



**Universidad Autónoma del
Estado de México**

Facultad de Ciencias



“Edad y crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae)”

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

Bióloga

Presenta

Diana Hernández Navarrete

Directores

Dr. Oswaldo Hernández Gallegos

Dra. Gisela Granados González

Toluca, Estado de México

28 de febrero de 2018

Índice

Resumen	5
Introducción	6
Antecedentes	7
Objetivos	12
Metodología	13
Resultados	16
Discusión	22
Conclusión	29
Bibliografía	30

Índice de Figuras

- Figura 1. Corte transversal de falange de hembra de *Mantidactylus microtympanum*, organismo con una LHC de 100 mm, y con tres evidentes LAC (señaladas con flechas). Tomado de Guarino et al., 1998. 8
- Figura 2. Temperatura promedio y precipitación acumulada en la zona de estudio de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Las barras indican la precipitación acumulada y la línea indica el promedio de la temperatura (2011-2015) (Comisión Nacional del Agua, 2017). 13
- Figura 3. Curva de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy de hembras y machos de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Los triángulos indican el crecimiento hipotético y los círculos el crecimiento real. 17
- Figura 4. Comparación de líneas de regresión entre sexos de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. La línea gris y los círculos vacíos corresponden a las hembras, mientras que la línea negra y los círculos rellenos corresponden a los machos. 17
- Figura 5. ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las categorías de edad) de las tasas de crecimiento de acuerdo a las categorías de edad de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Letras diferentes indican diferencias significativas en el crecimiento ($P < 0.05$). 19
- Figura 6. ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las estaciones del año) de tasas de crecimiento con respecto a las estaciones del año de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos. Letras diferentes indican diferencias significativas en el crecimiento ($P < 0.05$). 20
- Figura 7. Línea de regresión entre LAC y LHC de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. La letra H indica que es hembra, la letra M indica que es macho; el número entre paréntesis es el número de individuos que se repiten en el mismo punto. Dentro de las fotos, la flecha negra señala un anillo de crecimiento o LAC, la letra A señala la médula, la letra B los osteoblastos y la C la epidermis. 21

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Valores de la ordenada al origen y pendiente de la regresión lineal de la LHC y la tasa de crecimiento por sexo de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.	16
Cuadro 2. Categorías de edad de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Se muestran los intervalos de las categorías de edad según la LHC para cada sexo.	18
Cuadro 3. Resumen estadístico para la tasa de crecimiento promedio por categorías de edad de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.	18
Cuadro 4. Resumen estadístico para tasa de crecimiento por estaciones de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.	19
Cuadro 5. Sexo, LHC y LAC de los 16 individuos utilizados para la esqueletocronología de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.	20

Resumen

Las principales características analizadas en una población son la edad y el crecimiento corporal de los individuos. En la presente investigación se analizó el crecimiento corporal y la determinación de edad mediante el método de captura-marcaje-recaptura y por medio de la esqueletocronología de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Se utilizó un total de 103 individuos en diferentes categorías de edad, se registró su longitud hocico cloaca (LHC) y con base en ello se realizaron líneas de regresión entre las tasas de crecimiento por sexos, así como ANCOVA's para determinar las diferencias entre las tasas de crecimiento por categorías de edad y estaciones del año. Los resultados revelan que hay similitud en el crecimiento entre machos y hembras y son las crías y los jóvenes los que crecen más rápidamente entre verano y otoño. De acuerdo con la esqueletocronología existe una relación entre las líneas de crecimiento y la LHC, y se determina que la longevidad difiere entre los sexos; para machos es de 3 años y para hembras de 5 años.

Introducción

Los estudios sobre demografía incluyendo la edad y longevidad son escasos en reptiles. Halliday y Vermell (1988), consideraron dos métodos confiables para estimar la edad en reptiles: 1) captura-marcaje-recaptura, y 2) esqueletocronología. La primera sin duda ha sido la más utilizada, debido a que sólo se requiere coleccionar a los individuos en campo cada determinado tiempo y marcarlos, de esta forma se sigue la trayectoria de su crecimiento. Por otro lado, la esqueletocronología ha sido poco utilizada en reptiles; esta técnica consiste en visualizar y contar líneas de crecimiento óseo de diáfisis transversales de huesos largos como fémures o falanges (Castanet y Smirna, 1990).

Actualmente, se han registrado pocos estudios que conjuntan ambos métodos, uno de ellos es el de Guarino *et al.* (2010), con *Lacerta agilis*. Sin embargo, se han reportado mayor número de trabajos en donde sólo se utiliza un método para la determinación de edad como es el caso de Luna (2012), que utiliza el método de captura-marcaje-recaptura para observar aspectos poblacionales en *Phrynosoma orbiculare*, o bien el de Valdecantos *et al.* (2007) en donde utiliza la esqueletocronología para determinar la edad y relacionarlo con la LHC en *Liolaemus multicolor* y *Liolaemus irregularis*.

El género *Phrynosoma* incluye especies ovíparas y vivíparas; las siete especies vivíparas pertenecen a dos clados: Tapaja y Brevicauda (Leaché y McGuire, 2006); dentro del clado Tapaja se reconocen cuatro especies: *P. hernandesi*, *P. douglasii*, *P. ditmarsii* y *P. orbiculare* (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2014). Este estudio se enfoca en *P. orbiculare*, analizando datos de crecimiento y edad, comparándolos entre sexos, categorías de edad y estaciones del año.

Antecedentes

→ Edad

Para los reptiles de vida silvestre, evaluar la edad sin ninguna característica de referencia como la dentadura o cornamenta en mamíferos (Azorit *et al.*, 2002; Cardona y Álvarez, 2010; Tinari *et al.*, 2010; Luz, 2011; Ribotta, 2011) o los anillos de crecimiento en árboles (Imaña y Encinas, 2008), es difícil, ya que la dentición en muchos casos se pierde y recupera constantemente, y no tienen estructuras corporales externas que nos puedan dar información de su edad (Charrau, 2011). Existen diversos métodos para la determinación de edad en reptiles. El más fiable, es el que se obtiene a partir del seguimiento de individuos recién eclosionados/nacidos mediante el método de captura-marcaje-recaptura (Zug, 1991). Este método consiste en capturar a los individuos, marcarlos y dejarlos en libertad, posteriormente se realizan más recapturas, llevando un seguimiento de los mismos. Un método alternativo para la determinación de edad en reptiles es la esqueletocronología, que se fundamenta en que los reptiles presentan anillos de crecimiento cíclico en la mayor parte de sus huesos (Castanet, 1994). Específicamente para el género *Phrynosoma*, la investigación acerca de la edad o longevidad de los individuos es escasa, un estudio realizado por Montanucci (1983) informó que un adulto de *Phrynosoma douglasii* se mantuvo durante 5.25 años en cautiverio.

→ Esqueletocronología

○ Método

La esqueletocronología ha sido utilizada muy comúnmente para la determinación de edad en anfibios (Guarino *et al.*, 1998; Üzümlü, 2009; Liu *et al.*, 2012), y reptiles, específicamente en el orden Squamata (Dubey *et al.*, 2013; Özdemir *et al.*, 2013; Eroğlu *et al.*, 2017). Se basa en que algunos reptiles habitan regiones donde existen estaciones del año bien definidas (Pough *et al.*, 2001), que promueven un patrón periódico que se refleja en la fisiología y morfología de la formación de los huesos grandes como el húmero o el fémur (Olgun *et al.*, 2001), observándose en una sección de hueso en forma de anillos con la alternancia de capas claras y oscuras (Zug, 1991). El uso de huesos grandes para la técnica provoca el sacrificio del organismo; sin embargo, una alternativa a este método es usar huesos de dígitos (Halliday y Vermell, 1988), lo que permite que los organismos sobrevivan.

- LAC

Los anillos están compuestos por finas capas de hueso avascular con fibras óseas alineadas en paralelo y las líneas de detención de crecimiento (LAC - ligne d'arret de croissance: Castanet, 1981), son mucho más delgadas y tienen fibras óseas por volumen como se muestra en la Figura 1 (Francillon *et al.*, 1990). Las LAC están separadas entre sí por coronas óseas anchas que evidencian un crecimiento óseo (Castanet *et al.*, 1977). Una zona aunada a una LAC constituye un ciclo anual de osificación (Smirina, 1972; Castanet *et al.*, 1977).

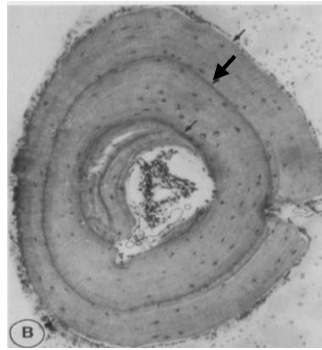


Figura 1. Corte transversal de falange de hembra de *Mantidactylus microtypanum*, organismo con una LHC de 100 mm, y con tres evidentes LAC (señaladas con flechas). Tomado de Guarino *et al.*, 1998.

→ Histología

La naturaleza de las LAC ha sido estudiada en diversas especies y se concluye, en forma general, que consisten en regiones con una escasa mineralización en relación con el tejido vecino (Castanet, 1981). Esta particularidad de las LAC es el origen de las propiedades que tienen para las tinciones. Las LAC se pueden poner en evidencia mediante: a) la aplicación de técnicas histológicas generales y b) inyectando sustancias que se depositan en los huesos y que tengan la propiedad de fluorescer (Smirina, 1972).

→ **Crecimiento corporal**

El crecimiento corporal es una característica de la historia de vida de cualquier organismo, y es un componente importante de su adecuación (Stearns, 1992). Una de las características importantes del crecimiento en reptiles es su discontinuidad, ya que puede estar influido por el ambiente y/o por tres etapas de la vida: el tamaño a la eclosión/nacimiento, la madurez sexual y el tamaño máximo (Andrews, 1976). La tasa de crecimiento en la mayoría de los reptiles cambia durante las temporadas anuales como lo son la sequía o los temporales o bien por las estaciones del año, por lo que las curvas de crecimiento se asemejan a funciones escalonadas más que a curvas crecientes (Blair, 1960). En el estudio de las historias de vida, el crecimiento ha sido estudiado desde

dos principales factores: los primeros son los factores extrínsecos que son aquéllos que reflejan la combinación entre el ambiente físico y biótico de los individuos, mientras que los factores intrínsecos son características particulares con una base genética (Andrews, 1976). Para el género *Phrynosoma*, el seguimiento de crecimiento corporal es frecuente en los estudios, como los realizados por Powell y Rusell (1984) para *P. douglassi*, o por Pianka y Parker (1975) para *Phrynosoma platyrhinos* y por Luna (2012) para *Phrynosoma orbiculare*.

→ Factores extrínsecos

Variación de estaciones

Dentro de los factores extrínsecos se encuentra la variación de la tasa de crecimiento asociada con las diferencias anuales y estacionales en la disponibilidad de alimento en el sitio donde habitan (Andrews, 1976). Las tasas de crecimiento estacional de los reptiles varían y las variaciones estacionales ocurren tanto en las zonas templadas como en las tropicales (Tinkle, 1967). En regiones templadas, las tasas de crecimiento son máximas durante el verano y mínimas durante el invierno (Licht, 1972). La disminución de las tasas de crecimiento a finales del verano puede atribuirse a la disponibilidad relativamente baja de alimento y agua (Tinkle, 1967). Los reptiles de zonas templadas parecen tener ritmos circanuales de apetito y crecimiento regulados por factores tanto endógenos como exógenos (Licht, 1972). También dentro de la variación de la tasa de crecimiento con relación a las variaciones estacionales se incluyen características físicas y químicas del ambiente, así como las características geográficas de un lugar.

Temperatura

La temperatura tiene una relación con el crecimiento. No sólo las temperaturas ambientales afectan variables como la abundancia de alimento o la estructura de la vegetación, sino que los reptiles al ser ectotermos responden a su ambiente externo a través del ajuste conductual de la temperatura corporal, lo que influye en procesos fisiológicos tales como las tasas metabólicas y la eficiencia digestiva (que promueven el crecimiento corporal) y la disponibilidad de regímenes térmicos adecuados (Angilletta, 2001). Otra característica importante de los reptiles es que son ectotérmicos, es decir que su temperatura corporal varía de acuerdo con la temperatura ambiental, por lo que esta característica también puede influir en el crecimiento corporal de los reptiles.

Ambiente social

El ambiente social es otro factor externo que causa variación en el crecimiento del cuerpo en hábitats competitivos donde los individuos más grandes son favorecidos (Van Devender, 1978); o

bien por el aumento en las densidades poblacionales, en donde se vuelve más escaso el alimento, lo que provoca una reducción en el crecimiento de los individuos (Andrews, 1976).

→ Factores intrínsecos

Genético

Los factores intrínsecos que afectan el crecimiento son de índole genético, los cuales pueden determinar en gran medida la trayectoria del crecimiento y su relación con las demás características de historia de vida (Sinervo, 1990), como lo es el dimorfismo sexual, en donde los reptiles que no presentan dimorfismo sexual, ambos sexos crecen al mismo ritmo (Ernst, 1975). Por su parte, los individuos que presentan dimorfismo sexual difieren en las tasas de crecimiento entre machos y hembras (Parker y Pianka, 1976).

Pérdida de cola

La pérdida de cola también se ha propuesto como un factor intrínseco que afecta las tasas de crecimiento individuales, ya que representan órganos críticos para el almacenamiento de energía, el equilibrio, la locomoción, la exhibición social o el alejamiento de los depredadores (Ballinger y Tinkle, 1979). La regeneración de la cola ocurre a menudo a expensas del crecimiento del cuerpo.

→ ***Phrynosoma orbiculare***

Las lagartijas cornudas (género *Phrynosoma*) son de las más conspicuas en América del Norte debido a su morfología inusual y a su historia de vida. El género se compone actualmente de 17 especies que se distribuyen desde Canadá hasta Guatemala (Leaché y McGuire, 2006; Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2014), estas comparten las siguientes características: forrajeo pasivo, dieta a base principalmente de hormigas, estómago grande, cuerpo aplanado y redondo, presentan espinas, tienen una coloración críptica, movimientos lentos y cavidad abdominal amplia, lo que permite nidadas/camadas grandes (8.3 crías) (Pianka y Parker, 1975).

Phrynosoma orbiculare, es endémica de México y presenta una amplia distribución geográfica (Bryson *et al.*, 2012). Es vivípara y se reproduce durante otoño e invierno, habita en altitudes que van de los 1500 a los 3400 msnm, en bosques de pino-encino o en matorrales semiáridos (Hodges, 2002).

En la actualidad, los modelos de crecimiento se han estudiado más en otros grupos de vertebrados, como peces y mamíferos, pero con poca frecuencia se han aplicado a especies de lagartijas de zonas templadas como lo es *P. orbiculare*. El estudio del crecimiento, así como la determinación de edad es fundamental para establecer y analizar una estructura demográfica y

dinámica poblacional, misma que sirve para proponer acciones de manejo para su conservación y/o aprovechamiento. La lagartija *P. orbiculare* fue la especie elegida ya que, además de ser endémica de México, se encuentra amenazada por la destrucción y fragmentación de su hábitat (Méndez-de la Cruz *et al.*, 2003). El sitio de estudio es el Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), que colinda con los municipios de Zinacantepec y Toluca, Estado de México; es importante resaltar que es un lugar aledaño a zonas urbanas, por lo que es un lugar sumamente visitado, lo que conlleva a un alto riesgo de destrucción del hábitat para muchos organismos, incluyendo a *P. orbiculare*.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la edad y el crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare*.

Objetivos particulares

En *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México:

1. Evaluar el crecimiento corporal de acuerdo con la longitud hocico cloaca, sexo, categorías de edad y estaciones del año.
2. Estimar la edad mediante captura-marcaje-recaptura y esqueletocronología.

Metodología

→ Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), ubicado entre los municipios de Toluca y Zinacantepec, el cual comprende zonas montañosas y ocupa un área de 1,255 hectáreas. El suelo comprende las categorías andosol, litosol, feozem y vertisol, su hidrología pertenece a la subcuenca Lerma y su caudal es intermitente. Se encuentra a una altitud promedio de 2700 msnm, en el área predomina el clima templado húmedo (Figura 2), propiciando bosques mixtos de pino-encino, también hay gran variedad de especies, algunas nativas y otras introducidas, como los eucaliptos, casuarinas, acacias, entre otros (Gaceta de Gobierno, 2013).

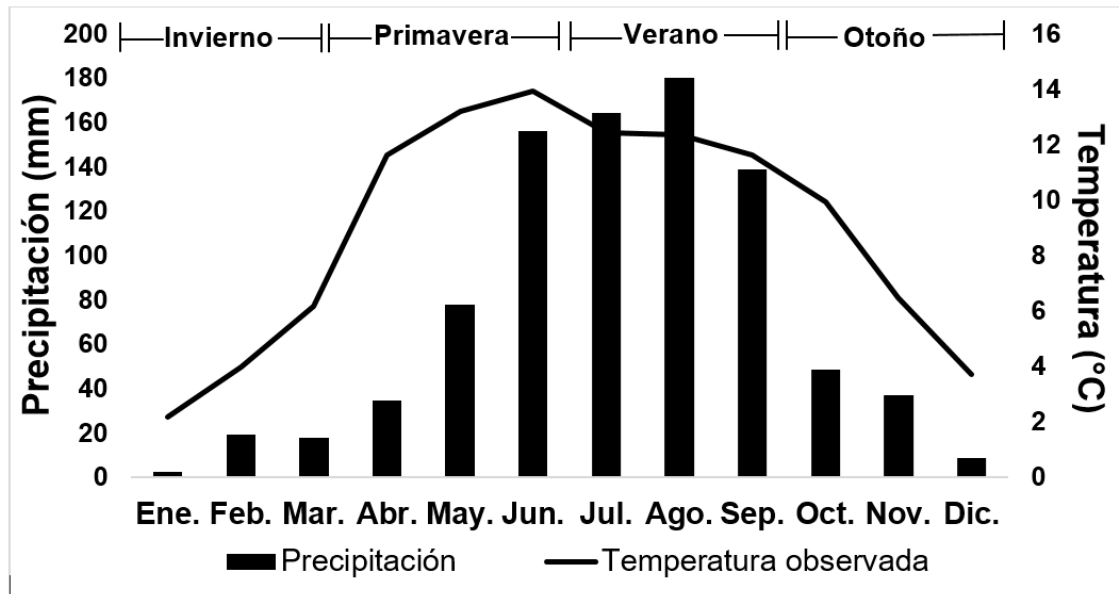


Figura 1. Temperatura promedio y precipitación acumulada en la zona de estudio de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Las barras indican la precipitación acumulada y la línea indica el promedio de la temperatura (2011-2015) (Comisión Nacional del Agua, 2017).

→ Captura-Marcaje-Recaptura

Durante un periodo de dos años (mayo 2015 a junio 2017), se llevaron a cabo visitas mensuales al lugar de estudio, en donde se realizó el método de captura-marcaje-recaptura. De cada individuo se tomaron los siguientes datos: fecha y hora de captura, longitud hocico-cloaca (LHC, con una regla plástica, precisión 0.01 mm), largo de la cola (LC, con una regla plástica, precisión 0.01 mm), peso (g, con una Pesola ®, precisión 0.5 g), sexo (utilizando la presencia de escamas post-cloacales agrandadas en machos, Sherbrooke, 2003) y las coordenadas del lugar en donde se encontró cada

individuo. Todos los datos fueron anotados en hojas de campo y al término de las mediciones, cada individuo se marcó permanentemente por ectomización de falanges (Tinkle, 1967) y se liberó en el mismo lugar donde se capturó.

→ **Crecimiento**

El crecimiento se analizó mediante el modelo de Von Bertalanffy, el cual predice que la tasa de crecimiento corporal es una función lineal de la longitud del cuerpo. La tasa de crecimiento corporal se obtuvo mediante la siguiente fórmula: $TCC = \frac{LHC_2 - LHC_1}{\text{Días transcurridos entre capturas}}$ y la LHC promedio mediante esta otra $\frac{LHC_1 + LHC_2}{2}$, estos datos fueron necesarios, para realizar una curva de crecimiento mediante el modelo de Van Devender, la cual integra el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy, y se obtiene la siguiente ecuación: $Edad (T) = \left(\frac{1}{b}\right) \ln(a + bL) + c$, donde b es la pendiente, a es la ordenada, L es la talla mínima al nacer y c es una constante (Van Devender, 1978). Se utilizaron individuos con recapturas no mayores a cien días (Van Devender, 1978) y, aun cuando los individuos se recapturaron varias ocasiones, se utilizó únicamente su primer dato de crecimiento.

→ **Diferencias entre sexos**

Al analizar el crecimiento, fue necesario saber si había alguna diferencia estadísticamente significativa entre el crecimiento de machos y hembras, por lo cual se realizó una comparación de las líneas de regresión entre sexos, comparando los valores de las ordenadas y las pendientes; de esta forma si se encontraban diferencias significativas, las curvas de crecimiento serían separadas por sexos, por otro lado, si no se encontraban diferencias entre sexos, indicaba un crecimiento similar, por lo que se elaboró una sola curva de crecimiento.

→ **Diferencias entre categorías de edad**

Se obtuvo individuos con distintas longitudes, por lo que se dividieron a los machos y las hembras en tres categorías de acuerdo con la LHC que presentaban según Perez-Arriga *et al.* (2015). Para determinar si había diferencias significativas en el crecimiento por categorías de edad, se realizó una ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las categorías de edad) comparando sus tasas de crecimiento.

→ **Diferencias entre estaciones del año**

Para analizar los datos y saber si existían diferencias en el crecimiento entre las diferentes temporadas o épocas del año, se realizó un climograma con el promedio de las temperaturas observadas mensualmente a lo largo de los cinco años (2011-2015) y la precipitación acumulada (Figura 2). Se realizó una ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las estaciones del año), comparando las tasas de crecimiento con cada estación del año, de esta forma se obtiene en cuál se registra un mayor crecimiento, o si no difiere el crecimiento.

→ **Esqueletocronología**

La técnica que se utilizó en este estudio de captura - marcaje y recaptura, requiere de una marca permanente para cada individuo, por lo que cada uno de ellos fueron marcados permanentemente por medio de ectomización de falanges y estas resultaron de gran utilidad para realizar la técnica de esqueletocronología. Las falanges de los individuos marcados fueron preservadas en alcohol al 70%, para posteriormente descalcificarlas con ácido nítrico al 5% durante 1-1.5 h, dependiendo el tamaño de la falange; después se lavaron con agua corriente por una hora y se deshidrataron en alcoholes graduales, iniciando con alcohol al 30%, hasta alcohol absoluto, se aclararon en xilol y finalmente se incluyeron en paraplást para su posterior procesamiento. Se realizaron cortes de 7 a 10 micras con un micrótopo rotatorio semiautomático LEICA (Modelo RM2235), los cortes se adhirieron al portaobjetos con grenetina y se dejaron en la estufa por 10 minutos, posteriormente se tiñeron con hematoxilina de Erlich. Cada laminilla fue etiquetada y observada bajo el microscopio óptico para realizar el conteo de líneas de crecimiento (LAC) por cada individuo, se realizó un total de seis a nueve cortes, obteniendo un total de dos a tres laminillas por individuo. Dicho conteo se realizó para cada muestra por el mismo observador, pero sin conocer el código de identificación del individuo (Sagor *et al.*, 1998). Se relacionó la LHC promedio con los años indicados por las LAC para cada organismo.

Resultados

→ Captura- marcaje- recaptura

Durante los 26 meses de colecta, se registraron un total de 506 individuos, de los cuales 325 fueron capturados una sola vez y 181 tuvieron al menos una recaptura; de los 181 individuos, 103 fueron recapturados en un tiempo no mayor a 100 días. Del total de datos utilizados, 60 fueron hembras y 43 machos.

→ Crecimiento

La LHC promedio el número de días transcurridos entre captura y recaptura y los milímetros que creció entre estas, fueron los datos utilizados para obtener la tasa de crecimiento de cada individuo mediante las fórmulas establecidas por Von Bertalanffy, teniendo una media de 0.112 mm/día para *P. orbiculare*. Posteriormente con la tasa de crecimiento y la LHC promedio de cada individuo de la primera captura registrada, se realizó una regresión lineal por sexo, en donde se obtuvieron los valores de la ordenada al origen y la pendiente (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de la ordenada al origen y pendiente de la regresión lineal de la LHC y la tasa de crecimiento por sexo de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.

Sexo	n	Ordenada	Pendiente	L_0	R^2
Hembra	60	0.2580	-0.0027	22	54.31
Macho	43	0.2656	-0.0031	25	59.10

Estos valores, al igual que la talla del individuo más pequeño con cicatriz de la conexión con el saco vitelino y el alantoides por sexo se introdujeron en la ecuación de crecimiento, obteniendo una curva de crecimiento para cada sexo (Figura 3), en donde se observa la relación que hay entre la LHC promedio de cada individuo y los días transcurridos desde su nacimiento, teniendo un crecimiento hipotético (triángulos) y el crecimiento real registrado (círculos), denotando que el crecimiento para ambos sexos se asemeja, y el crecimiento real se acerca mucho al crecimiento hipotético establecido (Figura 3).

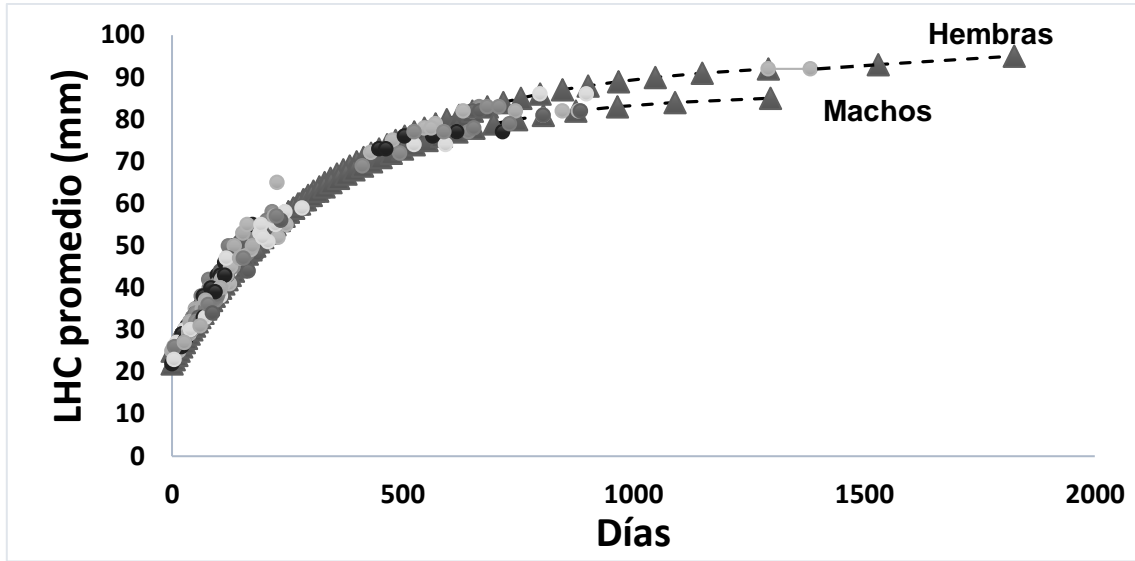


Figura 3. Curva de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy de hembras y machos de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Los triángulos indican el crecimiento hipotético y los círculos el crecimiento real.

→ **Diferencias entre sexos**

Para determinar si había diferencias en el crecimiento de acuerdo al sexo, se realizó una comparación de líneas de regresión entre sexos (Figura 4), en donde se relacionó la tasa de crecimiento con la LHC promedio, por sexo. Como resultado obtuvimos que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las pendientes y ordenadas por sexo, es decir las tasas de crecimiento de machos y hembras no difieren (Cuadro 1; $P > 0.1$).

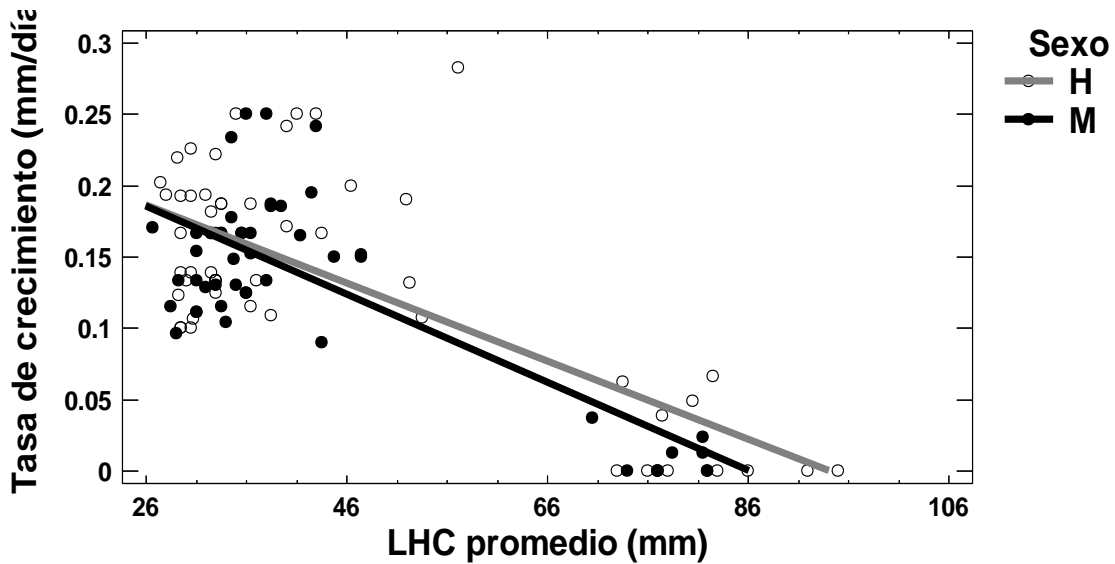


Figura 4. Comparación de líneas de regresión entre sexos de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. La línea gris y los círculos vacíos corresponden a las hembras, mientras que la línea negra y los círculos rellenos corresponden a los machos.

Al no encontrar diferencias estadísticamente significativas entre la ordenada al origen (tasa inicial de crecimiento, corta al eje de las y's) y la pendiente (parámetro característico de crecimiento) por sexo, se analizó el punto de inflexión de las curvas, siendo a los 345 días para machos y a los 347 días para hembras (Figura 3), encontrando que los machos alcanzan más rápidamente un crecimiento asintótico.

Las curvas de crecimiento también muestran que las hembras alcanzan una mayor LHC, lo que va aunado a una mayor longevidad, registrando una talla máxima en campo de 95 mm (≥ 5 años), mientras que para los machos la talla máxima registrada es de 85 mm (≥ 3 años).

→ Diferencia entre categorías de edad

Con base en la LHC (Cuadro 2), se definieron 3 categorías de edad de acuerdo Perez-Arriga *et al.* (2015). Se obtuvo un total de 28 hembras y 10 machos crías, 19 hembras y 25 machos jóvenes y 13 hembras y 8 machos adultos.

Cuadro 2. Categorías de edad de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Se muestran los intervalos de las categorías de edad según la LHC para cada sexo.

Sexo	Cría	Joven	Adulto
Hembra	22mm-33mm	33mm-66mm	≥ 66 mm
Macho	25mm-33mm	33mm-65mm	≥ 65 mm

Cuadro 3. Resumen estadístico para la tasa de crecimiento promedio por categorías de edad de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.

Estadísticos	Crías	Jóvenes	Adultos
Individuos (n)	38	44	21
Promedio	0.150	0.174	0.014
Mínimo	0.097	0.090	0.000
Máximo	0.226	0.283	0.067
Error Estándar	0.005941	0.007207	0.004913
Coefficiente de Variación	24.36%	27.54%	156.04%

Por medio de un ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las categorías de edad) se comparó la tasa de crecimiento entre categorías de edad (Cuadro 3), mostrando un menor crecimiento en adultos en comparación con las crías y los jóvenes (Figura 5).

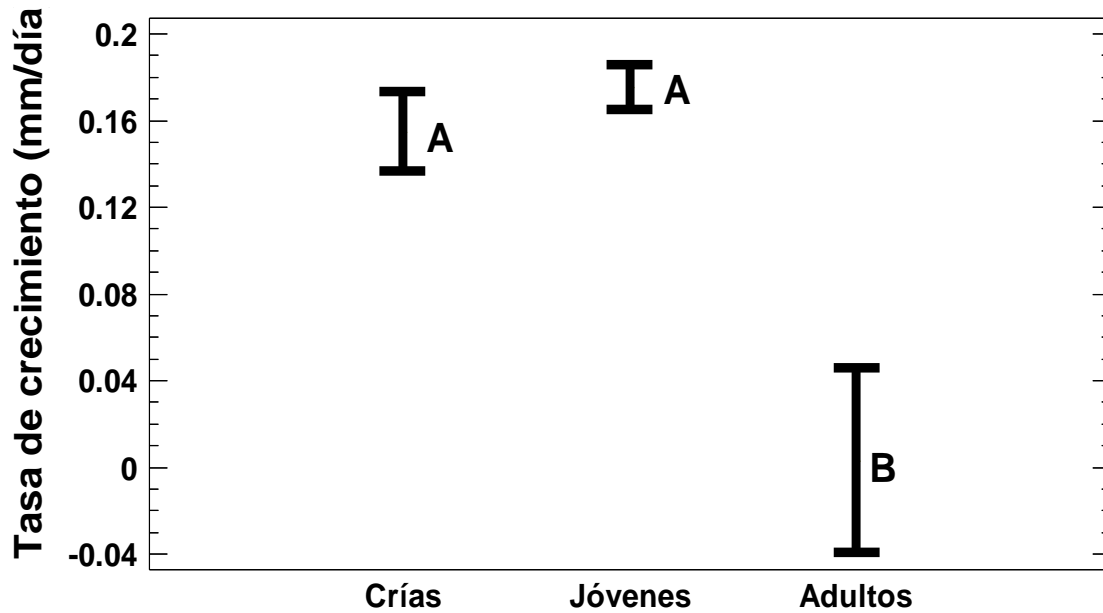


Figura 5. ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las categorías de edad) de las tasas de crecimiento de acuerdo con las categorías de edad de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Letras diferentes indican diferencias significativas en el crecimiento ($P < 0.05$).

→ **Diferencias entre estaciones del año**

Se realizó un ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las estaciones del año) por estación, obteniendo que en ambos sexos no hay diferencia significativa en el crecimiento de verano y otoño; sin embargo, si hay una diferencia significativa entre el crecimiento de verano y otoño con respecto a primavera, teniendo una tasa de crecimiento menor en primavera y mayor en verano y otoño (Figura 6).

Cuadro 4. Resumen estadístico para tasa de crecimiento por estaciones de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.

Estadísticos	Primavera	Verano	Otoño
Individuos (n)	58	34	11
Promedio	0.113	0.160	0.153
Mínimo	0.101	0.144	0.124
Máximo	0.125	0.175	0.181
Error Estándar	0.006	0.008	0.014

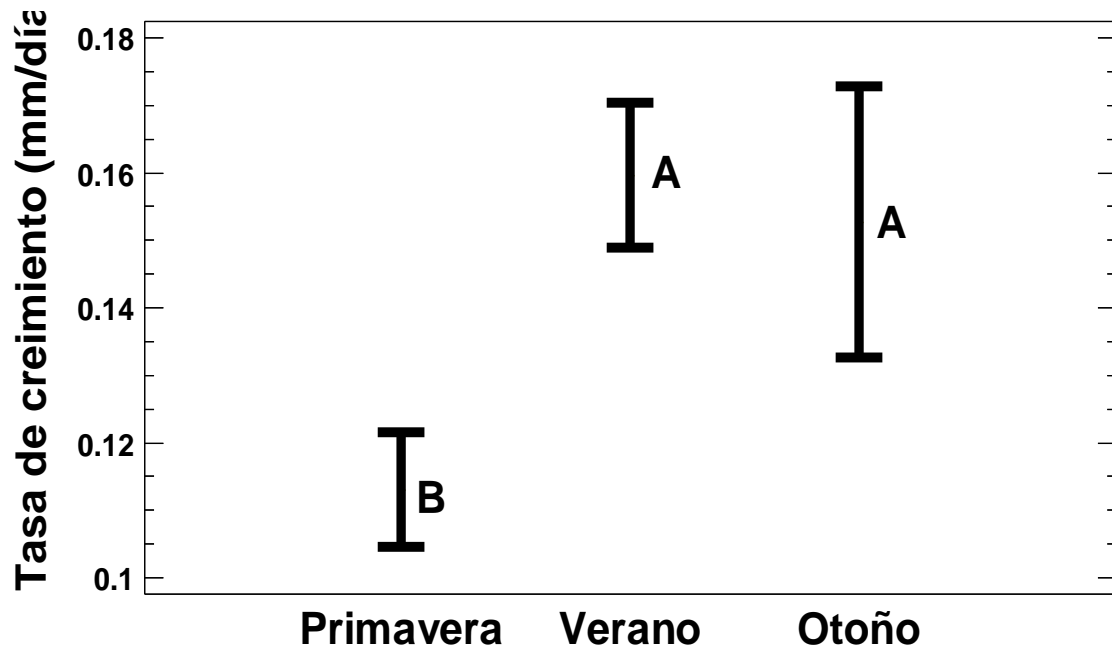


Figura 6. ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las estaciones del año) de tasas de crecimiento con respecto a las estaciones del año de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos. Letras diferentes indican diferencias significativas en el crecimiento ($P < 0.05$).

→ Esqueletocronología

Para el cálculo de la edad en *P. orbiculare*, por medio de esta técnica se utilizaron un total de 16 individuos, de los cuales 7 fueron hembras y 9 machos, de estos, 3 machos y 1 hembra fue procesado un fémur (estas muestras se obtuvieron de individuos previamente colectados), mientras que los 12 restantes, fueron procesadas únicamente las falanges (Cuadro 5).

Cuadro 5. Sexo, LHC y LAC de los 16 individuos utilizados para la esqueletocronología de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México.

Sexo	LHC (mm)	LAC	Sexo	LHC (mm)	LAC
Hembra	62	1	Macho	80	2
Hembra	74	1	Macho	80	2
Hembra	62	1	Macho	78	2
Macho	63	1	Hembra	77	3
Macho	63	1	Hembra	85	3
Macho	73	1	Macho	78	3
Hembra	75	2	Macho	85	3
Hembra	80	2	Macho	85	3

De acuerdo al análisis de regresión entre las variables LHC promedio y LAC (Figura 7), se indica que existe una relación significativa entre las variables ($P < 0.05$), observando una pendiente positiva, que indica que a mayor LHC promedio, los individuos presentan un mayor número de LAC.

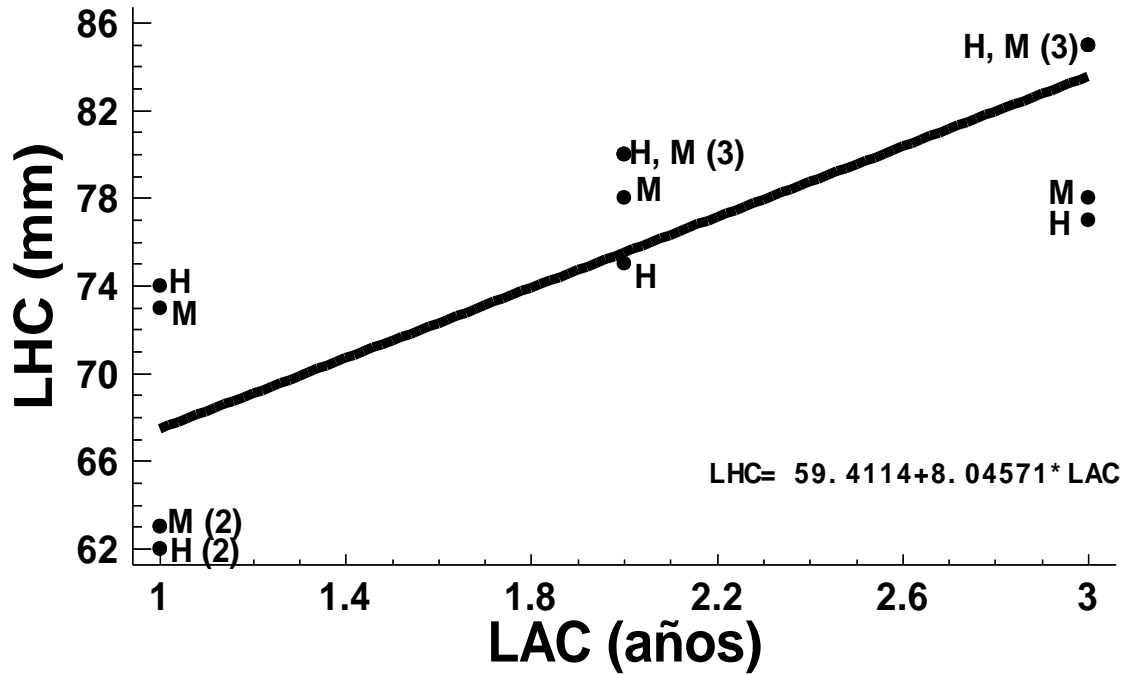
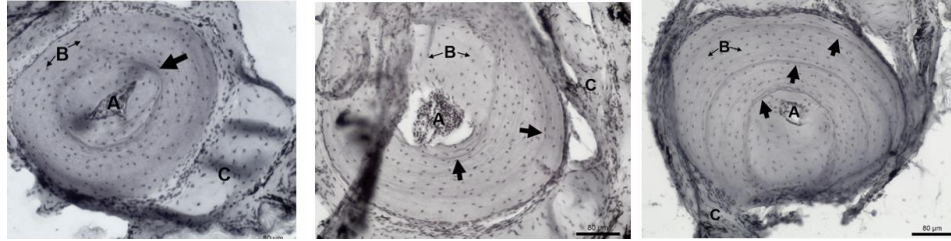


Figura 7. Línea de regresión entre LAC y LHC de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. La letra H indica que es hembra, la letra M indica que es macho; el número entre paréntesis es el número de individuos que se repiten en el mismo punto. Dentro de las fotos, la flecha negra señala un anillo de crecimiento o LAC, la letra A señala la médula, la letra B los osteoblastos y la C la epidermis.

Discusión

De los resultados obtenidos, después de evaluar a 103 integrantes de una población de *P. orbiculare* del PESM, encontramos que machos y hembras no difieren en la tasa de crecimiento; sin embargo, los puntos de inflexión de las asíntotas si difieren, siendo los machos los que llegan a un crecimiento asintótico más rápidamente, la longevidad también difiere, y son las hembras las que viven al menos cinco años, mientras que los machos viven hasta tres años. El crecimiento difiere entre estaciones del año y categorías de edad, y son las crías y jóvenes y durante el verano y otoño en donde se registra un mayor crecimiento.

→ Crecimiento

Para *P. orbiculare* del PESM, se obtuvo una curva de crecimiento, con la fórmula Von Bertalanffy (1951), corregida por Van Devender (1978), la cual indica que el crecimiento real obtenido se asemeja al crecimiento hipotético, la mayoría de las capturas fueron de individuos con LHC promedio de 22 a 60 mm, que pertenecen a crías y jóvenes, en la curva se observa una pendiente casi perpendicular al eje Y, que es la estación en donde crecen más rápidamente ya que en pocos días alcanzan una LHC mayor. Posteriormente la curva llega a su punto de inflexión entre las LHC de 62 a 65 mm, etapa en donde alcanzan la madurez sexual tanto machos como hembras, finalmente la curva se hace asintótica con LHC mayores, llegando a LHC entre 80 y 95 mm, esto concuerda con el crecimiento de otras especies de lagartijas de la misma familia Phrynosomatidae, como es el caso de *Phrynosoma douglassi* (Powell y Russell, 1984) o bien de *Urosaurus bicarinatus* (Ramírez-Bautista et al., 2016) en donde de igual manera individuos con una LHC menor crecen más rápidamente que individuos con una LHC mayor.

Es importante recordar que, al aplicar cualquier técnica de modelado matemático al crecimiento de cualquier organismo, se llega a una hipótesis de un patrón de crecimiento regular y característico de la especie estudiada (Ricklefs, 1967); sin embargo, este patrón puede alterarse por factores ambientales (Huxley 1932; Kaufmann, 1981). Por lo tanto, cualquier modelo de crecimiento generado a partir de datos de campo como el aquí presente, es una aproximación del patrón de crecimiento intrínseco de la población. Por ende, si se hacen comparaciones, se debe prestar atención a los factores ambientales extrínsecos como la temperatura, la latitud, el ambiente social, entre otros (Andrews, 1976), que pueden afectar a cada caso. Este modelo de crecimiento se puede utilizar para cualquier organismo, sin embargo, se ha utilizado más en anfibios y reptiles ya que en animales como mamíferos y aves hay otros métodos con los cuales se puede determinar la edad. Se

debe tomar en cuenta que debido a que el crecimiento está determinado genética y ambientalmente, no es posible generalizar a nivel de especie a partir de tasas de crecimiento corporal obtenidas a nivel poblacional (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). En el caso particular del género *Phrynosoma*, la mayoría de las consideraciones de crecimiento han sido descriptivas y presentan poco o ningún análisis estadístico (Guyer, 1978).

- Comparación de tasas de crecimiento por sexos

Tras la comparación de las líneas de regresión entre la tasa de crecimiento y la LHC promedio por sexos, se registró que las hembras tienen una pendiente ligeramente más grande que la de los machos; sin embargo, al realizar una ANCOVA, comprobamos que esta pequeña diferencia entre pendientes no es estadísticamente significativa, por lo cual hembras y machos están creciendo de igual forma. En estudios como el de Serna (2005) que estudió a *Sceloporus variabilis*, encontró que ambos sexos crecían de la misma forma, argumentando que esto se podría deber a la colecta de machos satélite, por el contrario en lo registrado por Powell y Russell (1984) en *Phrynosoma douglassi* indica que las hembras crecen más rápido que los machos, argumentando, que esto podría estar relacionado con la presión de la selección impuesta por el tamaño de la camada o bien por las latitudes, ya que a latitudes más altas hay una mayor concentración de esfuerzo reproductor asociado con un clima estacional (Schoener, 1979). En el caso de *P. orbiculare*, el crecimiento entre sexos no varía, esto podría deberse a que no hay una presión selectiva que favorezca a algún sexo, o bien por posibles mecanismos evolutivos (selección natural favoreciendo longitudes cortas en machos) como lo reportado por Zamudio (1998) para tres especies del género *Phrynosoma*, o también pueden influir los diferentes niveles de hormonas como lo es la testosterona o la progesterona, que inhiben o aceleran el crecimiento, como lo estudiado por Cox y Alder (2005) para *Sceloporus*; Schoener y Schoener (1978), sugieren que aunque la tasa de crecimiento entre machos y hembras sea la misma, los tamaños asintóticos difieren provocando que algún sexo sea más grande; sin embargo, es necesario realizar más estudios acerca de su historia de vida para esclarecer estas hipótesis.

La tasa de crecimiento global para *P. orbiculare* es de 0.112 mm/día, mientras que por sexo fue de 0.119 mm/día para hembras y de 0.104 mm/día para machos; en comparación con otras especies del mismo género, *P. douglassi*, tiene una tasa de crecimiento en jóvenes de 0.20 mm/día para machos, mientras que para hembras es de 0.34mm/ día, para *P. plathyrhinos* es de 0.26 mm/día para machos y 0.35 mm/día para hembras (Pianka y Parker, 1975), lo que indica en ambos casos,

que las hembras crecen más rápido. Sin embargo, a pesar de pertenecer al mismo género, en la población de *P. orbiculare* estudiada no se encontraron diferencias significativas entre el crecimiento por sexos, pero si se encontraron hembras con LHC mayores a las de los machos, de acuerdo con el análisis de edad, las hembras viven en promedio de uno a dos años más que los machos, lo que les permite llegar a longitudes mayores, permitiendo que en campo capturemos hembras con longitudes a las cuales no llegaran los machos por la diferencia en la longevidad.

- Diferencias por categorías de edad

Por medio de una ANCOVA (como variable dependiente la tasa de crecimiento, covariable la LHC promedio y como factor las categorías de edad), en donde se realizó la comparación múltiple de las tasas de crecimiento de todos los individuos entre las tres categorías de edad (crías ≤ 33 mm, jóvenes < 65 mm machos y < 66 mm hembras y adultos ≥ 65 mm machos y ≥ 66 mm hembras) se muestran diferencias estadísticamente significativas en el crecimiento, siendo los jóvenes y las crías los que crecen más rápidamente, seguidos por los adultos, en donde hay un crecimiento mínimo o en ocasiones nulo entre censos.

La tasa de crecimiento para crías es de 0.150 mm/día, para los jóvenes es de 0.174 mm/día y para adultos es de 0.014 mm/día. Es claro que las crías y los jóvenes crecen más rápido, ya que nacen entre los meses de abril y junio, y llegan a ser jóvenes entre junio y septiembre, lo que concuerda con los meses que tienen las temperaturas más elevadas del año y las lluvias más abundantes, lo que conlleva a una mayor disponibilidad de recursos disponibles para el crecimiento. Al igual que *Sceloporus scalaris*, perteneciente a la misma familia, de acuerdo con el estudio de Ortega (1998), crecen de la misma forma; es decir, las crías crecen aceleradamente, seguidos por los jóvenes, y los adultos que tienen la tasa de crecimiento más baja. Sin embargo, este tipo de crecimiento es común no solo en reptiles (Zamora et al., 2012), sino que también dentro de diferentes grupos de vertebrados, como en mamíferos (Abreu et al., 2004), en aves (Cabello et al., 2002) y en peces (Delgadillo et al., 2012). Dichos estudios concuerdan en que esta curva de crecimiento se da principalmente por la administración energética que el organismo destina a diferentes actividades, en donde las crías y los jóvenes administran mayor energía en la supervivencia, la alimentación y el crecimiento, por otra parte al llegar a la maduración sexual, la energía la concentran en sobrevivir, alimentarse y reproducirse, dejando de lado el crecimiento, por lo que en todos los casos, la curva se vuelve asintótica a longitudes mayores.

- Variación entre las estaciones del año

Al evaluar la tasa de crecimiento con respecto a las estaciones del año, observamos que, en la época de verano y otoño, los individuos crecen más rápidamente que en primavera. La tasa de crecimiento para los individuos colectados en primavera fue de 0.142 mm/día, en donde se colectaron un mayor número de crías, seguidos por algunos juveniles y pocos adultos, en verano el registró fue de 0.160 mm/día, en donde hubo mayor abundancia de juveniles, algunos adultos y pocas crías y para los colectados en otoño fue de 0.153 mm/día, siendo colectados en mayor parte adultos y algunos juveniles sin ninguna cría, mientras que en invierno, no se colectó a ningún individuo, debido a que concuerda con los meses de sequía en donde los organismos estivan hasta la inicios de la primavera. Los resultados concuerdan con lo encontrado por Luna (2012) en una población de *P. orbiculare* en Villa del Carbón, Estado de México, en donde indica que hay una mayor abundancia de crías durante la primavera, mayor abundancia de juveniles durante verano y mayor abundancia de adultos en otoño.

La razón por la que hay un mayor crecimiento durante las épocas de verano y parte de otoño puede ser debido a que las condiciones ambientales son favorables para la amplia propagación de sus presas, las hormigas, ya que entre los meses de junio a septiembre, son los meses de máxima actividad para algunas especies de hormigas (Bosch *et al.*, 1987), aunado a ser los meses en donde se registra una máxima humedad por las abundantes lluvias, por su parte, en la temporada más fría del año (invierno), las hormigas hibernan, y comienzan sus actividades lentamente durante la primavera (Cerdá *et al.*, 1992), coincidiendo con la época de estivación de *P. orbiculare*.

→ Edad

Con respecto a la edad, se evaluó mediante dos métodos, por medio de captura-marcaje-recaptura y por medio de la esqueletocronología, en la primera, se obtuvo una longevidad de 5 años para la hembra más grande registrada (LHC= 95 mm), mientras que para el macho más grande fue de 3.6 años (LHC= 85 mm), por su parte por medio de la esqueletocronología, para los mismos individuos, se determinó una edad de 4.4 años para hembras y para machos de 3.2 años.

Específicamente en el primer método (captura-marcaje-recaptura), se realizó una curva de crecimiento, en donde por medio de una fórmula matemática se predijo a que edad se alcanza determinada LHC. Encontrando que, entre los 800 y 1000 días, *P. orbiculare* del PESH alcanzará un crecimiento desacelerado, lo que provoca una asíntota en la curva, en comparación con *P. douglassi*, Powell y Rusell (1984) indican que entre los 350 y 600 días alcanzarán este punto de inflexión. De

acuerdo con las categorías de edad establecidos por Perez-Arriga *et al.* (2015) para *P. orbiculare*, observamos que su maduración sexual se da a los 345 días para machos y a los 347 días para hembras; sin embargo, como la época de apareamiento es entre otoño e invierno (Hodges, 2002) deben esperar aproximadamente medio año más para reproducirse.

Los machos alcanzan su tamaño asintótico más rápidamente que las hembras. Los modelos de las curvas de crecimiento de LHC de ambos sexos son de forma similar hasta que alcanzan una edad aproximada de 400 días, momento en el cual las hembras tienden a tener un mayor crecimiento, llegando a una LHC mayor que la alcanzada por cualquier macho. Por su parte, como ya se había mencionado, las longevidades registradas para cada sexo de acuerdo con las capturas realizadas en campo de los individuos más grandes registrados fueron de 1297 días (85 mm) para machos, y 1825 días (95 mm) para hembras. La longevidad en reptiles puede depender del período activo (a mayor actividad menor longevidad), la altitud (a mayor altitud menor longevidad), la latitud (a mayor latitud menor longevidad), la inversión en la reproducción (a frecuentes y grandes eventos reproductivos menor longevidad) y otros factores climáticos y ambientales (Valdecantos *et al.*, 2007; Scharf *et al.*, 2015). Se observó que la LHC va ligada con la edad, ya que, a mayor longitud, mayor edad, al contrario de otros organismos, por ejemplo, Zug y Rand (1987) estudiaron esta relación en *Iguana iguana* encontrando que estos dos parámetros están pobremente correlacionados, siendo los ejemplares de mayor tamaño no necesariamente los más viejos, al igual que lo reportado por Arcos-García *et al.* (2002) en *Ctenosaura pectinata* y Valdecantos *et al.* (2007) para *Liolaemus multicolor* y *Liolaemus irregularis*. Estas diferencias se dan, ya que, en algunas especies, el desarrollo corporal lo aceleran durante la etapa reproductora para competir con otros machos y lograr un éxito reproductor. Por su parte las especies en las que el crecimiento está regulado por la edad, la administración energética se ve reflejada de diferente manera en cada estadio según las necesidades del organismo, por ello con una LHC pequeña, hay mayor carga de energía para el crecimiento, mientras que, al llegar a la maduración sexual, el crecimiento es menos evidente (Blair, 1960).

La esqueletocronología fue la segunda técnica utilizada para la determinación de edad en *P. orbiculare*, donde por medio de la fórmula: $LHC = 59.4114 + 8.04571 * LAC$, se estimó la edad de cada individuo, mediante la observación de las LAC en cada muestra. Aunque las marcas de crecimiento invernales pueden expresarse débilmente en regiones cálidas y templadas (Esteban *et al.*, 1996), se observaron LAC claramente definidas en *P. orbiculare*, debido a las condiciones ambientales que presenta su hábitat, en donde se observa claramente una temporada de abundantes lluvias y clima

cálido como lo son las estaciones de primavera-verano y parte del otoño y una temporada de lluvias escasas y temperaturas de hasta -1°C , lo que nos indica que hay una época desfavorable, en donde la mayoría de los individuos de *P. orbiculare* entra en estado de letargo, lo que conlleva a la detención de su crecimiento, provocando la observación de los anillos anuales.

En nuestro estudio, encontramos una relación estadísticamente significativa entre las líneas de crecimiento y la LHC, definiendo que a mayor número de anillos de crecimiento mayor LHC; sin embargo, encontramos dos casos particulares de una hembra y un macho, con una LHC de 77 y 78 mm respectivamente, en donde se observó un total de tres líneas de crecimiento, mientras que para los demás organismos se había observado que al llegar a una LHC de 80 mm se observaban un total de dos líneas de crecimiento, esto puede ser causado por la transición de los 2 a 3 años, que se da entre la LHC de 77 a 80 mm. Por otra parte, encontramos que de los 62 a 75 mm aproximadamente presenta una línea de crecimiento, indicando un año de vida, entre los 75 y 80 mm se observan dos líneas de crecimiento que indican una edad de 2 años y a partir de los 81 mm presentan tres líneas de crecimiento, que es igual a 3 años, a pesar de no tener muestras histológicas de la hembra más grande encontrada, se estimó con la fórmula previamente presentada la edad a los 95 mm correspondiendo a 4.4 años de edad.

El problema que se presenta en la esqueletocronología es que en muchos trabajos se utilizan los huesos largos para los cortes histológicos, ya que en los huesos cilíndricos se registra el crecimiento cíclico del tejido óseo (Mattox, 1936; Peabody, 1961). Sin embargo, al pasar los años se realizaron estudios en diferentes especies de anuros comprobado que el tejido óseo de las diáfisis del fémur, húmero y de las falanges de los ejemplares juveniles y adultos, se deposita anualmente en igual número de capas concéntricas, en cualquier hueso estudiado (Laurent, 1979), permitiendo así, que los cortes histológicos sean de las falanges, siendo éste un método no invasivo en comparación de los que utilizan los huesos largos, en donde se tiene que sacrificar al organismo. La desventaja de utilizar falanges es el poco material biológico que se tiene para experimentar, así como el tamaño de estos huesos, complicando aún más el proceso histológico. La esqueletocronología permite evidenciar las líneas de detención de crecimiento que se forman durante el invierno, lo que nos indica que cada línea observada corresponde a un año de vida (Castanet, 2002).

Finalmente, en este estudio, se comprobó que la esqueletocronología en reptiles, es un método confiable que permite determinar la edad de los individuos, y que, aunado con un análisis de campo,

como lo es la técnica captura-marcaje-recaptura, se pueden comparar y complementar ambas técnicas.

Conclusiones

El crecimiento corporal evaluado con respecto a la LHC de la población de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, no difiere con respecto al sexo, pero sí de acuerdo con las categorías de edad y las estaciones del año.

La longevidad estimada por medio de los dos métodos: esqueletocronología y captura-marcaje-recaptura para machos es de tres años, mientras que para las hembras es alrededor de cinco años, lo que denota que conjuntando ambos métodos los resultados son más precisos.

Bibliografía

- Abreu U. G., Cobuci J. A., da Silva, M. V. G. B. y Sereno J. R. B. 2004. Uso de modelos no lineales para el ajuste de la curva de crecimiento de bovinos pantaneros. Archivos de Zootecnia. 53; 367-70.
- Angilletta, M. J. 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). Ecology. 82: 3044–3056.
- Andrews, R. M. 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. Copeia 1976: 477-482.
- Arcos-García J. L., Cobos P. M. A., Mendoza M. G. D., Ortega C. M. E. y Clemente S. F. 2002. Caracterización del crecimiento de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en cautiverio. Revista Veterinaria México. 33: 409-419.
- Azorit C., Analla M., Carrasco R., Carrasco A. y Muñoz C. J. 2002. Astas, esqueleto y edad del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*) de la Sierra Morena oriental: Estudio de correlación. Anales de Biología. España. 24: 195-200.
- Ballinger, R. E. y Tinkle, D. W. 1979. On the cost of tail regeneration to body growth in lizards (Reptilia, Lacertilia). Herpetology. 13: 374-375.
- Blair, W. F. 1960. "The Rusty Lizard: A Population Study". University of Texas Press, Austin.
- Bosch J., Alsina A., Cerdá X. y Retana J. 1987. Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une fourmi. Vie Milieu. 37: 237-242.
- Bryson, R. W., García-Vázquez, U. O. y Riddle, B. R. 2012. Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. Molecular Phylogenetics and Evolution. 62: 87-96.
- Cabello A., León J. M., Melo P. y Doctor J. 2002. Estudio de la curva de crecimiento de la gallina uterana. Centro Agropecuario, Córdoba (FEGAS).
- Cardona A. J. y Álvarez P. J. 2010. Estimación de la edad de los caballos basado en el examen dentario. Universidad de Córdoba, Montería.
- Castanet, J., Meunier J. F, y A. de Ricqlís. 1977. L'enregistrement de la croissance eyelique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes: données comparatives et essai de synthèse Bull. Biol. Franco et Belgique. 111 (2): 183-202.
- Castanet J. y Smirna E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. Anuales des Sciences Naturelles Zoologie. 11:191-196.
- Castanet J. 1994. Age estimation and longevity in reptiles. Gerontology. 40:174–92.
- Castanet, J. 1981. Nouvelles données sur les lignes cimentantes d l'os. Archivo Biológico. (Bruxelles). 92:1-24.
- Castanet, J. 2002. Amphibiens et Reptiles non aviens: un matériel de choix en squeletochronologie. Bulletin de la Société Herpétologique de France. 103: 21-40.
- Cerdá X., Retana J., Bosch J. y Cros S. 1992. Estrategias alternativas en el ciclo de vida de tres hormigas mediterráneas. Orsis. 7: 87-96.

- Charruau P. 2011. Estimación de la edad de los cocodrilos (*Crocodylus acutus*) de Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. Chiapas. Quehacer Científico. 9: 34-42.
- Comisión Nacional del Agua. 2017. Dirección local Estado de México, Departamento de aguas superficiales e ingeniería de ríos, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Cox R. M. y Alder H. B. J. 2005. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus spp.*) with opposite patterns of sexual size dimorphism. Journal Herpetology. 24, 4679-87.
- Delgadillo C. A. C., Martínez P. C. A., Berruecos V. J. M., Uloa A. R., López O. R. y Vásquez P. C. G. 2012. Caracterización de la curva de crecimiento en dos especies de pez blanco *Chirostoma estor*, *C. promelas* y sus híbridos. Universidad Nacional Autónoma de México, 43 (2).
- Dubey S., Sinsch U., Dehling M. J., Chevalley M. y Shine R. 2013. Population demography of an endangered lizard, the Blue Mountains Water Skink. BMC Ecology. 7: 136-149.
- Ernst, C. H. 1975. Growth in the spotted turtle, *Clemmys guttata*. Journal Herpetology. 9: 313-318.
- Eroğlu A., Bülbül U. y Kurnaz M. 2017. Age Structure and Growth in a Turkish Population of the Italian Wall Lizard *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) (Reptilia: Lacertidae). Acta Zoológica Bulgarica. 69: 209-214.
- Esteban, M., García-Paris, M., Castanet, J. 1996. Use of bone histology in estimating the age of frogs (*Rana perezi*) from a warm temperate climate area. Canadian Journal of Zoology. 74: 1914-1921.
- Francillon-Vieillot, H., De Buffrénil, V., Castanet, J. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. Skeletal biomineralization. New York: Patterns, Processes, and Evolutionary Trends. 471– 530.
- Gaceta de Gobierno, Estado de México. 2013. Periódico Oficial del Gobierno del Estado de México, Secretaría del Medio Ambiente.
- Guarino F. M., Andreone F. y Angelini F. 1998. Growth and longevity by skeletochronological analysis in *Mantidactylus microtypanum*, a rain-forest anuran from southern Madagascar. Copeia. 194-198.
- Guarino F. M., Di G. I. y Sindaco R. 2010. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high alpine population of North-Western Italy. Acta Herpetológica. 5(1): 23-29.
- Guyer. C. 1978. Comparative ecology of the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) and the sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*). Master's thesis, Idaho State University, USA.
- Halliday, T. R. y Verrel P. A. 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. Journal of Herpetology. 22:253-265.
- Hodges, W. L. 2002. *Phrynosoma* systematics, comparative reproductive ecology, and conservation of a Texas Native. Ph. D. thesis. Austin: University of Texas. Copeia: 478-493.
- Huxley, J. S. 1932. Problems of relative growth. Segunda edición. Dover Publications. Inc., New York. 3: 321-346.
- Imaña E. J. y Encinas B. O. 2008. Epidometría forestal. Universidad de Brasilia, Brasil.

- Kaufmann K. W. 1981. Fitting and using growth curves. *Oecologia*, (Berl.) 49: 293-299.
- Laurent, R. F. 1979. Presencia de *Radines occipitalis* (JAN) (COLUBRIDAE) en el noroeste argentino. *Acta Zoolilloana*. 33(2): 87-89.
- Leaché, A.D. y McGuire J.A. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 39:628–644.
- Lemos-Espinal J., Rojas-González R. y Zúñiga-Vega J. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, México, D.F.
- Licht P. 1972. Problems in experimentation on timing mechanisms for annual physiological cycles in reptiles. In “Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges.” Elsevier Publication, Amsterdam. 681-711.
- Liu W., Liu Y., Huang Y., Mi Z. y Li C. 2012. Skeletochronological study on age structure of a Chinese endemic frog (*Rana omeimontis*). *Asian Herpetological Reserch*. 3: 252-257.
- Luna K. N. M. 2012. Aspectos poblacionales y del ciclo de vida de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en tres diferentes hábitats del Estado de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Luz L. I. 2011. Cronología dentaria de los bovinos. *Mejoramiento de producción animal, Brasil*. Cielo: (1): 54-68.
- Méndez-de la Cruz, F., Hernández-Gallegos, O. y Rodríguez Romero, F. 2003. *Phrynosoma orbiculare*. Elaboración de fichas de 5 especies de lacertilios: PROY-NOM-059ECOL-2000. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W033. México. D.F.
- Mattox, N.T. 1936. Annual rings in the long bones of turtles and their correlation with size. *Trans. Illinois State Academic*. 28: (2): 255-256.
- Montanucci, R. R. 1983. Breeding, captive care and longevity of the Short-horned lizard *Phrynosoma douglassi*. *International Zoo Yearbook*. 23: 148-156.
- Nieto-Montes de Oca A., Arenas-Moreno D., Beltrán-Sánchez E. y Leaché, A. D. 2014. A new species of horned lizard (genus *Phrynosoma*) from Guerrero, México, with an updated multilocus phylogeny. *Herpetologica*. 70, 241-257.
- Olgun, K., Miaud, C. y Gautier, P. 2001. Age, growth, and survivorship in the viviparous salamander *Mertensiella luschani* from southwestern Turkey. *Can. Journal of Zoology*. 79(9): 1559–1567.
- Ortega R. A., Barbault R., Halffter G., Castellanos A. y Salinas F. 1998. Growth effort of *Sceloporus scalaris* (Sauria; Phrynosomatidae) at La Michilía Biosphere Reserve, México. *Revista Biología Tropical*. 46, 1.
- Özdemir N., Altunişik A., Gül C., Tosunoğlu M. y Ergül T. 2013. Age structure and body size of the Strauch’s racerunner, *Eremias strauchi strauchi* (Kessler, 1878). *Turkish Journal of Zoology*. 37: 539-543.
- Parker, W. S. y Pianka, E. R. 1976. Ecological observations on the leopard lizard (*Crotaphytus wislizeni*) in different parts of its range. *Herpetologica*. 32: 95-114.

- Peabody, F.E. 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates. *Journal Morphology*. 8: 11-63.
- Pianka R. E y Parker S. W. 1975. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, No.1.
- Pough, F. H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H. y Wells K. D. 2001. *Herpetology* (2° edición). Prentice Hall International.
- Powell L. G. y Russell P. A. 1984. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglassi brevirostre*. *Journal Herpetology*. 4: 367-384.
- Pérez-Arriaga M. F., L. J. Aguilar-Isaac, G. Andrade-Soto, N. Cancino-Quezadas, M. F. D. Chávez Siles, O. Suárez Rodríguez, G. Suárez-Varón y O. Hernández-Gallegos. 2015. Datos de historia natural de *Phrynosoma orbiculare*: estructura poblacional y tamaño de camada. XXII Congreso Nacional de Zoología.
- Ramírez- Bautista A., Hernández-Salinas U. y Zamora-Abrego J. G. 2016. Growth ecology of the tree lizard *Urosaurus bicarinatus* (Squamata: Phrynosomatidae), in a tropical dry forest of the Chamela Region, México. *Revista Animal Biology*. 66 (2): 189-199.
- Ribotta J. F. 2011. Guía práctica para calcular edad en equinos por los dientes. *Diario el Tribuno*, España. 1: 32-39.
- Ricklefs R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*. 48, No. 6: 978-983.
- Sagor E. S., Ouellet M., Barten E. y Green D. M. 1998. Skeletochronology and Geographic variation in age structure in the Wood Frog, *Rana sylvatica*. *Journal of Herpetology*. 32, No. 4: 469-474.
- Scharf I., Feldman A., Novosolov M., Pincheira-Donoso D., Das I., Böhm M., Uetz P., Torres-Carvajal O., Bauer A., Roll U. y Meiri S. 2015. Late bloomers and baby boomers: ecological divers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecology and Biogeography*. 24: 396-405.
- Schoener T. W. 1979. Competition and the niche. *Biol. Reptilia*. 7: 35 - 136.
- Schoener T. W. y Schoener A. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia*: 3, 390-405.
- Serna L. R. 2005. Demografía de una población de *Sceloporus variabilis* de la localidad de Omiquila, municipio de Rafael Delgado (Parque Nacional Cañón de Río Blanco), Veracruz. Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.
- Sherbrooke, W. C. (2003). *Introduction to Horned Lizards of North America*. California Natural History Guides No. 64. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Sinervo B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: An experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Copeia*. 546-598.
- Smirina E. M. 1972. Annual layers in bones of *Rana temporaria*. *Zool. Zhurn*. 51 (10): 1529-1534.

- Stearns S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, London Vol. XII: 249.
- Tinari M., Lynch G., Mc Cormick M. y Simonetti L. 2010. Determinación de la edad en el ovino: práctica de boqueo. Universidad Nacional de Lomas Zamora, Buenos Aires, Argentina. Agropecuaria: 6-16.
- 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.
- Üzümlü N. 2009. A skeletochronological study of age, growth and longevity in a population of the Caucasian Salamander, *Mertensiella caucasica* (Waga 1876) (Caudata: Salamandridae) from Turkey. North-Western Journal of Zoology. 5 (1):74-84.
- Valdecantos S., Lobo F. y Martínez V. 2007. Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). Cuad. Herpetológica. 21 (1): 31-44.
- Van Devender T. W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard *Basiliscus basiliscus*. Ecology. 59:1031-1038.
- Von Bertalanffy, L. 1951. Metabolic types and growth types. American Naturalist. 85: 111-117.
- Zamora A. J. G., Zúñiga V. J. J. y Ortega L. A. M. 2012. Ecología del crecimiento de una lagartija del género *Xenosaurus* Peters 1861 (Squamata: Xenosauridae) en la Reserva de la Biosfera, Sierra Gorda, Querétaro, México. Revista Chilena de Historia Natural 85(3): 321-333.
- Zamudio R. K. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*). Journal Herpetology: 52, 6.
- Zug G. R. 1991. Age determination in turtles. Herpetológica. 6: 78-95.
- Zug G. R. y Rand A. S. 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: Testing skeletochronology in a tropical lizard. Amphibia-Reptilia. 8: 237-250.