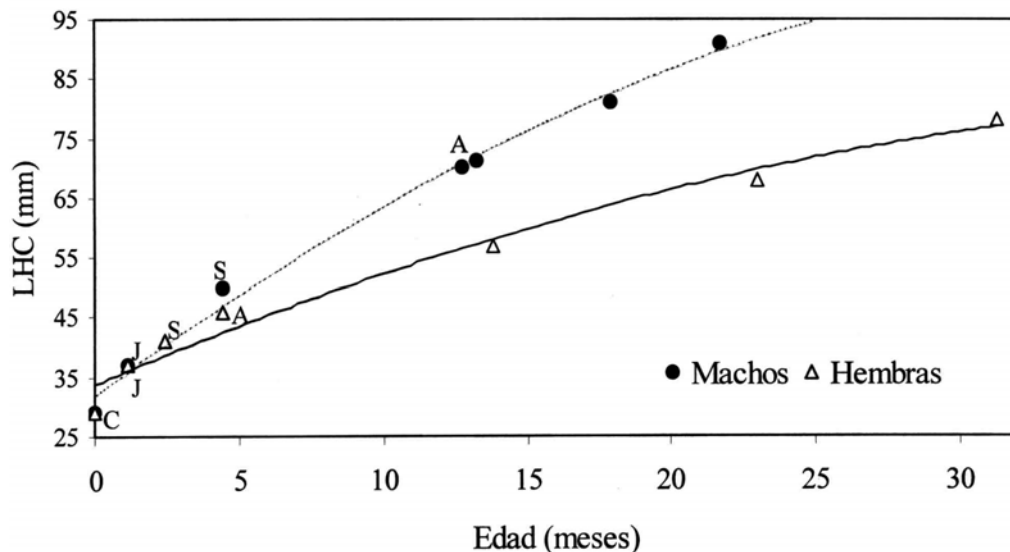


Figura 6

Trayectorias de crecimiento (Longitud hocico-cloaca en mm) de *Uma paraphygas* en relación con la edad (meses). Todos los puntos son promedios de un período de dos años (C = crías; J = jóvenes; S = subadultos y A = adultos).

Sobrevivencia. De manera conjunta se obtuvo un promedio anual de sobrevivencia de 0.20 para las dos poblaciones de *U. paraphygas*.

Al considerar sólo a los subadultos y adultos (los más abundantes en la población) se encontró que las hembras subadultas tienen una sobrevivencia de 0.17, mientras que las hembras adultas presentaron una sobrevivencia de 0.19, los machos adultos de 0.21 y los machos subadultos de 0.24.

Tabla de vida. Para la duna 1 se estimó una $R_0 = 1.0$ y para la duna 2 una $R_0 = 0.98$, promediando una $R_0 = 0.99$ para las dos poblaciones (Cuadro 3), lo cual muestra que las poblaciones se mantuvieron estables y sin cambios drásticos a través del período de estudio.

El tiempo promedio generacional (T) calculado fue de 1.26 años, el cual resultó ser más bajo en comparación al estimado para *U. exsul* (T= 1.5) por Estrada-Rodríguez (1998), y para *Sceloporus undulatus* (T= 2.2) por Gadsden-Esparza y Aguirre-León (1993).

Cuadro 3

Tabla de vida para *Uma parapygas* (poblaciones duna 1 y duna 2 combinadas) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (mx = número de huevos hembras producidos por cada hembra adulta en cada etapa reproductora; lx = sobrevivencia desde la primera clase de edad al punto medio de la clase de edad sobre la cual mx es medida y R_0 = tasa de reemplazamiento por generación).

Clase de edad (X)	Sobrevivencia (Lx)	Fecundidad (mx)	Producto (Lxmx)
0	1.0000	0.0	0.0000
0.6	0.1658	2.5	0.4145
1.6	0.1308	3.75	0.4906
2.6	0.0207	3.75	0.0776
3.6	0.0025	3.75	0.0093
			$R_0=0.99$

DISCUSIÓN

Densidad y Biomasa. La comparación de dos métodos para estimar la densidad, así como el valor absoluto de este parámetro mostraron que el método de Schnabel fue más preciso para este estudio que el de Schumacher-Eschmeyer (Cuadro 1). Sin embargo, Estrada-Rodríguez (1998) encontró un mayor acercamiento a la estimación de la densidad absoluta de *Uma exsul* por el método de Schumacher-Eschmeyer.

Las densidades relativamente altas registradas en otoño de 1997 y 1998 y en agosto de 1999 probablemente se debieron a que en los meses anteriores se presentó una precipitación promedio muy constante (Figs. 1 y 2). Varios autores han señalado que estas condiciones modifican ampliamente la cobertura y abundancia vegetal, y por ende la diversidad y cantidad de alimento (insectos básicamente), lo que se puede reflejar en la densidad y en la biomasa de poblaciones de lacertilios (Ballinger & Congdon 1981, Gadsden & Palacios-Orona 1997, Maury 1995, Turner & Schwalbe 1998).

Uma parapygas presenta una densidad y biomasa mayor a las encontradas en las demás especies del mismo género (Fromer *et al.* 1983, Muth & Fisher 1991, Turner & Schwalbe 1998, Estrada-Rodríguez 1998, Romero-Méndez 1999). Ambas

características se modifican dependiendo de la capacidad del hábitat, donde al parecer la densidad se regula rápidamente dependiendo de la disponibilidad de alimento, el cual a su vez depende del aporte pluvial (Whitford & Creusere, 1977).

Uma paraphygas presenta una densidad mayor a la encontrada en las otras cuatro especies del complejo (Fromer *et al.* 1983, Muth & Fisher 1991, Turner & Schwalbe 1998) lo cual se puede explicar al considerar que esta especie es la más pequeña del género *Uma* y que la cobertura y diversidad vegetal es mayor en las dunas de Mapimí que en los otros sistemas donde habitan las otras cuatro especies. Por esta razón, consideramos que la abundancia y la dispersión de la vegetación pueden determinar una capacidad de carga mayor para *U. paraphygas* y probablemente influir en la distribución y abundancia de esta especie (Fromer *et al.* 1983).

La variabilidad anual de la densidad fue de 21% (es decir, una densidad de 24 ind/ha puede variar desde 18.9 hasta 29 ind/ha) la cual es mayor que la encontrada en *U. exsul* (Romero-Méndez 1999).

La mayor variabilidad de la densidad en la duna 2 (27.7%) en comparación con la estimada para la duna 1 (19.2%) se puede deber a que el número de individuos inmaduros fue más alto que en la duna 1, y a que el reclutamiento de los individuos jóvenes depende en gran medida de factores denso-dependientes. La mayoría de los jóvenes que marcamos en una estación en la duna 2 no fueron recapturados en la siguiente estación (probablemente por haber sido depredados o por su corta permanencia dentro los límites de la población estudiada) lo que amplió el porcentaje de variación de la densidad (Ballinger 1976 a,b, Muth & Fisher 1991, Turner & Schwalbe 1998).

Al considerar la variabilidad estacional de la densidad, encontramos que en primavera fue mayor (CV = 28.1%), debido probablemente a que es el período en el que inicia la actividad reproductora y el ámbito hogareño de los machos adultos se incrementa (Guerra 1995; Orona-Espino 1999), lo que puede repercutir en el desplazamiento hacia afuera del área de los organismos menos competitivos.

Aparentemente, la sustitución de organismos seniles por jóvenes se manifiesta más intensamente en verano y otoño, ya que a juzgar por los coeficientes de variabilidad, es en estas estaciones cuando la población de individuos adultos tiene mayor porcentaje de recambio (individuos seniles por nuevos adultos), y es cuando los organismos nacidos a finales de cada primavera o en los meses de septiembre u octubre (ya sean hembras nacidas el mismo año que alcanzan la madurez sexual en casi cinco meses, o machos nacidos un año atrás) alcanzan la edad adulta e intensifican la competencia (Cuadro 2).

La variabilidad de la densidad de *U. paraphygas* fue mayor que la de la biomasa, lo cual se puede explicar considerando que si en un período de sequía disminuye la productividad vegetal y la abundancia de artrópodos los factores denso-dependientes se intensifican, y solamente permanecen aquellos individuos más competitivos que la cantidad de alimento puede soportar, confiriéndoles mayor posibilidad de sobrevivir y de mantener su robustez física. De esta manera, la escasez o abundancia de alimento afectaría primeramente a la densidad de los individuos.

Estructura poblacional. Al igual que en *U. exsul* (Estrada-Rodríguez 1998 y Romero-Méndez 1999), se observó que las poblaciones de *U. parapygas* están estructuradas básicamente por organismos adultos, y que los organismos inmaduros se distribuyen de una forma heterogénea. De igual manera, tanto en *U. exsul* como en *U. parapygas* se detectó una actividad moderada de los subadultos en el invierno, lo cual probablemente representa una estrategia en la que los organismos que están a punto de alcanzar la edad adulta aprovechan los días más cálidos de esta estación para forrajear y crecer más rápido, alcanzando así el tamaño y la madurez sexual para reproducirse en la siguiente primavera.

La estructura poblacional con abundancia de organismos adultos, particularmente de hembras (Fig. 4) y las densidades altas registradas después de las lluvias (Fig. 2) sugieren que esta especie aprovecha al máximo las condiciones de humedad y de alimento para incrementar la cantidad de crías. Castañeda et al. (2001) encontraron una correlación alta ($r= 0.85$) entre la precipitación acumulada (al menos dos meses atrás antes del nacimiento de las crías) y el número de crías producidas por *U. parapygas*. De manera similar, en *Sceloporus torquatus* se ha observado que los individuos que nacen cuando el alimento es más abundante pueden tener mayor posibilidad de sobrevivir (Méndez de la Cruz & Gutiérrez-Mayen 1991).

La baja proporción de organismos inmaduros, así como la baja sobrevivencia, sugieren que *U. parapygas* presenta una elevada competencia intraespecífica, y probablemente interespecífica (Guerra 1995, Orona-Espino 1999), por lo cual el reclutamiento puede verse afectado por la variación de las condiciones climáticas o de las poblaciones de otras especies.

La proporción sexual estimada para *U. parapygas* en este estudio, junto con la organización y repartición del espacio en términos del traslape entre las áreas de actividad de varias hembras con un solo macho que encontró Guerra (1995), sugieren una estructura social poligínica como la de *U. scoparia* y la de *U. exsul* (Fromer et al. 1983, Estrada-Rodríguez 1998).

Crecimiento. Las variaciones en las tasas de crecimiento no fueron significativas entre sexos. La tasa de crecimiento de *U. parapygas* disminuyó conforme los individuos tuvieron más edad. Estas variaciones ontogénicas también se han observado en *U. exsul* (Estrada-Rodríguez 1998, Romero-Méndez 1999) y se pueden deber en parte a la calidad del hábitat y a la abundancia diferencial de alimento, así como a diferencias genéticas individuales (Ferguson & Brockman, 1980).

Las correlaciones entre la densidad con el crecimiento corporal y el peso fueron muy bajas. Debido al tamaño de muestra reducido, resulta poco confiable concluir que la densidad influya en las tasas de crecimiento de esta especie.

En este estudio se encontró que las hembras de *U. parapygas* maduran sexualmente a una edad muy temprana (en comparación con lacertilios de otras zonas áridas), lo cual puede ser una respuesta a su sobreespecialización al hábitat, escasa variabilidad genética y bajo potencial de vagilidad.

Sobrevivencia. Turner y Schwalbe (1998) mencionan que la alta sobrevivencia estimada para *U. inornata* (0.81 y 0.92 en dos años consecutivos) es congruente con su periodo de vida relativamente longevo, así mismo, consideramos que la baja sobrevivencia anual estimada para *U. paraphygas* (0.20) también es congruente con su corto periodo de vida y su rápida madurez sexual.

La baja sobrevivencia de las hembras subadultas también puede ser resultado de su desplazamiento hacia afuera de la población estudiada ó de su vulnerabilidad a la depredación. Las hembras adultas de *U. paraphygas* son más agresivas y territoriales que las hembras subadultas e impiden el acercamiento de éstas a las áreas que ocupan (Guerra 1995).

Los machos adultos presentan una baja sobrevivencia debido probablemente a que están sujetos a una mayor exposición a los depredadores al defender un territorio más grande que el de las hembras (Guerra 1995). Por otro lado, aunque los machos adultos aumentan su ámbito hogareño en la época de reproducción (Guerra 1995, Orona-Espino 1999), pueden ser agredidos por los subadultos de su misma especie que están por alcanzar la edad adulta, dándose competencia por el espacio y resultando en la pérdida de los territorios de los organismos seniles. Esta interpretación se basa en que los mayores coeficientes de variabilidad de la densidad poblacional estimados para los adultos se presentan en verano (43.4%) y otoño (34.8%), cuando coexisten todas las clases de edad y en mayor proporción los machos subadultos.

Aunque la sobrevivencia de las diferentes clases de edad y sexos es en promedio muy baja, la correlación que se encontró entre la sobrevivencia y la densidad ($r = -0.68$), sugiere que la competencia intraespecífica probablemente es elevada y muy importante en esta especie (Guerra 1995). Esto puede modificar diversos parámetros poblacionales determinantes de los atributos de historia de vida de esta lagartija.

Tabla de vida. La mayor contribución a la tasa de reemplazamiento generacional la aportaron las hembras de 1.6 años (49%). Sin embargo, es notable que las hembras de edades menores a los 1.6 años aportan casi el 90% de la tasa de reemplazamiento total. Esto muestra la posible selección diferencial que se está dando en las hembras y que podría explicar la precocidad sexual de esta especie (Tinkle 1972, Gadsden-Esparza & Aguirre-León 1993).

Aunque la tabla de vida indica una aparente estabilidad poblacional a través del tiempo, consideramos necesario un estudio detallado de la intensidad de depredación, de la vagilidad de los organismos y de la dinámica poblacional de las especies sintópicas de *U. paraphygas*, potenciales competidoras de esta especie. Incrementar el conocimiento sobre la importancia ecológica de este lacertilio dentro de su gremio permitirá comparar las evidencias obtenidas con las especies que se encuentren en situaciones igualmente críticas.

AGRADECIMIENTOS

A los Biólogos Cristina García de la Peña, Erla Martínez García, Anselmo Orona E. y Ulises Romero M., así como al Instituto de Ecología A. C. y a los encargados de la Reserva de la Biosfera de Mapimí por todas las prestaciones y apoyos que brindaron en la elaboración de este trabajo. Un agradecimiento especial a la Maestra Graciela Villanueva por su infinita ayuda y enseñanza, a dos revisores anónimos y al M. C. Gustavo Aguirre León por sus acertadas opiniones y sugerencias que mejoraron el manuscrito. Este trabajo se realizó gracias al convenio académico entre el Instituto de Ecología A.C. y la Escuela Superior de Biología de la UJED. Este estudio fue apoyado por la CONABIO (L173).

LITERATURA CITADA

- Adest, G.A.** 1977. Genetic relationship in the genus *Uma* (Iguanidae). *Copeia* 1997: 47-52.
- Ballinger, R.E.** 1976a. Evolution of life history strategies: implications of recruitment in a lizard population following density manipulations. *Southwestern Nat.* 21 (2): 203-208.
- _____. 1976b. La notion de strategie demographyque en Ecologie. *Bull. Ecol.* 7: 373-390.
- Ballinger, R. & J. Congdon.** 1981. Population ecology and life history strategy of a Montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in Southeastern Arizona. *J. Nat. Hist.* 15: 213-222.
- Bauwens, D.** 1999. Life history variation in lacertid lizards. *Nat. Croatica* 8 (3): 239-232.
- Breimer, R.** 1985. Soil and landscape survey of Mapimí Biosphere Reserve, Durango, Mexico. UNESCO (MAB). 128 pp.
- Carpenter, C.C.** 1967. Display patterns of the Mexican iguanid lizard of the genus *Uma*. *Herpetologica* 23: 258-293.
- Castañeda-Gaytán, G., H. López-Corrujedo & H. Gadsden-Esparza.** 2001. Relación entre la robustez física y la reproducción de *Uma paraphygas* (Sauria: Phrynosomatidae). *Memorias XI Encuentro Regional de investigadores en Flora y Fauna de la Región Centro-sur de la República Mexicana.* Pp. 205-209.
- Estrada-Rodríguez, J.L.** 1998. Autoecología de la lagartija *Uma exsul* (Sauria: Phrynosomatidae) en dunas de Saucillo, Coahuila. *Tesis de Licenciatura.* Escuela Superior de Biología. Universidad Juárez del Estado de Durango. 45 pp.
- Ferguson, G. W. & T. Brockman.** 1980. Geographic difference of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria: Iguanidae) *Copeia* 1980 (2): 259-264.
- Fromer S., Dodero M. & C. Patterson** 1983. A population study of the Mojave Fringe toed lizard (*Uma scoparia*) on the twenty-nine Palms MCAGCC. *Reporte final.* Natural Resources Office Marine Corps Air Ground Combat Center Twenty-nine Palms. California 92278. R.N. R-1397. 47 pp.
- Gadsden, E.H., G. Aguirre-León, G. Guerra-Mayaudon & L.E. Palacios-Orona.** 1995. Ecología de gremios parapátricos de lagartijas en dunas del Bolsón de Mapimí. *Informe Técnico Final.* CONACyT 1367-N9206 Instituto de Ecología A.C.
- Gadsden, E.H., H. López-Corrujedo, J.L. Estrada-Rodríguez & U. Romero-Méndez.** 2001. Biología poblacional y conservación de la lagartija de arena de Coahuila, México, *Uma exsul*. *Bol. Soc. Herp. Mex.* 9(2): 51-66.
- Gadsden, E.H. & Palacios-Orona, L.E.** 1997. Seasonal dietary patterns of the Mexican fringe-toed lizard (*Uma paraphygas*). *J. Herpetol.* 31:29.
- Gadsden-Esparza, H. & G. Aguirre-León.** 1993. Historia de vida comparada en una población de *Sceloporus undulatus* (Sauria: Iguanidae) del Bolsón de Mapimí. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 5(2): 21-41.

- Gadsden-Esparza, H., F. R. Méndez -De la Cruz, R. Gil-Martínez & G. Gasas-Andreu.** 1993. Patrón reproductivo de una lagartija (*Uma parapygas*) en peligro de extinción. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 5(2): 42-50.
- Guerra, G. M.** 1995. Ámbito hogareño de un gremio de lagartijas en las dunas de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. *Tesis de Doctorado en Ciencias.* Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias UNAM. 66 pp.
- Krebs, C. J.** 1985. *Estudio de la distribución y la abundancia.* Segunda edición. Ed. Harla. México.
- Maury, M.E.** 1995. Diet composition of the greater earless lizard (*Cophosaurus texanus*) in central Chihuahuan Desert. *J. Herpetol.* 29: 266-272.
- Méndez de la Cruz, R. F. & G. Gutiérrez Mayen.** 1991. Variación de la robustez física de *Sceloporus torquatus* (Sauria:Iguanidae) y sus implicaciones sobre la temporada de reproducción. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 46:1-13
- Muth A. & M. Fisher,** 1991. Population biology of the Coachella Valley Fringe toed lizard, *Uma inornata*: Development of procedures and baseline data for long term monitoring of population dynamics. *Reporte final.* California Dept. of Fish and Game contract 86/87 C-2056 and 87/88 C-2056. 61p.
- Orona-Espino, A.** 1999. Ámbito hogareño de *Uma exsul* (Sauria:Phrynosomatidae) en las dunas de Gabino Vázquez y Saucillo, Coahuila. *Tesis de Licenciatura.* Escuela Superior de Biología. Universidad Juárez del Estado de Durango. 48 pp.
- Pough, F. H.** 1970. The burrowing ecology of the sand lizard *Uma notata*. *Copeia* 1970 (1):145-157.
- Reyes-Castañeda, P.** 1979. *Bioestadística aplicada.* Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores Monterrey. ITESM. 1ra. edición. 1979. Pp. 31-33.
- Romero-Méndez, U.** 1999. Fundamentos de historia de vida de una población de *Uma exsul* (Sauria:Phrynosomatidae) en las dunas de Gabino Vázquez, Coahuila. *Tesis de Licenciatura.* Escuela Superior de Biología. Universidad Juárez del Estado de Durango. 44 pp.
- Rosner B.** 1986. *Fundamentals of biostatistics.* Harvard University, Duxbury Press. Boston Massachusetts. 584 pp.
- Secretaría de de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.** 2000. Proyecto de la Norma Oficial Mexicana. PROY-NOM-059-ECOL-2000, Protección ambiental-Especies de flora y fauna silvestres de México- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (16 de octubre), México, D.F., México.
- Schnabel, Z. E.** 1938. The estimation of the total fish population of a lake. *Am. Math. Monthly* 45: 348-352.
- Schumacher, F.X. & R. W. Eschmeyer.** 1943. The estimation of fish populations in lakes and ponds. *J. Tennessee Acad. Sci.* 18: 228-249.
- Schmidt, K. P. & C. M. Bogert.** 1947. A new fringe-footed sand lizard from Coahuila, Mexico. *Amer. Mus. Novit.* 139: 1-7.
- Stearns, S.C.** 1977. The evolution of the life history traits. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-172.
- _____. 1983. The effects of the size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123: 56-72.
- _____. 1992. The evolution of the life histories. *Oxford University Press.* 249 pp.
- Tinkle, D.W.** 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Museum of Zoology. Univ. of Mich. N.O.* 132: 1-182.
- _____. 1969. The concept of reproductive effort and its relation the evolution of life history in lizards. *Am. Nat.* 103: 501-516.

Castañeda-Gaytán et al.: *Historia de vida de Uma parapygas en Mapimi*

_____. 1972. The dynamics of an Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 28: 351-359.

Turner D. & C.R. Schwalbe 1998. Ecology of Cowles Fringe toed lizard. *Reporte Final*. Arizona Game and Fish department Heritage Fund. IIPAM Project No. I95042. 78 pp.

Vitt, L.J. & J.D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relatively clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112: 595-608.

Vitt, L.J. & R.A. Seigel. 1985. Life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 125: 480-484.

Whitford, W.G. & M.F. Creusere. 1977. Seasonal and yearly fluctuations in Chihuahuan Desert lizard communities. *Herpetologica* 33: 54-65

Recibido: 12 de noviembre 2001

Aceptado: 19 de febrero 2003