

## La óptima térmica para la incubación de los huevos de la "iguana colorada" (*Tupinambis rufescens*: Sauria, Teiidae)

Manuel G. QUINTANA

Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Av. A. Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. E-mail: quintana@mail.retina.ar.

**Abstract:** The thermal optimum for the incubation of "red teyu" eggs (*Tupinambis rufescens*: Sauria, Teiidae). *Tupinambis rufescens* (Gunther, 1871), is a large lizard from semiarid regions in Bolivia, Paraguay and Argentina. The species lays non-cleidoic eggs with a parchment-like shell permeable to gases and also to liquid water. Mass and volume of these eggs increase during embryonic development, as a function of the gaseous interchange rate and a very dynamic in-out water balance. The effect of temperature on this balance prevails in importance upon the variation in metabolic rate. Temperature and water availability were critical factors in egg incubation, determining clutch success and offspring size. This work tries to assess the optimal temperature and the higher limit for the thermal tolerance of the developing embryos of *T. rufescens*, while maintaining fixed the water potential in the substrate. The efficiency of the incubation process was examined at different temperatures and by means of direct interpretation parameters, as are offspring size and the utilization of energetic reserves within the egg.

**Key words:** lizards, non-cleidoic eggs, incubation, egg weight, offspring size, reproductive success.

El huevo de *Tupinambis rufescens* es de tipo no-cleidoico, como es norma entre los escamados con la única excepción de ciertos lagartos gekónidos (Bustard, 1968; Werner, 1972). Este huevo no contiene la totalidad del agua necesaria para sostener el desarrollo del embrión hasta la eclosión, y por eso la cáscara debe ser particularmente permeable, no sólo a los gases -que esto también se verifica en el huevo cleidoico de aves, cocodrilos y tortugas terrestres- sino también al agua en estado líquido (Tracy *et al.*, 1978; Packard *et al.*, 1977, 1981; Tracy, 1980; Thompson 1986; Packard & Packard, 1988a; Packard & Phillips, 1994). La masa y el volumen de los huevos no-cleidoicos se incrementan en función de una determinada tasa de intercambio gaseoso y de un balance hídrico entre el interior y el exterior que puede manifestarse muy dinámico a lo largo del desarrollo embrionario (Muth, 1980a; Andrews & Sexton, 1981; Gutzke & Packard, 1987a, b; Packard & Packard, 1988a; Packard & Phillips, 1994).

La temperatura juega un papel preponderante en el desarrollo embrionario de los Squamata, y se ha señalado que su efecto sobre el balance hídrico en el huevo prevalece sobre aquel -más directo- por incremento de la tasa metabólica (Packard *et al.*, 1980; Packard & Packard, 1988b). En todo caso, temperatura y disponibilidad de agua en el lecho de incubación son siem-

pre factores críticos en la incubación de los huevos de serpientes y lagartos (Gordon, 1960; Fitch & Fitch, 1967; Muth, 1980b; Packard *et al.*, 1980; Choo & Chou, 1987; Packard & Phillips, 1994), y determinan su éxito y la corpulencia de los neonatos. Y esta última condición es importante porque la sobrevida de los lagartos jóvenes guarda relación con su tamaño al nacer (Smith & Fretwell, 1974; Brockelman, 1975; Ferguson, 1982; Ferguson *et al.*, 1982; Ferguson & Fox, 1984; Packard *et al.*, 1987; Sinervo, 1994). Típicamente, los huevos de lagartos de ambientes tropicales húmedos tienen requerimientos muy estrictos en términos de temperatura y humedad, exhibiendo baja tolerancia ante variaciones en los valores óptimos. Por ejemplo, el desarrollo embrionario en los huevos de *Iguana iguana* requiere de un potencial hídrico en el substrato entre -300 y -400 kPa y que la temperatura no varíe en más de 2 grados con respecto a la óptima de 30 °C (Licht & Moberly, 1965; Rand, 1972). En cambio, en otro iguánido pero de los desiertos cálidos de Norteamérica (*Dipsosaurus dorsalis*) el desarrollo embrionario puede completarse aún con valores muy bajos de potencial hídrico (hasta -1000 kPa) y el rango térmico apropiado se extiende entre los 28 y los 40 °C, considerando temperatura constante a lo largo de toda la incubación artificial

(Muth, 1980a, 1981). No se trata de una excepción: los lagartos de ambientes inestables -con temperaturas extremas y frecuente déficit hídrico- son en general más tolerantes ante las variaciones en estos parámetros.

La incubación de las posturas de *T. rufescens* ha sido objeto de ensayo (Menéndez & Quintana, 1997; Quintana, 2000), definiéndose las condiciones de temperatura y contenido hídrico del substrato a través de experiencias específicas y con base en la toma de datos en nidos silvestres. Ambos parámetros fueron estudiados en forma independiente -variando uno mientras el otro permanece constante- para ulteriormente combinarlos a lo largo del período de incubación. Se presentan aquí los resultados obtenidos con diferentes temperaturas cuando el potencial hídrico permaneció constante en un valor conveniente (-350 kPa). Se procura conocer el rango térmico en que el desarrollo embrionario puede tener efecto, y las consecuencias de incubar a temperaturas altas.

Pichones relativamente grandes tienen mejores expectativas de sobrevivida, y su tamaño al nacer depende del peso inicial de los huevos (Quintana, 2000), el que sería afectado por la numerosidad de la postura o el tamaño de la hembra que la realiza (Quintana, 1996). Pero el tamaño de los neonatos también está sujeto a las condiciones imperantes durante su incubación, en términos de disponibilidad de agua y ambiente térmico (Quintana, 2000).

El tiempo que demanda la incubación se refleja también en la tasa de reclutamiento, porque una incubación abreviada implica que la etapa de crecimiento y engorde de los juveniles antes de su hibernación es más extensa; así mejoran las chances de sobrevivir al primer invierno, siempre crítico para estos animales. En principio -y con un criterio productivo- aquella temperatura que permite obtener los pichones en menos tiempo ha de ser la de elección. No sólo por el menor costo de operación de la incubadora: también porque los juveniles pueden alcanzar mayor corpulencia antes del primer invierno. Pero no debe perderse de vista que el desarrollo sea normal, optimizando la utilización del vitelo disponible para el embrión.

En la experiencia que se describe en este trabajo el objetivo fue establecer el límite superior del rango térmico que toleran -bajo determinadas condiciones experimentales- los embriones en desarrollo de *T. rufescens*, y evaluar la eficiencia del proceso de incubación a diferentes temperaturas a través de parámetros de interpretación muy directa, como el tamaño de las crías o el aprovechamiento de las reservas energéticas disponibles en el interior del huevo.

## MATERIAL Y METODOS

Para estas experiencias se utilizaron 4 posturas efectuadas en cautividad por hembras de *T. rufescens* que se capturaron con avanzada gravidez (diciembre de 1988) cerca de las localidades de La Candelaria y Santa Isabel, en el sur de la provincia de Salta. Las puestas se produjeron espontáneamente -y bajo condiciones controladas- en el término de una semana desde el arribo de los animales al laboratorio. Los huevos componentes de cada postura (en un total de 104) fueron repartidos aleatoriamente entre 6 grupos experimentales, aunque no en igual número, porque se dió preponderancia a los grupos que se incubaron a temperaturas más cercanas a la pre-establecida como normal a partir de registros térmicos en nidos naturales y experiencias de incubación.

Cada huevo fue rotulado con lápiz definiéndose una parte superior al tiempo de registrarse su peso inicial.

El procedimiento para la incubación en un lecho de vermiculita fue descrito en un trabajo anterior (véase Quintana, 2000), habiéndose regulado el contenido en agua del substrato para mantener un valor de potencial-agua conveniente de -350 kPa. Los huevos componentes de cada grupo experimental fueron dispuestos en una caja-nido provista con un dispositivo de resistencia y termostato inmerso en un baño de agua hermético. A través del termostato y un termómetro electrónico digital (a la décima de grado), la temperatura dentro de cada caja-nido fue regulada en los valores experimentales: 29, 32, 34, 36, 38 y 40 °C ( $\pm 1$  °C). Un termómetro de mercurio instalado en cada caja (el bulbo inmerso en el lecho de vermiculita) permitió controlar de un modo permanente que la temperatura oscilara dentro del rango establecido. Los huevos fueron ubicados inmersos en el lecho de vermiculita, con el rótulo hacia arriba y expuesto.

La viabilidad de los huevos se evaluó a través de un ovoscopio o transiluminador provisto de fibra óptica para no sobrecalentar el material en el curso de observaciones frecuentes.

La identificación de los neonatos con sus anexos embrionarios se efectuó del modo referido (Quintana, 2000). El peso de huevos y neonatos fue registrado con una balanza de sensibilidad 0,1 g. El vitelo residual de cada huevo fue conservado en solución de formol 10 %. Luego fue secado en estufa a 65 °C hasta peso constante, registrándose este valor con balanza digital de sensibilidad 0,0001 g.

Se practicó estadística univariada y los resultados obtenidos fueron analizados gráfica-

mente y a través del Análisis de la Varianza y un test no-paramétrico (U-test de Mann-Whitney).

## RESULTADOS

### Viabilidad y promedio del peso en las posturas utilizadas

Nidada # 1:

28 huevos, 27 viables; peso medio = 17,9 g

Nidada # 2:

22 huevos, 21 viables; peso medio = 17,0 g

Nidada # 3:

27 huevos viables; peso medio = 17,6 g

Nidada # 4:

27 huevos viables; peso medio = 18,2 g

Peso medio inicial (n=104) = 17,7 g

Distribuidos aleatoriamente entre los 6 grupos experimentales según Temperatura, el peso promedio de los huevos en cada uno resultó: 29 °C: 17,9 g (n=23); 32 °C: 17,7 g (n=23); 34 °C: 17,6 g (n=21); 36 °C: 17,6 g (n=16); 38 °C: 17,6 g (n=15); 40 °C: 17,7 g (n=6)

Se practicó ANOVA de un factor para peso inicial de los huevos incluidos en los 6 grupos, resultando:  $F = 0,905 < F_{05} (5,98)$ . Es decir, que no existen diferencias significativas entre los 6 grupos respecto al peso inicial. Esta es una conclusión importante para la validación de los resultados obtenidos, en vista que en un trabajo previo (Quintana, 2000) quedó demostrado que en *T. rufescens* el éxito de la incubación no es independiente del peso de los huevos al momento de la puesta.

En las figuras 1 a 3 se representa el intervalo de confianza del 95 % para la media del período de incubación, peso del neonato y masa del vitelo residual respectivamente. La figura 4 expresa los valores observados para índice de eficiencia y la figura 5 la mortalidad durante la incubación.

En la Tabla 1 se presentan los resultados de la incubación en los grupos experimentales según temperatura.

### Ecuaciones de las curvas de mejor ajuste

La variable independiente es siempre la temperatura de incubación, en grados centígrados.

$$y = a + b/x + c/x^2 \text{ (Fig. 1)}$$

y (variable dependiente): Período en incubación (días)

$$a = 619,0966; b = -40555,202; c = 726681,338; r^2 = 0,985; r^2_{(corr)} = 0,970$$

$$y = a \cdot x^{b \cdot x} \text{ (Fig. 2)}$$

y: Peso del neonato (gramos)

$$a = 48,385; b = -0,0100; r^2 = 0,928; r^2_{(corr)} = 0,905$$

$$y = 1 / a (x + b)^{2+c} \text{ (Fig. 3)}$$

y: Vitelo residual (peso seco, miligramos)

$$a = 0,001; b = -38,222; c = 0,003; r^2 = 0,991; r^2_{(corr)} = 0,982$$

$$y = a + b \cdot x + c \cdot x^2 \text{ (Fig. 4)}$$

y: Índice de Eficiencia (peso del neonato / peso seco del vitelo residual x 100)

$$a = 19521,976; b = -1023,235; c = 13,437; r^2 = 0,997; r^2_{(corr)} = 0,994$$

$$y = a + b \cdot x + c \cdot x^2 \text{ (Fig. 5)}$$

y: mortalidad (muertos/total)

$$a = 11,627; b = -0,747; c = 0,012; r^2 = 0,944; r^2_{(corr)} = 0,907$$

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Al examinar los resultados del test de Mann-Whitney (Tabla 2) para comparar los grupos experimentales contiguos en términos de período de incubación, peso del neonato, vitelo residual e índice de eficiencia llama la atención que para cada una de estas variables, las diferencias entre grupos contiguos y de menor a mayor temperatura guardan la misma relación, con una única excepción: peso del neonato, 29 °C vs 32 °C.

De este modo, en cada variable la diferencia entre el grupo de 29 °C y el de 32 °C es significativa al 0,1 %, así como la que existe entre el grupo de 32 °C y el de 34 °C; la diferencia entre los grupos de 34 °C y 36 °C es significativa al 5 %, y no existe diferencia significativa entre los grupos de 36 °C y 38 °C.

El rango en la significación de las diferencias en las comparaciones para cada variable es consistente con la hipótesis original, en el sentido que la temperatura óptima se encuentra hacia el extremo inferior del espectro térmico estudiado. Es razonable que a temperaturas cercanas a la óptima las variaciones determinen cambios importantes en la adecuación, en tanto que si la temperatura excede ampliamente el valor óptimo las variaciones moderadas no modifiquen sensiblemente la situación.

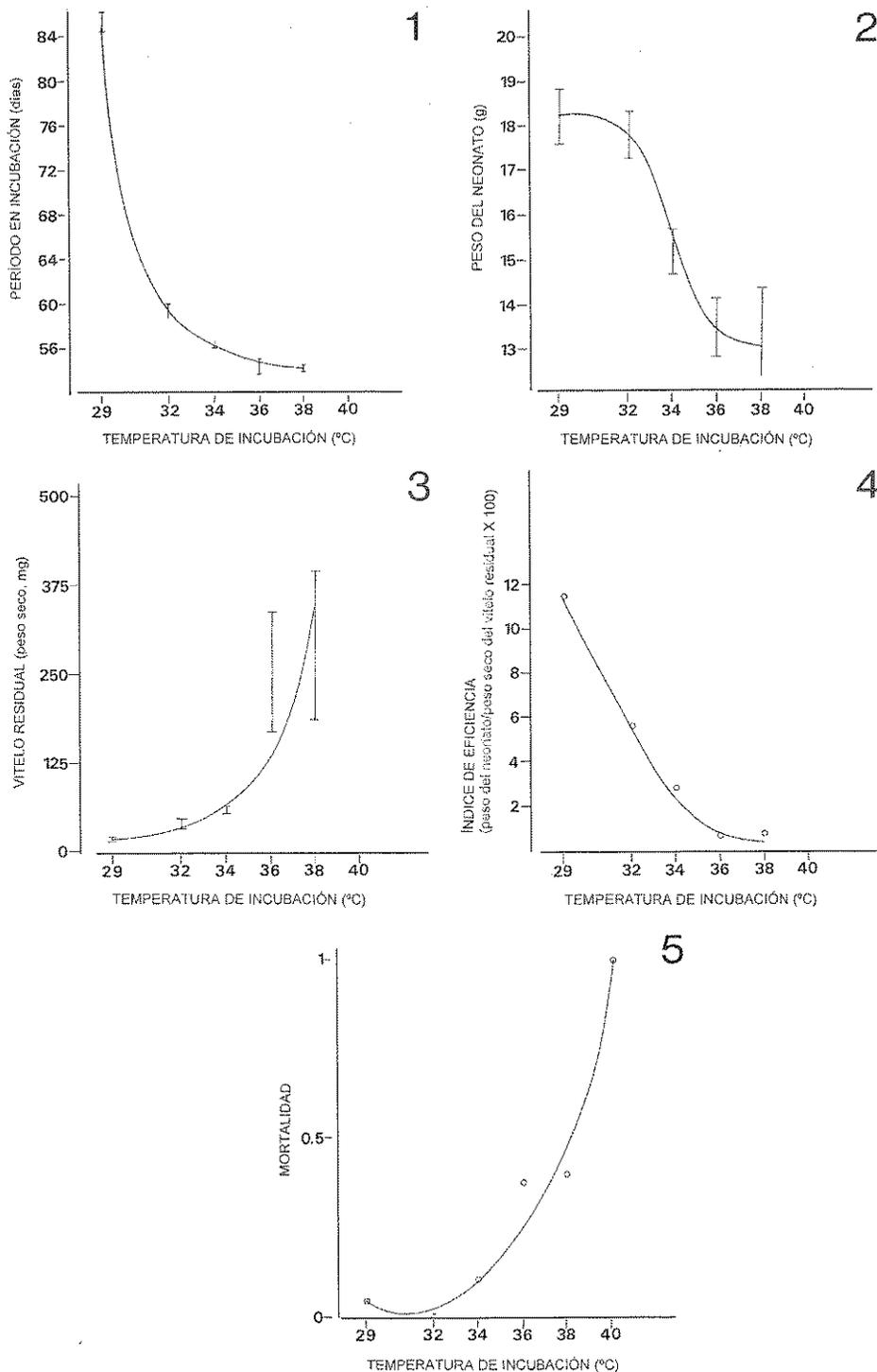
La excepción que se verificó para peso del neonato entre 29 °C y 32 °C puede explicarse asumiendo que ambas temperaturas están en el rango de la óptima, y que el peso del neonato - una variable de gran significado adaptativo en estos lagartos - podría estar sujeto a una presión selectiva particular que confiera algún margen de independencia con respecto a la temperatura promedio y para el desarrollo de un neonato "óptimo". No puede atribuirse a la menor precisión con que fueron pesados los neonatos (0,1 g) ya

Tabla 1. Resultados de la incubación en los grupos experimentales según temperatura

	Periodo en incubación (días)	Peso del neonato (g)	Vitelo residual (peso seco, g)	Razón peso neonato / vitelo residual
<b>29 °C</b>				
media	85,273	18,214	0,0173	1139,909
varianza	3,922	1,889	$2,261 \cdot 10^{-5}$	-
int. conf. 95%	0,878	0,609	$2,109 \cdot 10^{-3}$	-
máx	89	20,1	0,028	1900
mín	83	15,4	0,010	579
$n_i=23$ (fértiles: 23), 22 eclosiones (éxito: 95,7 %)				
<b>32 °C</b>				
media	59,095	17,790	0,039	557,952
varianza	3,390	1,355	$2,115 \cdot 10^{-4}$	-
int. conf. 95%	0,838	0,530	$6,619 \cdot 10^{-3}$	-
máx	62	19,7	0,067	1231
mín	57	15,5	0,016	236
$n_i=23$ (fértiles: 21), 21 eclosiones (éxito: 100,0 %)				
<b>34 °C</b>				
media	56,611	15,244	0,057	275
varianza	0,958	1,012	$8,159 \cdot 10^{-5}$	-
int. conf. 95%	0,487	0,500	$4,492 \cdot 10^{-3}$	-
máx	57	16,8	0,075	420
mín	54	12,8	0,040	171
$n_i=21$ (fértiles: 20), 18 eclosiones (éxito: 90,0 %)				
<b>36 °C</b>				
media	54,3	13,5	0,2501	60,4
varianza	0,900	0,816	0,013	-
int. conf. 95%	0,679	0,646	$8,218 \cdot 10^{-4}$	-
máx	56	15,5	0,552	95
mín	53	12,6	0,164	23
$n_i=16$ (fértiles: 16), 10 eclosiones (éxito: 62,5 %)				
<b>38 °C</b>				
media	54,111	12,856	0,286	60,889
varianza	0,111	3,845	0,018	-
int. conf. 95%	0,256	1,507	$1,031 \cdot 10^{-6}$	-
máx	55	14,8	0,575	183
mín	54	8,9	0,080	15
$n_i=15$ (fértiles: 15), 9 eclosiones (éxito: 60,0 %)				
<b>40 °C</b>				
$n_i=6$ (fértiles: 6), sin eclosiones (éxito: 0,0 %)				

que para un neonato normal esa décima de gramo representa un error inferior al 6%. Por otra parte, no hay un efecto equivalente en el peso del vitelo residual, que es el correlato lógico del peso neonatal a la eclosión (masa inicial de vitelo  $\rightarrow$  neonato + vitelo residual), y eso sugiere que el proceso es más complejo y debe involucrar otros factores.

En cuanto a los gráficos de las figuras 1-5, el diseño de la experiencia de incubación a distintas temperaturas y la propia naturaleza de los datos (heterocedacia), hacen formalmente cuestionable el trazado de una curva que vincula los valores en los diferentes grupos experimentales. Sin embargo -y con fines prácticos- esa línea facilita la interpretación de los resultados.



**Figs. 1-5.** Descripción de las diferentes variables estudiadas como función de la temperatura de incubación. Las barras verticales en las figuras 1, 2 y 3 representan intervalos de confianza del 95 % para la media en cada grupo experimental según temperatura. La ecuación para las curvas de mejor ajuste a los valores experimentales en cada gráfico, así como su justificación y el análisis de la existencia de diferencias significativas entre grupos contiguos (a través del método de Mann-Whitney) se consignan en el texto.

Tabla 2. Comparación de grupos experimentales contiguos (por temperatura) en cada regresión y a través del test de la U de Mann-Whitney (para establecer la existencia de diferencias significativas entre ellos)

<b>Regresión N° 1: Período en Incubación / Temperatura de Incubación</b>				
29 °C vs 32 °C	U1: 462	U2: 0	d: 5,666	S al 0,1 %
32 °C vs 34 °C	U1: 340,5	U2: 37,5	d: 4,610	S al 0,1 %
34 °C vs 36 °C	U1: 168	U2: 12		S al 5 %
36 °C vs 38 °C	U1: 46	U2: 44		NS al 5 %
<b>Regresión N° 2: Peso del Neonato / Temperatura de Incubación</b>				
29 °C vs 32 °C	U1: 288,5	U2: 173,5	d: 1,398	NS al 5 %
32 °C vs 34 °C	U1: 361	U2: 17	d: 4,848	S al 0,1 %
34 °C vs 36 °C	U1: 157,5	U2: 22,5		S al 5 %
36 °C vs 38 °C	U1: 51	U2: 39		NS al 5 %
<b>Regresión N° 3: Vitelo residual / Temperatura de Incubación</b>				
29 °C vs 32 °C	U1: 39,5	U2: 422,5	d: 4,659	S al 0,1 %
32 °C vs 34 °C	U1: 53	U2: 325	d: 3,835	S al 0,1 %
34 °C vs 36 °C	U1: 0	U2: 180		S al 5 %
36 °C vs 38 °C	U1: 26,5	U2: 63,5		NS al 5 %
<b>Regresión N° 4: Índice de Eficiencia / Temperatura de Incubación</b>				
29 °C vs 32 °C	U1: 418	U2: 44	d: 4,543	S al 0,1 %
32 °C vs 34 °C	U1: 337	U2: 41	d: 4,169	S al 0,1 %
34 °C vs 36 °C	U1: 180	U2: 0		S al 5 %
36 °C vs 38 °C	U1: 62	U2: 28		NS al 5 %

Por sus características, la mortalidad no fue incluida entre las variables examinadas a través del test de la U. Con respecto a ella, pueden reconocerse para los grupos experimentales de este ensayo tres situaciones diferentes. La mortalidad es muy baja para 29 °C (0,04), 32 °C (0) y 34 °C (0,1). Es intermedia a 36 °C (0,625) y 38 °C (0,6) y absoluta en los 6 huevos incubados a 40 °C.

El examen del contenido de los huevos cuyo desarrollo se interrumpió espontáneamente en el curso de esta experiencia reveló algunas diferencias relacionadas con la temperatura de incubación. Los huevos sometidos a 40 °C abortaron durante la primera semana y en ellos la consistencia del vitelo mostró evidencias de sobrecalentamiento. En aquellos incubados a 38 y 36 °C el desarrollo se interrumpió mayoritariamente en una etapa temprana (3ª y 4ª semana), y los embriones exhibieron rasgos característicos: atrofia de uno de los ojos, marcado prognatismo inferior, distrofias vertebrales, cola "en rulo", etc. En los casos de desarrollo interrumpido en huevos incubados a temperaturas inferiores (34, 32, 29 °C), no se advirtieron anomalías conspicuas, pero es notorio que los embriones de huevos incubados a 34 y 32 °C alcanzaron mayor desarrollo relativo siendo de menor tamaño y peso. No fue posible reconocer ex-

ternamente las razones por las que el proceso se interrumpiera.

**Conclusiones generales:** atendiendo a los resultados de la incubación en este rango térmico (con temperatura constante durante todo el período) es evidente que mejores resultados cabe esperar con los menores valores de temperatura ensayados.

Si en un esquema productivo es recomendable que el período en incubación artificial sea el más breve (Fig. 1), uno debe optar por incubar a 32 °C, atendiendo a que formalmente no hay diferencias significativas en el peso del neonato con respecto a la incubación a una temperatura inferior (Fig. 2) y a que la mortalidad observada a 32 °C es la mínima (Fig. 5). Sin embargo, de los resultados estudiados en los gráficos 3 y 4 surge como recomendable utilizar una temperatura inferior (aún cuando la variable "índice de eficiencia" está definida como una razón entre otras dos analizadas -masas del neonato y del vitelo residual en cada huevo-, y por ende no es independiente de ellas). Si con un propósito práctico se juzga necesario reducir el período medio en incubación de 85 días que se obtuvo a 29 °C (y que es de 59 días incubando a 32 °C, vale decir un 30 % menor) puede justificarse diseñar una nueva experiencia de incubación a temperatura

constante, ensayando el rango entre 29 y 32 °C. También tiene sentido una temperatura variable en el transcurso de la incubación, de acuerdo con los procesos metabólicos en diferentes etapas de la misma (Tracy *et al.*, 1978; Packard *et al.*, 1980; Packard & Packard, 1988b).

En todo caso, atendiendo a la fecha de eclosión a campo en el Chaco seco (el lapso desde el nacimiento y hasta la primera hibernación debe propiciar crecimiento y acopio de reservas energéticas por parte de los recién nacidos) y a la copulencia de los juveniles, los resultados de la incubación a 29 °C (constante) parecen reflejar bien lo que ocurre en la naturaleza. El empleo de esta temperatura -con la humedad del substrato señalada- ha dado buenos resultados en las experiencias propias de incubación artificial (Quintana, 2000).

#### BIBLIOGRAFIA

- Andrews, R.M. & O.J. Sexton. 1981. Water relations of the eggs of *Anolis aeneus* and *Anolis limifrons*. *Ecology* 62: 556-562.
- Brockelman, W.Y. 1975. Competition, the fitness of springs, and optimal clutch size. *Am. Natur.* 109: 677-699.
- Bustard, H.R. 1968. The egg-shell of gekkonid lizards: a taxonomic adjunct. *Copeia* 1968: 162-164.
- Choo, B.L. & L.M. Chou. 1987. Effect of temperature on the incubation period and hatchability of *Trionyx sinensis* Wiegmann eggs. *J. Herpetol.* 21 (3): 230-232.
- Ferguson, G.W. 1982. Selective basis for the evolution of variable egg and hatchling size in some Iguanid lizards. *Herpetologica* 38 (1): 178-188.
- Ferguson, G.W. & S.F. Fox. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution* 38: 342-349.
- Ferguson, G.W., K.L. Brown & V.G. DeMarco. 1982. Selective basis for the evolution of variable egg and hatchling size in some iguanid lizards. *Herpetologica* 38: 178-188.
- Fitch, H.S. & A.V. Fitch. 1967. Preliminary experiments on physical tolerances of the eggs of lizards and snakes. *Ecology* 48: 160-165.
- Gordon, R.E. 1960. The influence of moisture on variation in the eggs and hatchlings of *Anolis c. carolinensis* Voigt. *Chicago Acad. Sci. Nat. Hist. Misc.* N° 173.
- Gutzke, W.H.N. & G.C. Packard. 1987a. Influence of the hydric and thermal environment on eggs and hatchlings of bull snakes *Pituophis melanoleucus*. *Physiol. Zool.* 60: 9-17.
- 1987b. The influence of temperature on eggs and hatchlings of Blanding's turtles, *Emydoidea blandingii*. *J. Herpetol.* 21 (2): 161-163.
- Licht, P. & W.R. Moberly. 1965. Thermal requirements of embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. *Copeia* 1965: 515-517.
- Menéndez, A.I. & M.G. Quintana. 1997. Efecto de la humedad del substrato sobre el éxito en la incubación de los huevos de la "iguana colorada" (*Tupinambis rufescens*). 3er Congr. Arg. Herpetología, Corrientes, Argentina (13-16/10/1997). Resúmenes, pág. 62.
- Muth, A. 1980a. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. *Ecology* 61 (6): 1335-1343.
- 1980b. Incubation periods of saurian eggs and experimental protocol: comment and admonition. Unpublished manuscript notes by the author, 8 pp.
- 1981. Water relations of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs. *Physiol. Zool.* 54 (4): 441-451.
- Packard, G.C. & M.J. Packard. 1988a. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. En: Gans, C. (Ed.), *Biology of the Reptilia*. Alan R. Liss, New York, vol. 16-B, pp. 525-605.
- 1988b. Water relations of embryonic snapping turtles (*Chelydra serpentina*) exposed to wet or dry environments at different times in incubation. *Physiol. Zool.* 61 (2): 95-106.
- Packard, G.C., M.J. Packard & T.J. Boardman. 1980. Water balance of the eggs of a desert lizard (*Callisaurus draconoides*). *Canad. J. Zool.* 58 (11): 2051-2058.
- Packard, G.C., M.J. Packard, T. Boardman & M.D. Ashen. 1981. Possible adaptive value of water exchanges in flexible-shelled eggs of turtles. *Science* 213: 471-473.
- Packard, G.C., M.J. Packard, K. Miller & T. Boardman. 1987. Influence of moisture, temperature, and substrate on snapping turtle eggs and embryos. *Ecology* 68 (4): 983-993.
- Packard, G.C. & J.A. Phillips. 1994. The importance of the physical environment for the incubation of reptilian eggs. En: J.B. Murphy, K. Adler & J.T. Collins (Eds.), *Captive management and conservation of Amphibians and Reptiles*. Soc. for the Study of Amph. and Reptiles, Ithaca, New York, pp. 195-208.
- Packard, G.C., C.R. Tracy & J.J. Roth. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 52: 71-105.
- Quintana, M.G. 1996. Valores reproductivos de la "iguana colorada" en la Argentina (*Tupinambis rufescens*, Sauria, Teiidae). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Extra - Nueva Serie*, N° 132: 1-9.
- 2000. Incubación de la puesta de la "iguana colorada" (*Tupinambis rufescens*, Sauria, Teiidae): evolución y consecuencias del peso inicial de los huevos. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., n.s.* 2 (2): 161-169.
- Rand, A.S. 1972. The temperatures of *Iguana* nests and their relation to incubation optima and to nesting sites and season. *Herpetologica* 28 (3): 252-253.
- Sinervo, B. 1994. Manipulation of clutch and offspring size in lizards: mechanistic, evolutionary and conservation considerations. En: J.B. Murphy, K. Adler & J.T. Collins (Eds.), *Captive management and conservation of Amphibians and Reptiles*. Soc. for the Study of Amph. and Reptiles, Ithaca, New York, pp. 183-193.

- Smith, C.C. & S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- Thompson, M.B. 1986. Water exchange in reptilian eggs. *Physiol. Zool.* 60: 1-8.
- Tracy, C.R. 1980. Water relations of parchment-shelled lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs. *Copeia* 1980: 478-482.
- Tracy, C.R., G.C. Packard & M.J. Packard. 1978. Water relations of chelonian eggs. *Physiol. Zool.* 51: 378-386.
- Werner, Y.L. 1972. Observations on eggs of eublepharid lizards, with comments on the evolution of the Gekkonoidea. *Zool. Meded. (Leiden)* 47: 211-224.

Recibido: 11-IX-2000

Aceptado: 20-IV-2001