

Incubación de la puesta de la "iguana colorada" (*Tupinambis rufescens*, Sauria, Teiidae): evolución y consecuencias del peso inicial de los huevos

Manuel G. QUINTANA

Museo Argentino de Ciencias Naturales, Av. Angel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. E-mail: mquint@muanbe.gov.ar.

Abstract: Incubation of the clutch of the "red teyu" (*Tupinambis rufescens*, Sauria, Teiidae): evolution and effects of initial egg weight. This paper is the third of a series on the biology of *T. rufescens* (Gunther, 1871), a lizard from semiarid regions in Bolivia, Paraguay and Argentina. Its populations are exposed to severe hunting pressure due to the exportation of tanned leather. The evolution of non-cleidoic egg weight under artificial incubation is studied, as well as the relationships of initial egg weight *versus* maximum egg weight, weight at eclosion, and neonate weight. Under these experimental conditions, the incubation period was 85 days (average), and the egg mass increased about 85% (average), because of water incorporation from the environment. Factors affecting the success in artificial incubation were examined. Incubated under equal conditions, bigger eggs produce robust hatchlings, with better survival chances in captivity than smaller hatchlings, originated in smaller eggs. Potential effects of unstable seasonal pluviosity -typical of the dry *Chaco*- upon the population dynamics of *T. rufescens* were examined.

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

El modo de reproducción que predomina entre los reptiles es la oviparidad, aunque en varios grupos hay una tendencia más o menos desarrollada hacia la ovoviviparidad e incluso se han señalado casos de viviparidad estricta (Packard *et al.*, 1977; Shine, 1985). En los distintos grupos de reptiles ovíparos se reconocen, por su ecofisiología, dos tipos básicos de huevo. El huevo cleidoico, de cáscara rígida (como el de las aves), contiene en su interior toda el agua que el embrión necesita para su normal desarrollo; sólo intercambia con el medio gases respiratorios y una mínima cantidad de vapor de agua. Es característico de los crocodilios y las tortugas terrestres y -como excepción- se conoce también en dos subfamilias de lagartos gekónidos. El huevo no-cleidoico o de cáscara flexible está generalizado entre los lepidosaurios (rincocéfalos, lagartos y serpientes) y en las tortugas acuáticas (Packard & Packard, 1988). En este tipo de huevo se verifica -además del intercambio gaseoso típico- flujo de agua líquida desde el ambiente hacia el huevo, y de vapor de agua en ambos sentidos (Tracy *et al.*, 1978; Tracy, 1980; Thompson, 1986; Packard & Phillips, 1994). Se establece de este modo un equilibrio dinámico entre huevo y ambiente que determina las condiciones en que

se desarrolla el embrión, y cuya consecuencia visible es una variación más o menos significativa en la masa del huevo, en su tamaño y en su forma, durante la incubación.

En los cocodrilos y en las tortugas terrestres, el albúmen del huevo es el reservorio fundamental del agua que requiere el desarrollo del embrión, y su virtual ausencia en el huevo de lagartos y serpientes sugiere que el agua contenida en el vitelo sea insuficiente para sustentar un desarrollo normal. En efecto, en algunos lepidosaurios la masa del huevo debe duplicarse o triplicarse con respecto a la inicial, y la puesta en sitios con agua es crítica porque incrementos menores conllevan una alta mortalidad embrionaria (Andrews & Sexton, 1981; Packard & Packard, 1988; Tracy, 1980). En otras especies los huevos de cáscara flexible también pueden absorber grandes cantidades de agua desde el ambiente, pero esa toma de agua no es esencial para la supervivencia de los embriones. En algún caso puede haber inclusive una ligera pérdida (neta) de agua en el curso de la incubación sin merma en el éxito de la misma, pero en desmedro de la corpulencia y las reservas nutricias (cuerpos grasos) de que dispondrán los neonatos (Gutzke & Packard, 1987; Packard & Packard,

1988; Tracy & Snell, 1985). A temperatura constante, la tasa metabólica guarda relación con la cantidad de agua que el huevo ha captado (Packard & Phillips, 1994), y afecta el aprovechamiento del vitelo por parte del embrión (Packard *et al.*, 1981, 1987, 1988).

En las regiones semi-áridas la disponibilidad estacional de agua en el medio juega un papel muy evidente en el éxito de la incubación e incluso en la sobrevivencia de los juveniles. Es el caso de la "iguana colorada" *Tupinambis rufescens*, un gran lagarto habitante del Chaco seco que pone huevos no-cleidoicos. El régimen hídrico en esa región determina que el agua sea muy escasa en el invierno (hibernación) y en el período que sigue, desde que los adultos salen de su hibernáculos subterráneos y hasta que tiene efecto la puesta de los huevos, período que incluye el apareamiento y la formación de los huevos fértiles (Quintana, 1991). Como en otras especies de grandes lagartos, en las de *Tupinambis* -y tanto en el trópico como en la zona templada- el esfuerzo reproductivo anual está concentrado en una única postura numerosa, y el tiempo de incubación es muy prolongado (Hall, 1978; Fitzgerald *et al.*, 1991, 1996; Yanosky & Marcolli, 1991; Quintana, 1996; Birchard & Marcellini, 1996). Por imposiciones energéticas que se relacionan con la optimización del tamaño del huevo, el juvenil y la nidada (Smith & Fretwell, 1974; Congdon & Gibbons, 1987; Cuellar, 1984; Ferguson *et al.*, 1982; Parker & Begon, 1986; Sinervo & Licht, 1991; Sinervo, 1994; Ford & Seigel, 1989), la hembra sólo provee en cada huevo una parte del agua que el embrión requiere para su desarrollo normal. Que el embrión obtenga la cantidad de agua faltante durante el período de incubación dependerá entonces de que haya agua disponible en el lecho del nido. Para *T. rufescens*, tal disponibilidad depende de la periodicidad y copiosidad de las lluvias durante 3 meses críticos: noviembre, diciembre y enero.

Para conocer esta etapa crítica en la reproducción -que se debe tener en cuenta al estudiar la dinámica poblacional de *T. rufescens* en el Chaco seco- se han tomado datos de temperatura y humedad en nidos naturales y, a través de experiencias específicas, se estudiaron los efectos de la temperatura (Quintana, ms.) y del contenido de agua (o potencial hídrico) en el lecho de incubación (Menéndez & Quintana, 1997). Así se estimaron valores "óptimos" para ambos parámetros (de manera independiente y combinados) que fueron utilizados para la incubación artificial de varias nidadas y con el objeto de interpretar lo que ocurre en los nidos naturales. Asumiendo que la absorción de agua por el hue-

vo no es homogénea durante la extensa incubación, las observaciones primarias son los cambios en el peso individual de los huevos y la variación en el tiempo que se requiere para la eclosión en las nidadas bajo estudio. Con ellas se relacionan otras como la viabilidad, la proporción de eclosiones, la mortalidad embrionaria, la talla y el peso de los juveniles al momento de eclosionar, que se vinculan asimismo con su sobrevivencia hasta que se inicia la primera hibernación (registrada entre 60 y 70 días desde el nacimiento). Como referencia y para evaluar el método utilizado, se han estudiado nidadas cuya incubación se cumplió en su mayor parte a campo y de forma natural.

MATERIAL Y METODOS

Se dispuso de 8 posturas efectuadas en cautiverio (entre el 8 y el 22 de diciembre de 1988) por hembras grávidas de *T. rufescens* capturadas poco antes en el Departamento de La Candelaria, en el sur de la provincia de Salta, Argentina. El número de huevos que comprendían fue: 26, 28, 24, 24, 24, 28, 23 y 18 (ordenadas según fecha de puesta).

Del total de 195 huevos, 164 fueron incubados artificialmente, destinándose los 31 restantes (tomados al azar) a otras experiencias. Las condiciones de la incubación fueron establecidas a partir de registros a campo y experiencias previas (Menéndez & Quintana, 1997; Quintana, ms.) y se describen seguidamente.

Como referencia se dispuso de nidadas recogidas en el campo, tomándose como índice de incubación mayormente natural (>4/5) que los huevos eclosionaran antes de los 15 días desde su incorporación al sistema de incubación establecido (ver más adelante).

Condiciones de la incubación

Se utilizó una cámara de incubación, cuya temperatura se mantuvo constante en $29 \pm 1,5$ °C. Dentro de ella, cajas de poliestireno expandido -con tapa del mismo material- constituyeron las "cajas-nido", una por cada postura. En cada caja-nido se dispuso un lecho de incubación: una capa de 7 cm de espesor de vermiculita (grado 2) homogéneamente humedecida a razón de 0,5 litros de agua destilada por cada kilogramo de vermiculita seca a llama viva. En valores de tensión en el substrato esa humedad representa -350 kPa (en la cámara de aire de cada caja-nido la humedad relativa resultó cercana al 90%). Cada caja-nido con la vermiculita húmeda fue pesada, registrándose este valor inicial (PCi) al 0,1g.

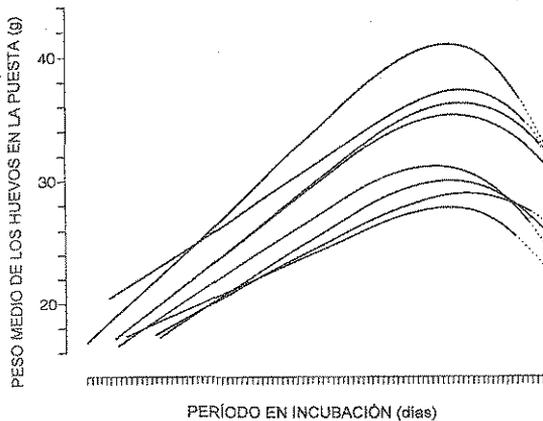


Fig. 1. Variación en el peso de los huevos durante la incubación. Cada línea representa la evolución del peso promedio de los huevos de una nidada, registrado cada 10 días. Para mejor comparación las 8 curvas se han dibujado coincidentes en la fecha de eclosión (la porción en línea de puntos corresponde al período desde el último registro de peso).

En cada lecho los huevos de una nidada fueron ubicados con su eje mayor horizontal, casi completamente enterrados en el substrato y distanciados unos 3 cm entre sí y de la pared de la caja-nido. Cada huevo fue rotulado con tinta china y se registró su peso inicial (PH_i) al 0,1g.

Rutina

Se estableció una rutina cumplida cada 10 días, contados a partir de la fecha de cada puesta.

Abierta la caja, se retiró cada huevo (reincorporando al lecho, con un pincel suave, las partículas de vermiculita adheridas), registrándose el peso individual ($PH_{2,3,etc}$). Luego, la caja con el lecho (sin los huevos) fue asimismo pesada y se registró la pérdida verificada con respecto al valor inicial ($PC_f - PC_i$). Entonces los huevos fueron reincorporados en su ubicación y posición originales (rótulo hacia arriba), y se procedió a agregar agua destilada (rociando sobre el lecho con los huevos en su caja-nido y sobre la balanza) hasta recuperar el peso inicial PC_i (para restablecer la humedad original en el substrato). Por último, la caja cerrada se devolvió a la cámara de incubación (los huevos abortivos fueron descartados al momento de pesarlos, una vez confirmada esa condición mediante el uso de un transiluminador de luz fría u ovoscopio).

Al advertirse la proximidad de la eclosión en una nidada (por pérdida de turgencia y adelgazamiento/pigmentación de la cáscara), cada hue-

vo fue aislado de los otros mediante tabiques de material plástico, para poder relacionar inequívocamente cada neonato con su huevo. Los recién nacidos fueron sucesivamente retirados de su caja y aislados (con los restos del huevo). Una vez medidos, pesados e individualizados (por corte de falanges), los pichones fueron reunidos -el mismo día de nacidos- en un alojamiento común, en donde fueron criados hasta el inicio del período de hibernación.

Referencia (incubación mayormente natural)

En marzo de 1989, ya muy avanzada la temporada de incubación, se recogieron nidadas efectuadas por hembras silvestres en la misma zona. Estas posturas fueron dispuestas de igual modo: cada huevo rotulado, cada nidada en una caja-nido con idéntico lecho, en la misma sala de incubación. Estimando un período de incubación de 80-90 días, aquellas nidadas que eclosionaron antes de cumplirse 14 días desde su incorporación a la sala de incubación -es decir, cuya incubación transcurrió mayormente (aprox. 80%) en la naturaleza- fueron consideradas "de incubación natural" a los fines comparativos. El conjunto con estas características (5 nidadas, con un total de 102 huevos) fue usado como referencia para evaluar la eficiencia de la incubación a través de los parámetros usuales (peso y longitud de los neonatos, peso seco del vitelo residual, etc.). Como es obvio, se desconoce el peso inicial de esos huevos depuestos a campo.

Verificada una alta correlación entre el peso y el tamaño de los recién nacidos (longitud total, longitud hocico-cloaca) se utilizó el peso como variable de análisis por 2 razones:

1. su registro está sujeto a menor error de medición que las medidas de longitud
2. el peso se asocia de un modo más directo con el concepto de inversión parental

Del total de los huevos incubados, en un conjunto de 56 se dispuso de información completa con respecto a peso inicial del huevo, peso final del huevo (el del día de eclosión) y peso del neonato. Con ellos se calcularon regresiones convenientes (Fig. 5).

RESULTADOS

El peso inicial (PH_i) medio de los huevos incubados ($N=164$) fue de 17,4g, algo menor que el promedio registrado en un trabajo anterior que los incluye (18,3g, $N=480$, Quintana, 1996). El peso inicial (PH_i) medio de los que eclosionaron ($N=125$) fue de 17,7g ($DS=1,66$; rango: 12,1-22,1g) y el de los abortivos ($N=39$) fue de 16,1g ($DS=1,51$; rango: 12,6-19,4g). (tanto ANOVA:

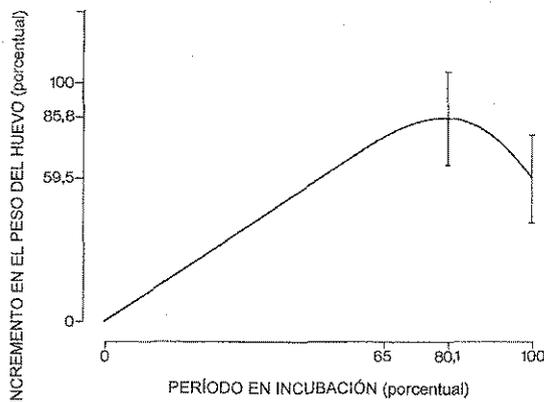


Fig. 2. Variación porcentual en el peso de los huevos (con respecto al inicial) durante la incubación. Promedio para 125 huevos de 8 nidadas. Se consignan los valores que corresponden al fin de la fase rectilínea, al momento del máximo peso y al de la eclosión. Sobre el eje vertical el rango para peso máximo y a la eclosión en toda la muestra.

$F=30,9526$, como U-test indican dif. signif. al 0,1%).

El tiempo transcurrido en incubación y hasta la primera eclosión en cada nidada varió entre 79 y 92 días (media: 85,3 días) y en ese período los huevos en cada una fueron pesados entre 7 y 9 veces. Se ilustra la evolución del peso medio en cada una de las 8 posturas durante la incubación (Fig. 1), y todos los datos fueron utilizados para construir la curva de incubación promedio de las 8 disponibles (Fig. 2).

El aumento de peso porcentual -con respecto al inicial- cuando el peso promedio en cada conjunto de huevos (nidada) alcanza su máximo (PH_M) varió en las 8 camadas entre 60,9 y 147,7% (media: 85,8%, $DS=19,82$). Este máximo peso se alcanzó entre los 11 y los 20 días previos a la eclosión, cuando hubo transcurrido -en promedio- el 80,1% del período en incubación (Fig. 2).

Al tiempo de la eclosión el peso promedio de los huevos (PH_P) en cada nidada fue entre 50,2 y 98,2% superior al peso inicial promedio (PH_I) (media: 59,5%, $DS=18,32$) (Fig. 2). Adviértase que en 6 de las nidadas se trata del peso cuasi-final, supuesto a través de la proyección de la curva verificada hasta la fecha de la eclosión (Fig. 1).

En todos los casos el incremento en peso fue notoriamente rectilíneo en el transcurso de los 50-60 días iniciales en incubación (cerca del 65% del período total), teniendo en cuenta que fue registrado al menos 6 veces en esa fase.

Del total de 164 huevos incubados, el desarrollo embrionario abortó en 33 (20%) y se completó en 131 (80%), obteniéndose 125 neonatos normales que abandonaron espontáneamente el huevo. De los restantes embriones, 2 -sin carúncula- intentaron infructuosamente rasgar la cáscara, y luego de un lapso prudencial fueron asistidos con éxito; otros 4 -en apariencia normales pero 2 de ellos sin carúncula- murieron dentro del huevo. Los 6 son considerados, a los fines de este estudio, "de incubación fallida". En el conjunto de huevos el éxito de la incubación promedió 0,76, y los valores para cada postura fueron (según fecha de puesta): 0,64 - 0,64 - 0,91 - 1,00 - 0,86 - 0,91 - 0,55 - 0,53. El éxito de la incubación en las 8 posturas no presentó correlación significativa con el tamaño de la nidada ni con el peso medio inicial de los huevos que las componen.

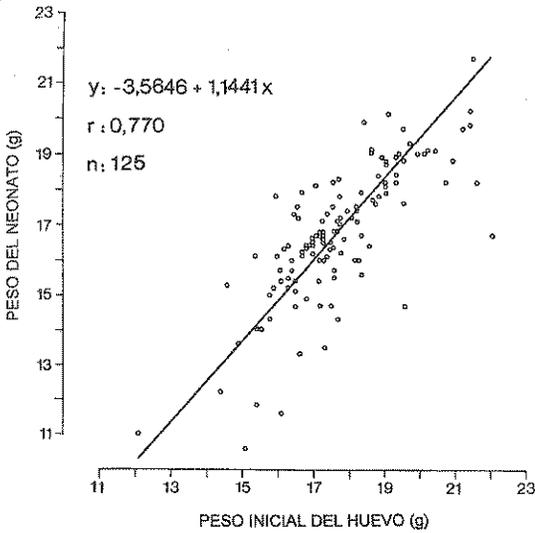
No existen diferencias en el peso de los huevos que originan lagartos de uno y otro sexo. Para el contraste de esta hipótesis se utilizó la muestra de neonatos marcados, que fueron sexados cuando su desarrollo permitió tener certeza. El peso inicial de los huevos que originaron machos ($N=57$) fue 17,9g ($DS=1,72$; rango: 14,4-21,6g). El de los que originaron hembras ($N=68$) fue de 17,7g ($DS=1,61$; rango: 12,1-22,1g). ANOVA y U-test indican que estas diferencias no son significativas (5%).

El peso medio de los neonatos cuya incubación fue íntegramente artificial es 16,738g ($n=125$, $DS=1,90$, rango: 10,6-21,7g). El de aquellos de incubación mayormente "natural", de 17,554g ($n=102$, $DS=1,58$, rango: 14,4-20,3g). La diferencia hallada en el peso medio de ambos conjuntos es de 0,816g. Representa menos del 5% del peso de los animales pero es, sin embargo, significativa según el test paramétrico (ANOVA) y el no-paramétrico (U-test de Mann-Whitney). Debe atribuirse a fallas en las condiciones de la incubación artificial con respecto a las que determinaron el desarrollo de la incubación natural en las 5 posturas recogidas en el campo poco antes de su eclosión.

El peso inicial del huevo no parece determinar su tiempo de incubación, ni dentro de una postura ni entre posturas (5%).

Se ha graficado la composición porcentual en peso del huevo al momento de la puesta y al tiempo de la eclosión, así como los cambios en forma y peso (sólo en relación con los componentes discriminables a ojo desnudo) (Fig. 6).

El cociente entre el peso promedio de los neonatos y el peso inicial promedio de los huevos resultó: 0,94 ($N=125$). La regresión del peso del neonato en función del peso inicial del huevo presenta un índice de correlación elevado ($r=0,77$),



lo que muestra que -incubados en idénticas condiciones- los huevos de mayor peso dan origen a neonatos mas corpulentos (Fig. 3).

Se utilizó el test de Chi-cuadrado para examinar si eclosión y aborto son independientes del peso inicial de los huevos que se incuban, y también para ver si entre los juveniles nacidos y criados en cautividad hasta el tiempo de su primera hibernación la mortalidad es independiente del peso al nacer. En ambos casos el resultado fue negativo (Fig. 4). En estas condiciones de incubación, los huevos con mayor peso tienen mayor probabilidad de alcanzar un desarrollo exitoso. Y para las condiciones de la cría en la clausura empleada la mortalidad entre nacimiento y primera hibernación es mayor entre los ejemplares nacidos con menor peso.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Fig. 3. Regresión del peso del neonato en función del peso que tenía el huevo del que proviene al momento de la puesta (método del eje mayor).

Tiempo de incubación

En términos generales, el tiempo de incubación observado para *T. rufescens* en las

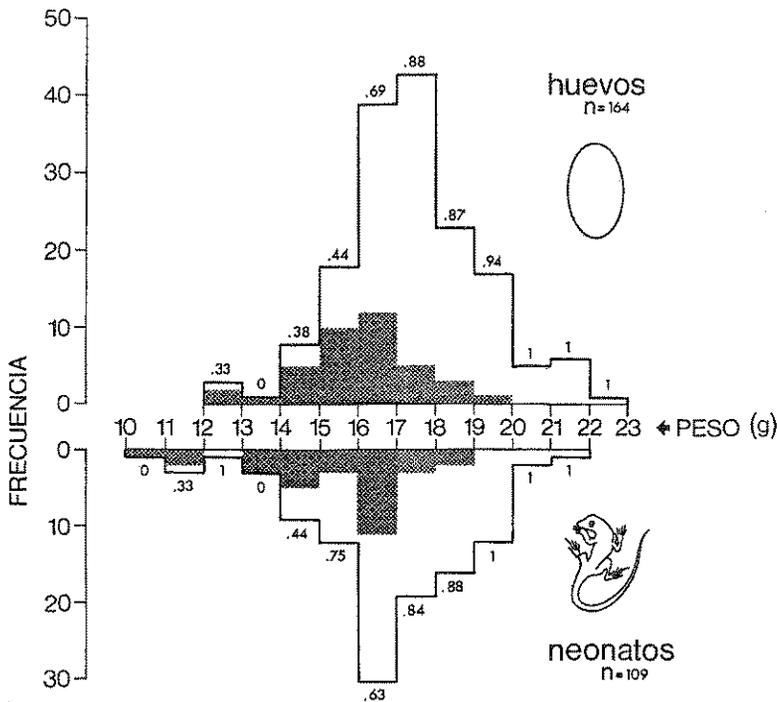


Fig. 4. Histograma superior: distribución de frecuencias según el peso inicial de los huevos incubados. El grisado representa la proporción de huevos no eclosionados, y el coeficiente sobre las barras es la razón eclosionados/incubados, en cada clase según peso inicial. Histograma inferior: distribución de frecuencias según el peso de los neonatos obtenidos y que se criaron juntos en cautividad hasta el inicio de la hibernación (son 109 de los 125 nacidos). El grisado representa la proporción de juveniles muertos hasta el 18 de mayo, y el coeficiente bajo las barras es la razón vivos/criados a esa fecha, en cada clase según el peso neonatal.

condiciones de este estudio, es razonable para lagartos de gran porte y masa cerebral que deponen huevos voluminosos, según el análisis alométrico realizado por Birchard & Marcellini (1996). Pero en contra de lo que se ha observado en la incubación de huevos no-cleidoicos de varios reptiles (huevos más grandes requieren mayor tiempo: Packard & Packard, 1988), en esta especie el peso inicial del huevo no parece afectar su tiempo de incubación, ni dentro de una postura ni entre posturas (5%).

No hay estudios específicos sobre la incubación en *T. rufescens*, pero con base en observaciones a campo, Blanco (1985) estimó 90 días, y Teixido *et al.* (1988) mencionaron 2 nidos silvestres de Salta que eclosionaron tras 90 días de incubación. Los resultados del presente trabajo confirman esos criterios. Hay más datos para *Tupinambis teguixin* (*¿T. merianae?*): se ha registrado un promedio de 154 días (Hall, 1978), 138-178 días (Köhler, 1989), 70 días (Teixido *et al.*, 1988), 60-70 días (Chani *et al.*, 1993). Donadio & Gallardo (1984) estiman la incubación natural en 45-60 días y Fitzgerald *et al.* (1991) señalan para las especies argentinas 45 a 75 días, con nacimientos desde fines de diciembre hasta marzo.

Estos datos no son comparables por la diversidad de métodos. Inicialmente, el gran parecido entre las dos especies en morfología, fisiología y comportamiento nos hizo descreer que hubiera diferencias importantes en la ecofisiología del huevo. Sin embargo, datos aislados propios (2 nidadas de *T. teguixin* que en condiciones controladas eclosionaron en 58 y 66 días) nos inducen ahora a pensar que las indicaciones de un período sensiblemente menor en *T. teguixin* no son erróneos. Si esto se confirma, será una discrepancia notable entre especies muy afines cuyos huevos tienen peso semejante y se desarrollan a la misma temperatura. Lo advirtieron Teixido y colaboradores (1988) cuando anotaron "sería interesante programar experiencias para ver si la diferencia en el tiempo de incubación es específica o se encuentra influenciada por la temperatura y/o humedad".

El asunto reviste interés porque una diferencia de 15-30 días obliga a aceptar una tasa metabólica diferencial, y podría analizarse en el sentido de Birchard & Marcellini (1996), quienes las relacionan con la masa cerebral de diferentes lagartos.

Referencias predictivas con base en la variación del peso

Según nuestros resultados (y para las condiciones de incubación establecidas) cabe esperar

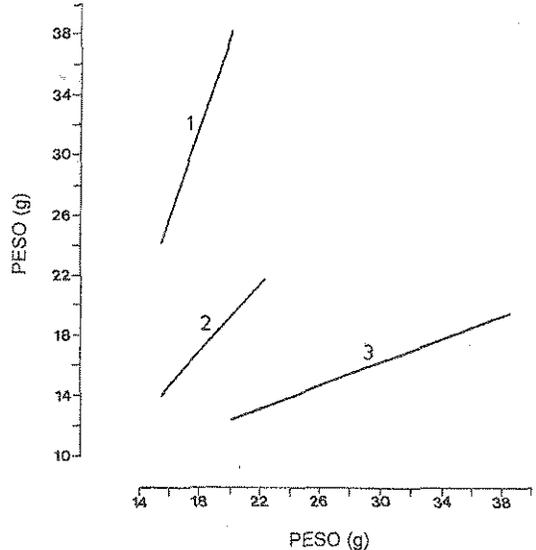


Fig. 5. Regresiones funcionales (método del eje mayor, N = 56) de:

- 1) peso final del huevo en función de su peso inicial (r: 0,551 y = -22,1385 + 3,0072 x)
- 2) peso del neonato en función del peso inicial del huevo (r: 0,526 y = -3,6895 + 1,1505 x)
- 3) peso del neonato en función del peso final del huevo (r: 0,496 y = 4,7801 + 0,3826 x)

que los 50-60 primeros días transcurran con incremento lineal del peso, alcanzándose un máximo que es entre 60 y 148% mayor que el peso inicial. Entre 10 y 20 días desde que el peso alcanza su máximo y comienza a declinar se producen las eclosiones. A término, el peso de los huevos es 50-100% mayor que el inicial. Pérdida relativa de turgencia, adelgazamiento y pigmentación de la cáscara (manchas castañas coalescentes y otras rosadas más pequeñas) son indicios confiables de que la eclosión está próxima. Las regresiones definidas en la figura 5 permiten ajustar la evaluación del proceso de desarrollo embrionario con fines productivos.

Valor comparativo de las posturas a campo

Las nidadas recogidas a campo y transferidas a la incubadora resultaron una buena referencia para estimar la absorción de agua/incremento en peso en condiciones naturales. Establecer el 80% del período de incubación (aprox. 14 días) como valor mínimo para asegurar que la fase de absorción de agua se cumplió a campo fue una decisión correcta si se atiende al promedio representado para las nidadas en incubación

artificial (Fig. 2). Aunque las otras nidadas del campo exhibieron incrementos en peso durante sus primeros días en la incubadora, la declinación en las 5 consideradas es semejante a la que se registró en las nidadas de incubación artificial. El peso individual de esos huevos a su ingreso a la incubadora está en el rango de peso máximo de los huevos incubados artificialmente.

Huevos inviábiles y abortivos

Observaciones sobre proporción de huevos inviábiles (sin relación con el tamaño de la hembra) se han publicado antes (Quintana, 1996). En este trabajo, la proporción de huevos que eclosionaron supera el 75% (entre 0,5 y 1 en cada puesta). Es un valor aceptable para el grado de control logrado sobre las condiciones de incubación, pero la mayor corpulencia de los neonatos silvestres indica que ellas pueden ser mejores. Es difícil establecer el éxito en los nidos naturales -incluso si en ellos pueden contarse las cáscaras vacías- porque la hembra permanece en el nido y luego de las eclosiones puede ingerir los huevos que no se han desarrollado. Se comprobó este hábito examinando las deposiciones de hembras anidantes en cautiverio, las cuales incluyen huevos íntegros, colapsados y sin embrión a término.

No se pudo establecer relación entre el éxito de incubación en las nidadas y el número o peso promedio de los huevos que la integran: el N podría ser insuficiente (Quintana, 1996).

El dimorfismo sexual en los adultos de *T. rufescens* es notable, pero no hay diferencias significativas entre sexos (LT, LHC, peso corporal) en los neonatos silvestres ni en los de incubación artificial (Quintana, 1991 y este trabajo): éstas se manifestarán más adelante en la ontogenia. En este trabajo se confirma que los huevos que

originan lagartos de uno y otro sexo no varían en su masa.

Fallas en la eclosión

Se ha consignado que 6 embriones a término fueron considerados "de incubación fallida" (4 muertos dentro del huevo y 2 que fueron "auxiliados" mediante corte de la cáscara). En 4 de ellos (2+2) se comprobó la pérdida del "diente de la cáscara" o carúncula, lo que explicaría su incapacidad para rasgar la cubierta del huevo. En tres casos la carúncula fue recuperada entre los anexos embrionarios, y se observaron cortes infructuosos en la cáscara, lo que indica que la pieza se desprendió en el proceso. Dos de los embriones muertos, de aspecto normal, tenían carúncula y se ignora la causa de su muerte. Por lo observado en varias experiencias de incubación, llama la atención la frecuencia de esta pérdida precoz o labilidad del "diente de la cáscara" entre los embriones a término en huevos que no eclosionaron. Los "auxiliados" se desarrollaron normalmente.

Pluviosidad y previsibilidad

La magnitud del volumen de agua captado por los huevos incubados y las observaciones sobre posturas naturales, llevan a asumir que el éxito reproductivo de estos lagartos incluye un determinante relacionado con la pluviosidad en los meses en que transcurre la incubación, y ello se pudo confirmar mediante observaciones a campo. Si las lluvias fueran críticamente insuficientes muchas nidadas del área seca se perderán por deshidratación. Por el contrario, si fueran excesivas habrá un fatal anegamiento de los nidos. Además, la sensibilidad de los embriones ante ambos extremos varía con el desarrollo alcanzado: la falta de agua es más grave al principio, y el exceso en las etapas más avanzadas. Se

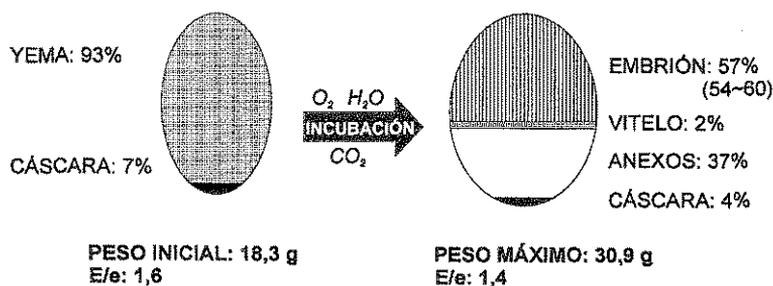


Fig. 6. Composición del huevo (porcentual en peso húmedo) al momento de la puesta y al finalizar la fase de incremento del peso, poco antes de la eclosión. E/e: relación de magnitud entre el eje mayor y el eje menor del huevo al momento de la puesta y al de peso máximo. Como peso inicial de huevo se ha tomado el valor medio de un total de 480 -integrantes de 22 puestas- que incluye a los incubados en este trabajo.

puede especular que una temporada en la cual a una lluvia temprana (que "dispare" la puesta de huevos, que las hembras podrían retener por algunos días) siga una renovada sequía con temperaturas elevadas, y otra en que las lluvias causen la inundación de los nidos en desarrollo avanzado, deben tener efectos dramáticos sobre el número de nacimientos. Entre ambos extremos, el reclutamiento en una temporada reproductiva tendría un componente "predecible" a través del régimen de lluvias observado.

Conviene tener en cuenta que las chances de reproducirse de una hembra adulta dependen de su estado nutricional al momento de iniciar la hibernación previa (Quintana, 1991). No lo hará si antes de hibernar no logró acumular reservas energéticas en cuerpos grasos (que constituyen el vitelo de los ovocitos). El éxito reproductivo depende así de la disponibilidad de alimento en dos temporadas: la previa y la posterior a la hibernación. En la primera determina la posibilidad de que la hembra desarrolle ovocitos viables; en la segunda, que las crías puedan acumular reservas para sobrellevar su primera hibernación.

Peso del huevo y supervivencia

El análisis graficado en las figuras 3 y 4 pone en evidencia el significado que tiene el peso inicial del huevo para el éxito de los individuos y su correlato en la dinámica de la población. Permite intuir la magnitud de las fuerzas selectivas implícitas en la optimización del tamaño del huevo y la postura, y el compromiso adaptativo para administrar los recursos de que dispone la hembra para la reproducción en cada temporada reproductiva: más huevos pequeños vs. menos huevos grandes (véase Smith & Fretwell, 1974; Brockelman, 1975; Ferguson *et al.*, 1982; Ferguson & Fox, 1984; Cuellar, 1984; Congdon & Gibbons, 1985, 1987; Parker & Begon, 1986; Ford & Seigel, 1989; Sinervo & Licht, 1991 y Sinervo 1994). Esto debe ser crítico en ambientes xéricos pero impredecibles como los que habita *T. rufescens*, y su análisis permitirá interpretar mejor algunos valores reproductivos disponibles (Fitzgerald *et al.*, 1996; Quintana, 1996) que sugieren que el esfuerzo reproductivo no guarda relación con la edad o el tamaño de la hembra, que el número de huevos aumenta con el tamaño de la hembra y que la masa inicial promedio de los huevos varía con el tamaño de la nidada.

AGRADECIMIENTOS

A Sergio E. Gómez, por su cordial y tenaz estímulo para la publicación de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- Andrews, R.M. & O.J. Sexton. 1981. Water relations of the eggs of *Anolis aeneus* and *Anolis limifrons*. *Ecology* 62: 556-562.
- Birchard, G.F. & D. Marcellini. 1996. Incubation time in reptilian eggs. *J. Zool. Soc. London* 240: 621-635.
- Blanco, C.A. 1985. Biología y aprovechamiento de una población de *Tupinambis rufescens*, primera parte. Informe Inédito - Dir. Nac. Fauna Silvestre (Argentina), World Wildlife Fund (USA), Salta Forestal S.A., 65 pp.
- Brockelman, W.Y. 1975. Competition, the fitness of springs, and optimal clutch size. *Am. Nat.* 109: 677-699.
- Congdon, J.D. & J.W. Gibbons. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: relationships to body size. *Herpetologica* 41: 194-205.
- 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 84: 4145-4147.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard, with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *Am. Midland Nat.* 111: 242-258.
- Chani, J.M., F. Cruz, G. Perotti, M. Aguirre & S. Rufino. 1993. Rol de la hembra de *Tupinambis teguixin* (Teiidae), durante la nidificación. *Acta Zool. Lilloana* 42 (2): 295-299.
- Donadio, O.E. & J.M. Gallardo. 1984. Biología y conservación de las especies del género *Tupinambis* (Squamata, Sauria, Teiidae) en la República Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Zool.* 13 (11): 117-127.
- 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.
- Fitzgerald, L.A., J.M. Chani & O.E. Donadio. 1991. *Tupinambis* Lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. En: Robinson, J. & K. Redford (Eds.), *Neotropical Wildlife Use and Conservation*, Univ. Chicago Press, pp. 303-316.
- Fitzgerald, L.A., F.B. Cruz & G.A. Perotti. 1996. The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the Dry Chaco of Argentina. *J. Herpetol.* 27 (1): 70-78.
- Ford, N.B. & R.A. Seigel. 1989. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica* 45: 75-83.
- Gutzke, W.H.N. & G.C. Packard. 1987. Influence of the hydric and thermal environment on eggs and hatchlings of bull snakes *Pituophis melanoleucus*. *Physiol. Zool.* 60: 9-17.
- Hall, B.J. 1978. Notes on the husbandry, behavior and breeding of captive tegu lizards, *Tupinambis teguixin*. *International Zoo Yearbook*, 18: 91-95.

- Köhler, G. 1989. Lebensweise, Haltung und Nachzucht von *Tupinambis teguixin* (Linnaeus, 1758). *Salamandra* (Bonn) 25 (1): 25-38.
- 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*). 3^{er} Congr. Arg. Herpetología, Corrientes, Argentina (13-16/10/1997). Resúmenes, p. 62.
- Packard, G.C. & M.J. Packard. 1988. 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.
- 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.
- 1988. Effects of temperature and moisture during incubation on carcass composition of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *J. Comp. Physiol. B* 158: 117-125.
- 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.* 52: 71-105.
- Parker, G.A. & M. Begon. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects on environmental and maternal phenotype. *Am. Nat.* 128: 573-592.
- Quintana, M.G. 1991. Estimaciones sobre morfometría y crecimiento de la "iguana colorada" -*Tupinambis rufescens* (Sauria, Teiidae)- en la Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Ecol.* 3 (4): 193-217.
- 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.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: An ecological analysis. In: *Biology of the Reptilia*, vol. 15 (C. Gans & F. Billet eds.). Wiley, New York, pp. 605-694.
- 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.
- Sinervo, B. & P. Licht. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science* 252: 1300-1302.
- Smith, C.C. & S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- Teixido, C.E., N.E. López, M. González Lelong & J.L. Cajal. 1988. Crianza y comportamiento en cautividad de la iguana overa (*Tupinambis teguixin*). Informe Inédito - Reserva Guaycolec, Formosa (Argentina), 32 pp.
- 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.
- Tracy, C.R. & H.L. Snell. 1985. Interrelations among water and energy of reptilian eggs, embryos, and hatchlings. *Am. Zool.* 25: 999-1008.
- Yanosky, A.A. & C. Mercolli. 1991. Preliminary observations on the reproductive cycle of female tegu lizards (*Tupinambis teguixin*). *Cuad. de Herpetología*, Asoc. Herpet. Argentina, 6 (5): 27-30.

Recibido: 6-VI-2000

Aceptado: 4-VIII-2000