



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) de la
región Nizanda-Zapote, Oaxaca y sus implicaciones en la
conservación y manejo.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:

WENDOLI MEDINA MANTECÓN

DIRECTOR DE TESIS: Dr. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

2005



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

m345744



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: “Demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) de la región Nizanda-Zapote, Oaxaca y sus implicaciones en la conservación y manejo.”

realizado por Wendoli Medina Mantecón

con número de cuenta 09637399-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis
Propietario

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Propietario

Biol. Ernesto Vicente Vega Peña

Propietario

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Suplente

M. en E. B. Eduardo Alberto Pérez García

Eduardo A. Pérez G.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

CONTENIDO

Agradecimientos	i
Dedicatoria	ii
Contenido	iii
Resumen	1
INTRODUCCIÓN	3
Situación actual de la iguana negra	3
Manejo de poblaciones	5
Estimación de los tamaños poblacionales	6
Tablas de vida	7
Historias de vida	8
Modelos matriciales	10
Análisis de sensibilidad	15
Análisis de elasticidad	16
OBJETIVOS	18
ÁREA DE ESTUDIO	19
MÉTODOS	20
Obtención de datos demográficos y de historia de vida	20
Estructura de tamaño de la población	20
Tabla de vida	23
Modelo matricial clasificando la población por edades	25
Obtención de los valores y vectores propios	26
Análisis de sensibilidad	29
Análisis de elasticidad	29
RESULTADOS	31
Estructura de tamaño poblacional observada	31
Estimación del tamaño poblacional método de captura-recaptura	32
Estimación de la estructura "teórica" con la curva exponencial decreciente	33
Tabla de vida	34
Modelo matricial	39
Obtención de valores y vectores propios	40
Obtención de matriz de transición transpuesta	40
Obtención de lambda	42
Análisis de sensibilidad	42
Análisis de elasticidad	43

DISCUSIÓN	46
Tamaño poblacional.....	46
Estructura por edades.....	47
Historias de vida	48
Tabla de vida.....	50
Tasa Neta Reproductiva R_0 e Índice Intrínseco de Incremento Natural r	52
Modelos matriciales.....	54
Análisis de sensibilidad	55
Análisis de elasticidad	56
Modelos matriciales e implementación de planes de manejo.....	58

CONCLUSIONES	61
--------------------	----

LITERATURA CITADA	62
-------------------------	----

Anexo 1. Curvas de supervivencia	71
Anexo 2. Supuestos comunes en los métodos de captura – recaptura	72
Anexo 3. Notación demográfica para poblaciones estructuradas por edades.....	73
Anexo 4. Supuestos de la dinámica de poblaciones	75
Anexo 5. Factores omitidos en los modelos determinísticos.....	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Matriz de Leslie, modelo determinístico.....	10
Figura 2. Diagrama de ciclo de vida	14
Figura 3. Ubicación del área de estudio Nizanda-Zapote, Oaxaca	19
Figura 4. Construcción de una matriz de Leslie	26
Figura 5. Matriz transpuesta	27
Figura 6. Construcción de la matriz de vectores.....	27
Figura 7. Obtención del producto escalar	28
Figura 8. Análisis de regresión para estimar el número de hembras.	34
Figura 9. Valor reproductivo por categoría de edad	34
Figura 10. Número estimado de hembras por categoría de edad.....	35
Figura 11. Índice reproductor neto por categoría de edad	37
Figura 11. Curva de supervivencia y fecundidad por categoría de edad	37
Figura 13. Ciclo de vida diagramático	38
Figura 14. Gráfico de la matriz de elasticidad	45
Figura 15. Elasticidades totales por categoría de edad	45

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Medidas demográficas para el análisis de una matriz poblacional	15
Cuadro 2. Número total de hembras estimado por hembra por categoría	31
Cuadro 3. Número de hembras nacidas y número de hembras que alcanzan la madurez sexual.....	32
Cuadro 4. Número de hembras fértiles totales en $t+1$	33

Cuadro 5. Número de hembras de la categoría 1, 2 y 3	33
Cuadro 6. Tabla de vida de la población de iguanas	36
Cuadro 7. Obtención de probabilidades de transición	39
Cuadro 8. Número promedio de hijas hembras por categoría de edad.	40
Cuadro 9. Obtención del vector inicial	40
Cuadro 10. Matriz de transición A.....	41
Cuadro 11. Matriz de transición transpuesta	42
Cuadro 12. Lambdas derechas e izquierdas.....	42
Cuadro 13. Matriz de sensibilidad S.....	43
Cuadro 14. Matriz de elasticidad E.....	44
Cuadro 15. Impactos directos e indirectos a la población de iguanas de Nizanda	56

Agradecimientos

Al primero que quiero expresar mi más sincera admiración y mi más profundo agradecimiento es a Víctor Hugo Reynoso. Debo agradecerle el haberme permitido participar en el proyecto bajo su cargo "Conocimiento de la biología reproductora y demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) para diseñar estrategias de conservación *in situ* como una alternativa al cultivo intensivo". Quisiera destacar su buen trato, el cariño y comprensión mostrados en todo momento. Realmente creo que después de estos años, además de la tesis hemos conseguido lograr una buena amistad.

Agradezco de manera especial al Biol. Ernesto Vicente Vega Peña por compartir su conocimiento y experiencia en los análisis matriciales fundamentales en la realización de ésta tesis asimismo por su confianza y su estímulo constante.

A los miembros del jurado Eduardo Morales Guillaumin, Luis Gerardo Herrera Montalvo y Eduardo Pérez García por el interés dedicado a ésta tesis y por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Agradezco a todas las personas que proporcionaron información esencial para la realización del presente estudio, a los cazadores de la región y voluntarios que participaron en la recopilación de los datos, al M. en C. Víctor Aguirre Hidalgo, a la Biól. Georgina González Monfil, a Humberto Salas Tapia y a Francisco Álvarez.

Partes de ésta tesis fueron financiadas por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza A. C. (Convenio No. 1-99/034) y PAPIIT, UNAM (Convenio No. IN233602-3) ambos al Dr. Víctor Hugo Reynoso.

Debo agradecer también el apoyo PAPIIT por la beca otorgada durante la elaboración de ésta tesis.

Dedicatoria:

A mis papás con todo mi amor por todo lo que me han dado en la vida, por haberme transmitido con tanta fuerza los valores que me ayudaron a alcanzar este objetivo y por el apoyo y cariño necesario que sólo los papás saben dar.

A mis hermanos Brenda y Eduardo por todo lo que hemos compartido, por lo que he aprendido de ellos y por ser tan comprensivos y divertidos.

A todos mis compañeros y maestros de cursos, prácticas de campo y reuniones, con los que compartí añoranzas y anécdotas y que han hecho mi vida académica más agradable pero sobretodo divertida, Christopher, Bernardo, Vania, Enrique, Ernesto, Cheche. En especial quiero dar las gracias a América quien ha sido una buena amiga y compañera de la mayor parte de las materias cursadas durante toda la carrera compartiendo alegrías, pláticas, angustias, regaños y críticas.

A Elisa Villaseñor y a Paco Galicia personas muy importantes para mi que me han acompañado estos últimos años. Asimismo agradezco su amistad, consejos, paseos y esas noches cálidas de pláticas y risas, hacen algo realmente admirable soportarme en su casa.

A Eugenia y Hunab por su grandiosa amistad, por los tiempos de alegría y por apoyarme en esos momentos difíciles. Con ellos he compartido tantas cosas dentro y fuera de la universidad.

A Margarita Garza por ser mi compañera de fiestas, prácticas y pláticas filosóficas y académicas.

A mis amigos de la CNAR y agregados Omar, Ana, Rocío, China, Henry, Robert, Adriana, Gina, Pilar, Liz, Wendy, Nicolás, María Cecilia, Paty, Adriana, Oscar, Víctor Aguirre, Paco y Marcela.

A mis amigos salseros Denisse, Mario, Pedro, Lalo, Lupita, Laura, Laisa, Miguel, Abigail, Flor, Carlos, Carmen, Santiago, Emmanuel, Iván, Miriam, Zandy, y demás agregados del baile Alberto, Martha, Ulises, Eduardo quienes me han ayudado a liberar el estrés acumulado.

Y a mis amigos de todos lados Roguil, Chabeli, Lupita, Ángeles, Iván, Ricardo, Agustín, Pacho, Javier, Alma, Alejandro, Shiguero, Tulus, Alicia, Rafael.

A Napoleón, Pino, Tobi, Nacho, Renata, Sara, Ronaldo, Kuzco, Romualdo, Jerry, Ibu por su compañía y amor incondicional.

Y finalmente a Rubén por ser mi amor, mi cómplice y todo...

Resumen

Las poblaciones de iguana negra *Ctenosaura pectinata* en México han disminuido debido principalmente a la cacería excesiva, la modificación de su hábitat y al comercio. La población de iguana negra de Nizanda-Zapote, Oaxaca está sujeta a la explotación irracional ya que su consumo se encuentra muy arraigado a la cultura gastronómica de la región. El problema radica en que su cacería se incrementa en la época de oviposición, época en la que la especie es más vulnerable. Al removerse las hembras con sus huevos se impide el reclutamiento de nuevos individuos a la población, lo que podría llevar a la desaparición local de este reptil. Se evaluó la tasa de pérdida que sufre la población de iguanas a consecuencia de la cacería, generando resultados importantes para la construcción de la tabla de vida y una matriz de Leslie necesaria para la realización de modelos matriciales que servirán para establecer el estatus de la población así como para el diseño de estrategias de explotación sustentable.

La estimación del tamaño total poblacional se obtuvo con un método de captura recaptura, analizado con el índice de Lincoln-Petersen. Se construyó la tabla de vida y con los parámetros demográficos obtenidos se calculó la tasa de reproducción neta R_0 y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r . Con datos de esqueletocronología de 442 hembras se estimó la estructura de edades de la población de iguana negra de la región. Se reconocieron diez categorías de edad: tres no reproductivas y siete reproductivas. Se construyeron una matriz de Leslie, una matriz de sensibilidad y una matriz de elasticidad. Debido a que la fecundidad y la supervivencia no se pueden comparar ya que son medidos a diferentes escalas, se realizó un análisis de elasticidad que mide la sensibilidad como función de un cambio proporcional. El tamaño total de la población resultó de 4000 hembras reproductivas con influencia a las zonas de anidamiento y el número de hembras reclutadas a la siguiente generación 6932; sin embargo, sólo 346 iguanas alcanzan la madurez sexual. La R_0 fue igual a 2.12 lo que significa que la población está creciendo lo que coincide con la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r de 0.19. Los resultados arrojan que el tamaño de la población, al igual que la mortalidad, disminuye conforme se aumenta la edad. Los análisis matriciales indican una tasa de crecimiento poblacional de $\lambda = 1.17$ que implica un crecimiento poblacional. En cuanto a la matriz de elasticidad λ resultó más sensible a cambios en la supervivencia que a cambios en la fecundidad. Las probabilidades de supervivencia más sensibles son la categoría de edad 0, 1, 2 y 3.

Los resultados permiten suponer que cualquier política de manejo debe estar dirigida hacia los tres primeros años de vida, pues si se produjera un gran impacto en estas categorías podría repercutir muy drásticamente en el crecimiento total de la población. Esto sin embargo, no sugiere que se deban descuidar a las categorías de edad restantes. Entre otras cosas una finalidad de los modelos matriciales reside en reducir los esfuerzos del manejo dirigidos a la conservación de las especies, con ello se podrá discutir con la comunidad de campesinos un plan de manejo de la iguana negra silvestre adecuado con el fin de evitar el deterioro de su población o extinción local.

INTRODUCCIÓN

Situación actual de la iguana negra

La iguana negra *Ctenosaura pectinata* es una especie endémica de México, sujeta a una alta incidencia de caza. En la actualidad se cree que las poblaciones de iguana negra han disminuido debido principalmente a su captura excesiva, a la modificación de su hábitat, y al comercio. La especie se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico, desde el sureste de Sinaloa, hasta el Istmo de Tehuantepec, en el sureste de Oaxaca, en las islas Isabel y Tres Marías, y en los estados de Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Guerrero, Puebla, Zacatecas y la parte Central de Chiapas (Suazo y Alvarado, 1994).

Un problema al que se enfrentan la mayoría de las poblaciones de iguanas en nuestro país es la sobreexplotación, lo que ha llevado a varias de estas especies a la categoría de amenazadas (Fitch y Henderson, 1978; Werner, 1987; NOM-059-Ecol. 2001). La iguana negra no se excluye de este tipo de amenaza y ya desde 1969 Álvarez del Toro hace mención a la posible extinción que a escala local podría sufrir esta especie.

A pesar de su importancia se han realizado pocos trabajos para entender la biología de la iguana negra. Estos incluyen taxonomía, aspectos alimentarios en estado silvestre, eficiencia digestiva, y conducta de cortejo; además de trabajos de difusión sobre su ecología, manejo y conservación (Trockmorton, 1973; Casas-Andreu y Valenzuela-López, 1984; Sánchez, 1992; Suazo y Alvarado, 1994). Sin embargo, en muchos otros trabajos la biología de esta especie se supone a partir de estudios de otros iguaninos, como la iguana verde *Iguana iguana* y la iguana rayada *Ctenosaura similis* (Fitch *et al.*, 1982), siendo sobre todo la primera, de hábitos muy diferentes.

Existe un sólo estudio que evalúa la tasa de pérdida que sufre *C. pectinata* a consecuencia de la cacería (Reynoso-Rosales, 2000) en el cual se indica que el mayor problema de conservación de la iguana negra radica en que su cacería se incrementa en la época de oviposición. En esta época la especie es más vulnerable debido a que al removerse del medio las hembras con sus huevos, se impide año con año el reclutamiento de nuevos individuos a la población

Desde 1998 se lleva a cabo el proyecto “Conocimiento de la biología reproductora y demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) para diseñar estrategias de conservación *in situ* como una alternativa al cultivo intensivo” (Reynoso, *manuscrito inédito*) donde se han generado varios trabajos y tesis que han sido fundamentales para la realización del presente. Aguirre-Hidalgo (2002) calculó el porcentaje de fertilidad de los huevos de iguana negra; Álvarez y Reynoso (en proceso) la tasa de eclosión de los huevos fértiles; González-Monfil (2002) la proporción sexual y proporción de hembras al nacimiento y Salas-Tapia y Reynoso (2000) el registro de las categorías de edad reproductivas y la edad a la primera reproducción.

El proyecto toma como modelo a la población de iguana negra de Nizanda-Zapote, una región del Istmo de Tehuantepec, donde la especie es altamente consumida y ha sido explotada durante muchos años y en la actualidad la captura irracional ha resultado en una drástica disminución de sus poblaciones, lo que podría repercutir en la extinción local de la especie (Reynoso-Rosales, 2000). En este estudio se reporta que según los cazadores de la región es cada vez más difícil encontrar iguanas en las zonas donde comúnmente eran atrapadas, por lo que las áreas de caza se han extendido a lugares en donde anteriormente, no se extraían iguanas. La Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 la incluye en la categoría de especie “amenazada” y endémica a México, por lo que su aprovechamiento

comercial está prohibido. Sin embargo, la cultura alimenticia que presentan los pobladores es la principal causa de la caza, ya que la iguana negra representa un producto de libre adquisición entrando en el esquema de uso tradicional del recurso de SEMARNAT, por lo que no existe ningún tipo de restricción para obtenerla. Además no existe algún plan de manejo local dirigido a regular la extracción del medio.

La repercusión de todos estos problemas no es solamente biológico, sino también económico, ya que de extinguirse la iguana dejaría sin sustento económico a las familias y sin posibilidad de obtener comida a bajo costo (Reynoso-Rosales, 2000). Para lograr la recuperación y utilización de las iguanas es necesario el establecimiento y el desarrollo de un proyecto integral de conservación y aprovechamiento. En este sentido, la tónica de las instituciones nacionales es la construcción de criaderos de producción intensiva, que pueden ofrecer una alternativa para el manejo y aprovechamiento de la especie. Sin embargo, creemos que el manejo de poblaciones silvestres es una alternativa más fácil y viable para resolver el problema de extracción ilegal del medio de la iguana negra que se usa para consumo.

En el presente trabajo nos dirigiremos al manejo de poblaciones silvestres con fines de conservación con el propósito de incrementar el tamaño de la población de iguanas negras, o bien reducir la probabilidad de extinción local que sufre esta especie amenazada ante la cacería.

Manejo de poblaciones

El problema del manejo sustentable de las poblaciones de especies silvestres se puede definir ampliamente con base en tres objetivos: conservación, explotación y control (Crouse *et al.*, 1987; Slooten y Lad, 1991; Crowder *et al.*, 1994; Heppell, 1996; 1998).

El manejo de poblaciones requiere identificar el objetivo del esfuerzo del manejo, enfocándose al estado de historia de vida que contribuirá más al crecimiento poblacional, ya sea de una población amenazada o a las categorías de vida más vulnerables. Los análisis demográficos incluyendo los análisis prospectivos de perturbación son una vía para averiguar si una población puede crecer más, incrementando ya sea la supervivencia o la fecundidad. Dos tipos de análisis prospectivos de perturbación comúnmente utilizados son el análisis de sensibilidad (Caswell, 1978) y el análisis de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989).

Estimación de los tamaños poblacionales

Para conocer la dinámica de una población, es necesario muestrear la población de estudio. El muestreo proporciona un estimado que es de poca utilidad excepto para conocer cuál es el tamaño mínimo poblacional. A partir de este cálculo estadístico se hace la estimación del tamaño poblacional. Algunas veces se refiere a dichos cálculos obtenidos bajo condiciones estandarizadas como 'tasas' de crecimiento poblacional.

El método más antiguo de estimación del tamaño poblacional es de captura-recaptura conocido como índice poblacional de Petersen modificado (Petersen, 1896). Este método ha sido descubierto independientemente varias veces (e.g. Petersen, 1896; Lincoln, 1930). El método implica capturar una muestra inicial de individuos, los cuales se marcan, y se incorporan de nuevo a la población. Para después capturar la segunda muestra poblacional, con lo que se registra el número de animales marcados, conocidos como recapturas. Bailey (1951; 1952) sugirió que en pequeños muestreos sólo se necesita hacer un estimado parcial de la ecuación utilizada por Petersen, especialmente cuando el tamaño de las muestras es pequeño (Seber, 1982).

Tablas de vida

Las tablas de vida son descripciones de la supervivencia y fecundidad de una edad específica, las cuales representan las probabilidades de nacimiento y mortalidad utilizando parámetros como el número de individuos por categoría de edad, la probabilidad de supervivencia, la probabilidad de mortalidad, la fecundidad, la expectativa de vida, el tiempo generacional, el valor reproductivo, entre otros. Estos datos se organizan por columnas para facilitar los cálculos en la construcción de las tablas de vida (Deevey, 1947).

Existen tres tipos de tablas de vida: la diagramática, la de cohorte y la estática. En una tabla de vida de cohorte u horizontal se sigue a lo largo del tiempo el destino de un grupo de individuos que ha nacido en la misma época (cohorte) y se especifica por edades. Una tabla de vida estática o vertical, se obtiene a partir de la estructura de edades de una población observada en un momento dado y es específica en el tiempo, bajo el supuesto de que la población se halla en estado estacionario entre la menor y mayor edad observada representando una mezcla de cohortes. Las tablas de vida de cohorte son equivalentes a las horizontales sólo cuando los índices de natalidad y mortalidad son constantes y sí y sólo sí, la población presenta una estructura estable de edades.

Las tablas de vida se utilizan para calcular la proporción por edades de una población, el número promedio de hijas maduras por cada hembra R_0 y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r .

Las gráficas construidas a partir de una tabla de vida son muy ilustrativas. Si los datos de las columnas de supervivencia se conjugan en el intervalo de tiempo en la coordenada horizontal y el número de sobrevivientes en la coordenada vertical, la curva

resultante se designa como curva de supervivencia. Deevey (1947) y Slobodkin (1961) proponen tres curvas de supervivencia (Anexo 1).

Una tabla de vida puede ser convertida a una matriz bidimensional (supervivencias y fecundidades), proveyendo métodos analíticos para calcular de manera rápida las características de una población, incluyendo el efecto de pequeños cambios en los parámetros (Caswell, 1989).

Historias de vida

La historia de vida de una especie así como su ciclo de vida está conformado por varios componentes integrales (Congdon *et al.*, 1978), hacia los que es asignada cierta cantidad de energía que se distribuye para crecer, mantenerse y reproducirse (Van Devender, 1978; Dunham, *et al.*, 1988). La historia de vida es un conjunto de características coevolutivas: patrones de crecimiento, diferenciación, almacenamiento de energía, edad a la madurez y reproducción a lo largo de su ciclo de vida, que resultan de respuestas adaptativas a una serie de presiones selectivas (Stearns, 1976).

Los estudios de historias de vida tienen como propósito entender cómo la selección natural ha moldeado las características del ciclo de vida de una especie para maximizar su adecuación. Las presiones de selección conducen a una población a obtener y mantener una combinación de características de historia de vida óptima para persistir bajo ciertas condiciones ambientales (Cole, 1954; Williams, 1966; Stearns, 1976). En los estudios de historias de vida existen modelos que intentan predecir cuál combinación de características puede evolucionar bajo ciertas presiones de selección; esta combinación es conocida como “estrategia” de historia de vida (Chapleau *et al.*, 1988; Stearns, 1992; Roff, 1992).

La demografía es un componente clave de la teoría de historia de vida, ya que nos permite calcular el poder de la selección natural que actúa en las características de historia de vida que influyen o modifican la tasa de crecimiento, por lo que su objetivo principal es predecir la tasa de crecimiento de una población. La demografía es una herramienta necesaria para la obtención de los parámetros, tales como el tamaño y crecimiento de la población, las categorías de edad y las tasas de reproducción y mortalidad, lo que conduce a conocer la dinámica poblacional. La representación matricial de la ecuación de Euler-Lotka vincula las características de historias de vida con la adecuación y generaliza a la población clasificándola por categoría de edad y tamaño (Lewis 1942; Leslie, 1945); y la sensibilidad (Caswell, 1989) y la elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986, Caswell, 1989) evalúan la adecuación a cambios en las características de historias de vida.

La ecuación de Euler-Lotka es la ecuación básica de la demografía e historia de vida, descubierta por Euler (1760) y redescubierta por Lotka (1907). La expresión:

$$1 = \sum_{x=\alpha}^{x=\omega} l_x m_x e^{-r(x)}$$

especifica las relaciones de la edad a la madurez (α), de la edad a la última reproducción (ω), de la probabilidad de sobrevivir a la siguiente categoría de edad (l_x), y del número de crías esperadas por categoría de edad (m_x) a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r . La ecuación evalúa la adecuación y el poder óptimo de crecimiento poblacional. Los parámetros demográficos nos permiten valorar el comportamiento o la tendencia de la población en un futuro o pasado.

Modelos matriciales

Leslie (1945; 1948) desarrolló una representación matricial de las tablas de vida que es utilizada en la teoría de historia de vida y en la dinámica poblacional para la realización de análisis prospectivos de perturbación. Este arreglo demográfico matricial permitirá estimar la contribución de cada estadio o cada proceso demográfico al crecimiento de la población.

La expresión de dicho modelo determinístico en forma matricial por categoría de edad de una población reproductiva es:

$$a_t \mathbf{M} = a_{t+1}$$

donde \mathbf{M} es la matriz cuadrada que describe la transición de la población al terminar un periodo de tiempo y por tanto contienen términos que describen fecundidades a una edad específica y tasas de supervivencia; a_t , es una columna vector de la estructura de edad de la población al tiempo t (el comienzo) y a_{t+1} , es la columna vector en el tiempo $t+1$, quedando de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_3 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a_0 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_0 a_0 + f_1 a_1 + f_2 a_2 + f_3 a_3 \\ p_0 a_0 + 0 + 0 + 0 \\ 0 + p_1 a_1 + 0 + 0 \\ 0 + 0 + p_2 a_2 + 0 \end{bmatrix}$$

Figura 1. Modelo determinístico de la matriz de Leslie. Tomado de Southwood y Henderson (2000).

Como ejemplo en la figura 1, los valores de f representan la fecundidad, en este caso el promedio del número de hijas que deja una hembra por categoría de edad (0, 1, 2 y 3), expresados en hijas nacidas entre t y $t+1$; y $p_0 \dots p_2$ representan la probabilidad de supervivencia de pasar a la siguiente categoría de edad. La columna vector ($a_0 \dots a_3$)

representa el número de individuos en cada grupo de edad de $t = 0$ a $t = 3$ en el tiempo t . Desde algún vector a_t , el futuro de la población puede ser calculado con repetidas multiplicaciones, donde las k representan los periodos de tiempo:

$$a_{t+k} = M^k a_t$$

Ya que los vectores se modifican con el tiempo, éstos describen cambios en el número de organismos en cada categoría de edad por lo que la población crece si $\lambda > 1$. Para conseguir esos cambios, se multiplica el vector por la matriz cuadrada de dimensión $(w+1 \times w+1)$ lo que se conoce como matriz de Leslie. Esta matriz es equivalente a la tabla de vida y define el índice de crecimiento de una población. Dicha matriz tiene una raíz latente dominante λ , el cual es un estimador de crecimiento poblacional. Si $\lambda = 1$ la población es constante, si $\lambda > 1$ crece y si $\lambda < 1$ decrece y corresponde a la tasa finita de crecimiento cuando la población se encuentra en una distribución estable de edad $n_{t+1} = \lambda n_t$, donde λ es el eigenvalor dominante de la matriz.

Los modelos matriciales poblacionales han ganado aceptación y popularidad debido al incremento en aplicaciones en manejo de vida silvestre y biología de la conservación (Crouse *et al.*, 1987; Doak y Kareiva, 1994; Kareiva y McClure, 2000) y como una herramienta para investigaciones ecológicas básicas (Benton y Grant 1996; Gaillard *et al.* 1998; Pfister 1998). Muchos de los modelos matriciales se enfocan en cambios poblacionales de los parámetros demográficos, medidos por el índice finito de crecimiento poblacional λ y otros descriptores (Caswell, 1989). En particular, los análisis de sensibilidad muestran los cambios de efectos poblacionales en las probabilidades de parámetros demográficos específicos, tales como la supervivencia y la fecundidad, entre otros.

Los análisis prospectivos de perturbación tratan de responder que pasaría si uno o más parámetros demográficos fueran cambiados. Existen dos análisis prospectivos de perturbación: el de sensibilidad (Caswell, 1989) y el de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989). El primero otorga una medida de los cambios absolutos ocurridos en λ ocasionados por cada elemento en la matriz A. El segundo, proporciona una medida de la susceptibilidad de λ a cambios proporcionales en los coeficientes de la matriz A. Este último también estima el cambio proporcional de la tasa de crecimiento poblacional dado por un cambio en algún estadio o en un parámetro demográfico. Explica cómo está repartida la tasa de crecimiento en cada elemento de la matriz y al ser proporcional es útil para comparar parámetros.

La amplia utilización de los modelos matriciales en problemas de conservación de especies, de manejo de poblaciones y de evolución de historias de vida comenzó en los 80's. Se emplearon para evaluar dos estrategias de manejo en las tortugas marinas *Caretta caretta* en el sureste de Estados Unidos (Crouse *et al.*, 1987; Crowder *et al.*, 1994). Crouse *et al.* (1987) usó cálculos aproximados de supervivencia a una edad específica, crecimiento e índices de fecundidad para derivar un modelo estructurado en siete categorías de edad. Esto fue revisado después por Crowder *et al.* (1994) para estructurar un modelo para 5 categorías de edad y poco después Doak y Kareiva (1994) propusieron un modelo y calcularon las tasas de supervivencia y sus elasticidades en diferentes estadios. También se utilizó en un proyecto de plan de recuperación en 1993 desarrollado por USFWS (resumido por Berry, 1997) de la tortuga del desierto *Gopherus agassizii* que fue enlistada en peligro de extinción en 1989 en el oeste de desierto de Mojave. A lo largo de la década pasada fue utilizado en el búho *Strix occidentalis* (Noon y Biles, 1990), los pollos de la pradera

Tympanuchus cupido (Wisdom y Mills, 1997), y en algunos mamíferos tales como la orca *Orcinus orca* (Brault y Caswell, 1993) y los alces *Cervus elaphus* (Nelson y Peek, 1982). Más tarde se midieron las sensibilidades y elasticidades de varias poblaciones de tortugas de distintas especies (Heppell, 1998). Uno de los trabajos más ambiciosos, fue el trabajo de Brook *et al.* (2000) para comparar y predecir índices de crecimiento poblacional observados y el riesgo de extinción de manera precisa en el cual se utilizaron estudios demográficos de 21 especies de animales.

En resumen, la mayoría de los trabajos de demografía realizados están enfocados a la biología de la conservación y principalmente se utilizan para establecer qué poblaciones o qué categorías de edad en el ciclo de vida deben protegerse o promoverse. En el área de manejo de recursos se han explorado cuáles son las consecuencias de diferentes estrategias de manejo ya sea, al aumentar o disminuir la supervivencia o la fecundidad de alguna categoría de edad en particular y qué efectos tiene sobre la población de estudio.

Los análisis prospectivos de perturbación han sido utilizados en varios contextos: a) para predecir los resultados de futuros cambios en los parámetros demográficos, ya sea de manera natural o impuesta como un plan de manejo para proteger especies en peligro o controlar una plaga; b) para cuantificar los efectos de cambios pasados y conocer cuánto del cambio resultante en λ puede ser atribuido a variaciones en la supervivencia y cuánto de las modificaciones a la fecundidad, entre otros; c) para predecir la acción de la Selección Natural entendiendo qué cambios en el fenotipo afectan λ , donde la selección se trata con perturbaciones que favorecen cambios en el fenotipo que incrementan la adecuación. En términos de la historia de vida la Selección Natural promueve cambios en la supervivencia y en la fecundidad; y d) para diseñar planes de manejo (Caswell, 1989).

La proyección matricial puede ser utilizada directamente para predecir la dinámica de la población. En la teoría de historia de vida se utiliza para medir las presiones de selección que están operando en las características de historia de vida, los cuales se evalúan por medio de los elementos de la matriz (e.g. Ang y De Wreede 1990). Primero debe ser definida la adecuación, y con esto se puede definir la sensibilidad de adecuación a cambios en las características de historias de vida y pueden ser calculados, con una proyección matricial.

Una tabla de vida correspondiente a la matriz de Leslie puede ser descrita por una gráfica de ciclo de vida representada en la figura 2.

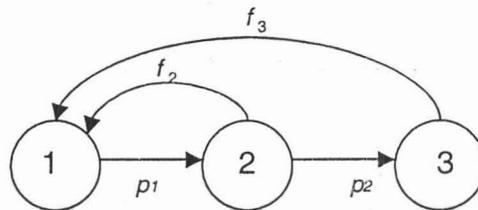


Figura 2. Diagrama de ciclo de vida (Tomado de Caswell, 1997).

Los círculos en la figura 2 representan las categorías de edad: 1, crías; 2, juveniles y adultos jóvenes; y 3, adultos reproductivos, mientras que los arcos representan los índices vitales. Las f_n representa la fecundidad y las p_n representa la probabilidad de supervivencia y paso a la siguiente categoría de edad.

Al obtener un gráfico de ciclo de vida correctamente formulado y su matriz correspondiente se pueden evaluar parámetros importantes de la dinámica poblacional. Caswell (1989) y Mc Donald y Caswell (1993) describieron métodos para calcular los datos demográficos en el contexto de mantener entradas para estudios de análisis de sensibilidad y la medida de adecuación individual (Cuadro 1).

Cuadro 1. Medidas demográficas obtenidas del análisis de una matriz poblacional, A, con elementos a_{ij} representando las transiciones de una categoría de edad (j) a la categoría de edad (i) (Hayward y McDonald, 1997).

Parámetro	Derivación	Importancia
Índice de crecimiento λ	Eigenvalor dominante de A (matriz A)	Índice finito de crecimiento; estimador del crecimiento poblacional
Sensibilidad (s_{ij})	$\partial\lambda/\partial a_{ij}$ Derivado parcial de λ con respecto a a_{ij}	Sensibilidad de lambda a un cambio en uno de los índices vitales (a_{ij}); directamente equivalente a un gradiente de selección en genética cuantitativa
Elasticidad (e_{ij})	$s_{ij} * a_{ij}/\lambda$	Sensibilidad proporcional de lambda a un cambio en un elemento de la matriz (a_{ij})
Estructura estable de edad (st)	Eigenvector derecho	Proporción poblacional por categoría de edad
Valor reproductivo	Eigenvector izquierdo	Valor de un individuo de una categoría de edad determinada como un cimiento para el crecimiento poblacional

Análisis de sensibilidad

La adecuación está determinada por la supervivencia (l_x) y la fecundidad (m_x). El análisis de sensibilidad consiste en el conocer qué tan sensible es la adecuación a cambios en cada elemento en la matriz mientras que los demás elementos se mantienen constantes. Nos dice dónde están distribuidas las presiones de selección en los elementos de la matriz. Tales sensibilidades fueron calculadas por primera vez por Hamilton (1966) y Emlen (1970). El aprovechamiento de análisis de sensibilidad se generalizó cuando Caswell (1978) mostró que las sensibilidades pueden ser directamente calculadas de los eigenvectores de la proyección matricial. Este tratamiento fue retomado por Van Groenendael *et al.* (1988).

El análisis de sensibilidad (Caswell, 1978) está dado por el eigenvalor dominante λ de cierta matriz. Mide la sensibilidad del crecimiento de una población a pequeños cambios en las probabilidades, ya sea del nacimiento, crecimiento, supervivencia ó fecundidad. Los

parámetros de las categorías de edad de la historia de vida están expresados en un sistema de tiempo discreto de ecuaciones diferenciales lineares de las cuales el eigenvalor dominante define el índice de crecimiento poblacional (Caswell, 1978). La estructura estable por edad y los valores reproductivos son obtenidos por los correspondientes eigenvectores derechos e izquierdos, w y v . La sensibilidad, s_{ij} , de λ a un cambio en un elemento de la matriz, a_{ij} de A es obtenida por el diferencial parcial, $\partial^{1,2}$:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

donde s_{ij} es la sensibilidad de λ a cambios en el elemento a_{ij} de la matriz.

Análisis de elasticidad

Debido a que la fecundidad y la supervivencia no se pueden comparar ya que son medidos a diferentes escalas, se establece un análisis de elasticidad que mide la sensibilidad como función de un cambio proporcional ya sea en la supervivencia o en la fecundidad. Los análisis de elasticidad fueron implementados por Cole (1954), Lewontin (1965) y Mertz (1971) y pueden ser usadas para cualquier población. Caswell (1989) y De Kroon *et al.* (1986) introdujeron el cálculo de las elasticidades de los eigenvalores a cambios en los índices vitales.

La elasticidad de λ con respecto a a_{ij} también puede ser definido como la pendiente de $\log \lambda$ graficada contra $\log a_{ij}$. El análisis de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 1989) estima el efecto de un cambio proporcional en los parámetros demográficos en el índice de crecimiento poblacional y tiene la útil propiedad de sumar uno (De Kroon *et al.*, 1986; Mesterson y Gibbons 1993). La elasticidad estima el cambio proporcional para la

tasa de crecimiento poblacional dado por un cambio en algún estadio o en un proceso demográfico y explica cómo está repartido cada elemento en la matriz. Al ser proporcional sirve para hacer comparaciones estandarizadas.

La elasticidad de un elemento en la matriz a_{ij} es obtenida como:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

OBJETIVOS

Objetivos generales

En este trabajo se hizo un análisis demográfico para evaluar la situación actual de una población de iguana negra de la región de Nizanda–Zapote en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca sujeta a una explotación sin control mediante análisis prospectivos de perturbación. Se obtuvieron la tasa de crecimiento poblacional, la tasa intrínseca de crecimiento, el valor reproductivo, el tiempo generacional, la tasa finita de crecimiento y los parámetros demográficos que contribuirán más al crecimiento poblacional. Además, se resumieron datos recabados sobre varios aspectos de su biología e historia de vida para establecer a futuro un plan de manejo y explotación racional en estado silvestre, y con esto lograr el mantenimiento de las poblaciones naturales en condiciones de explotación sustentable.

Objetivos particulares

- Se estimó el tamaño poblacional de hembras de iguana negra mediante el método de marcaje-recaptura.
- Se construyó una tabla de vida vertical con la probabilidad de supervivencia y fecundidad por categoría de edad obtenida. A partir de la tabla, se calculó la esperanza media de vida, la probabilidad de mortalidad, el tiempo generacional y el valor reproductivo y se graficó la curva de crecimiento poblacional y la curva de supervivencia.
- Para realizar los análisis prospectivos de perturbación fue necesaria la construcción de una matriz de Leslie a partir de la cual se obtuvieron los valores y vectores propios de la matriz, λ y las matrices de sensibilidad y elasticidad.

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la región de Nizanda-Zapote ubicada en la vertiente del Pacífico del Istmo de Tehuantepec, al sureste del Estado de Oaxaca. La región de cacería atraviesa los ejidos de Nizanda y Zapote, traspasando la frontera de los municipios de Asunción Ixtaltepec e Ixtepec, en el Distrito de Juchitán. El acceso a la zona es a través del poblado de Nizanda ($16^{\circ} 39'N$ y $95^{\circ} 00'W$) a 9 kilómetros de la desviación a la Mata ubicada a 30 km al norte de Juchitán y 30 km al sur Matías Romero (Figura 3) sobre la carretera transístmica. La zona de caza de las iguanas incluye zonas aledañas al río Mazahua, que corre lateralmente al Cerro Verde (en Nizanda), y zonas aledañas al río Chilona que se extiende desde el poblado de Nizanda hasta el Cerro de Tilo en Zapote. La vegetación predominante es selva baja caducifolia (Pérez *et al.* 2001).

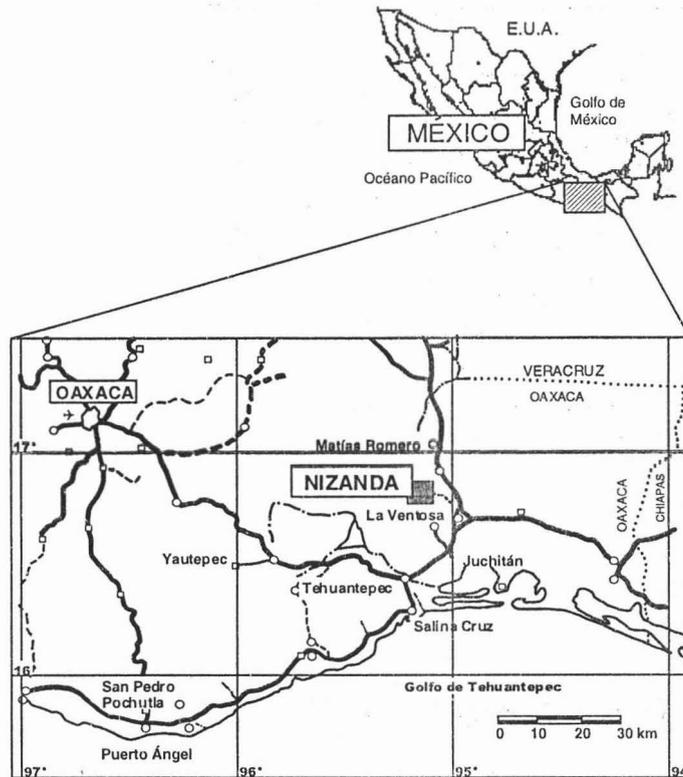


Figura 3. Ubicación del área de estudio Nizanda-Zapote, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca (Tomado de González-Monfil, 2002).

MÉTODOS

Obtención de datos demográficos y de historia de vida

Los datos sobre la biología reproductiva se obtuvieron durante una temporada de oviposición, en marzo-abril del 2000 con la ayuda de 35 cazadores de la región y de varios voluntarios quienes recabaron la información. Se tomaron datos de las capturas hechas por los pobladores de la zona, registrándose datos morfométricos y cortándosele la segunda falange del dedo II derecho para conocer su edad mediante esqueletocronología (Reynoso-Rosales, 2000; Aguirre-Hidalgo, 2002; Salas-Tapia y Reynoso, en proceso). Se reportó el total de las recapturas de las iguanas liberadas en el 2000, hechas por 67 cazadores durante marzo y abril del 2001.

Del total de las iguanas atrapadas se seleccionaron 200 al azar de las utilizadas y fueron colocadas en iguanarios de desove previamente construidos. Después de la oviposición, se registró la fecha de oviposición, número de huevos puestos, número de huevos infértiles y rotos, y el peso postoviposición de la hembra. Las iguanas fueron marcadas con chaquiras, tatuajes en caliente y pintura, y se liberaron en los mismos sitios donde fueron capturadas para su recaptura el año siguiente. Los huevos se colocaron en nidos seminaturales y se determinó la tasa de eclosión (Álvarez y Reynoso, en proceso) y proporción de sexos al eclosionar (González-Monfil, 2002).

Estimación del tamaño poblacional

Debido a la dificultad para capturar en el campo a crías y juveniles de iguanas de la categoría de uno, dos y tres años, ya que tienden a esconderse en la vegetación como mecanismo de defensa se tuvieron que estimar artificialmente. La tabla de vida y la

estructura de la población en estas categorías se ajustó a una curva exponencial decreciente aplicando una regresión lineal, bajo el supuesto de una estructura estable de edades ya que se supone que esta iguana ha estado sujeta por varias décadas a presiones de cacería. En teoría, en un ambiente constante, la proporción de individuos de las diferentes categorías de edad o estadios tiende hacia una distribución estable de edades.

Para obtener el estimado del tamaño de la población, en este caso el número de hembras totales calculadas con posible incidencia sobre los sitios de anidación, se utilizó la técnica de marcaje-recaptura a partir del índice poblacional de Petersen-Lincoln (Petersen, 1896):

$$N = an / r$$

donde **N** corresponde al número estimado de individuos en la población, **a** es el número total de iguanas marcadas en el primer muestreo, **n** es el número total de iguanas capturadas en el segundo muestreo y **r** es el número total de iguanas recapturadas. El índice de Petersen-Lincoln proviene de cuatro supuestos comunes para poblaciones cerradas (Anexo 2). El método asume que la población no cambia al terminar el periodo de estudio, y utiliza sólo un periodo de recaptura, por lo que se asume una probabilidad constante de captura, lo que es legítimo para estimar el total de la población. Bailey (1951; 1952) sugirió que en muestreos pequeños sólo se necesita hacer un estimado parcial de la ecuación anterior con base en una aproximación binomial para la distribución hipergeométrica:

$$N = n (a + 1) / r + 1$$

El estimador Petersen-Lincoln usado por Lincoln (1930) se utilizó también para simular el número de hembras que son reclutadas al año siguiente con el fin de ver si el

reclutamiento de las hembras totales de la población proveyeran suficientes individuos para recuperar las iguanas cazadas el año anterior. Estas simulaciones se hicieron recalculando los valores absolutos del número de hembras reproductivas por categoría de edad con base a las proporciones obtenidas en el campo. Posteriormente se utilizaron los parámetros demográficos antes mencionados obteniéndose el número de reclutamiento de hembras y número de hembras que alcanzaron la edad reproductiva por categoría de edad y totales. Se calculó el error estándar para tales estimaciones de la siguiente manera:

$$N_{tot} = \sqrt{\frac{[(n_1)^2(n_2+1)(n_2-m_2)]}{((m_2+1)^2 \times (m_2+2))}}$$

donde n_1 es el número de iguanas hembras capturadas en el 2000, n_2 es el número de iguanas hembras capturadas en el 2001 y m_2 es el número de recapturas.

El número de hembras reclutadas a la siguiente generación se calculó multiplicando el número de hembras por categoría de edad, por el número de huevos esperado (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000), las proporciones de huevos fértiles (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000), el porcentaje de eclosión de huevos (Álvarez y Reynoso, en proceso) y la proporción de hembras (González-Monfil, 2002).

El número de hembras fértiles a la siguiente generación se calculó multiplicando el número de hembras reclutadas por categoría de edad por la proporción de supervivencia. La proporción de supervivencia a la edad reproductiva es un dato esperado de acuerdo a la estrategia de selección r , que caracteriza a las iguanas. Suazo y Alvarado (1994) reportan la

supervivencia del 3 al 5% de las crías a edad adulta en iguana negra, pero en la actualidad no existen datos en la literatura que soporten este valor para la iguana negra. En este trabajo se decidió utilizar como valor de supervivencia de crías a edad adulta el 5%.

Tabla de vida

Se emplearon las supervivencias específicas para cada categoría de edad a la madurez y la fecundidad para la construcción de la tabla de vida. La tabla de vida se construyó con las siguientes columnas: x , l_x , n_x , d_x , e_x , T_x , L_x , v_x como cualquier tabla de vida (Deevey, 1947) (Anexo 3). La columna l_x se refiere enteramente a hembras (tablas de fecundidad) y representa el número de hembras vivas durante el intervalo de edad obtenido como una fracción de una población inicial de uno, expresado como la expectativa de vida al nacimiento a la edad x (Birch, 1948).

La columna fecundidad por categoría de edad m_x se registró como el número promedio de huevos hembra totales por hembra por cada categoría de edad. El valor en la curva $\sum_x m_x$ en un tiempo en particular representa el total de nacimientos hasta ese tiempo por el número de hembras originales. Se comparó la curva de supervivencia obtenida con los tres tipos generales de curvas de supervivencia propuestos por Deevey (1947) y Slobodkin (1961).

Se obtuvo el valor reproductivo por categoría de edad que se define como el aporte de crías a la siguiente generación de las hembras de la categoría x desde la edad x hasta el final de sus vidas (Stearns, 1992). El tiempo generacional (T_x) es el tiempo promedio que transcurre entre el nacimiento de una madre y el nacimiento de su cría. También puede definirse como la edad a la cual la tasa de reemplazo sería la misma que con el esfuerzo

reproductor repartido en varias edades, si todo el esfuerzo reproductor se concentrara en esa edad (Ravinovich, 1980).

Con los datos obtenidos en la tabla de vida se graficó el número estimado de hijas por categoría de edad, la curva de crecimiento poblacional $l_x m_x(R_0)$, la curva de supervivencia l_x .

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional r , es la tasa *per capita* instantáneo de crecimiento de una población. Si $r > 0$ la población crece, decrece para $r < 0$ y se mantiene estable si $r = 0$.

$$r = \ln \lambda \quad \text{ó} \quad r_{\text{est}} \approx \frac{\ln R_0}{T}$$

Se obtuvo la tasa de reproducción neta (R_0) o factor de multiplicación de una población. Si R_0 es mayor de 1 existe un incremento poblacional; si obtenemos una R_0 menor de 1 existe un decremento poblacional; y si obtenemos una R_0 igual a 1, la población se mantiene constante. Esto es:

$$N_{T+1} = R_0 N_T$$

Lambda (λ) es una tasa por unidad de tiempo de multiplicación o la tasa finita de crecimiento poblacional: $N_{T+1} = \lambda N_T$, $\lambda = e^r$, y $r = \ln \lambda$, cuando $r = 0.0$, $\lambda = 1.0$ y $R_0 = 1.0$.

Estas son las condiciones en donde una población no crece, ya que cada hembra se reemplaza a si misma en promedio con una hija reproductora. Pero, si lo que se requiere es medir el índice de crecimiento de una población en el campo, la mejor medida es la empírica, $N_{t+1} = N_t$ ó índice observado de multiplicación por unidad de tiempo, en donde si la población está aislada y es cerrada para una distribución estable de edad, esta proporción se aproximaría a λ . Los índices pequeños de incremento tienen grandes efectos; por

ejemplo, una población creciente a $r = 0.1$, se duplicaría en tan solo siete eventos reproductivos.

Modelo matricial clasificando la población por edades

Se categorizó la población de hembras de iguana negra *Ctenosaura pectinata* de Nizanda-Zapote, Oaxaca, con base en el supuesto de dinámica de poblaciones de Lewis (1942) y Leslie (1945), que dice que en una población bisexual, sólo las hembras se toman en consideración. Esta suposición se realiza para simplificar el análisis y porque habitualmente son las hembras las que condicionan la dinámica de la población. Esto equivale a decir que consideramos que siempre hay machos suficientes para fecundar a las hembras (Anexo 4).

Se emplearon matrices de proyección por categoría de edad para describir y resumir la demografía de la población a través del tiempo (Caswell, 1989). Los elementos de la matriz son expresadas en términos de los parámetros demográficos de la tabla de vida lo que permite que $P_i = a_{ij}$ lo que representa la probabilidad de supervivencia, o probabilidad de transición de una categoría de edad i a otra j (p). Este parámetro se obtiene de la división de la supervivencia de una categoría de edad, entre la supervivencia de la categoría de edad anterior. Los valores resultantes se acomodan dentro de la matriz de forma diagonal comenzando desde la esquina izquierda y terminando en la penúltima columna de la esquina inferior de lado derecho, como se observa en la construcción de una matriz de Leslie; colocando ceros en las celdas restantes (Figura 4). Los valores de la primer fila de f representan la fecundidad por categoría de edad y se registraron como el promedio del número de hijas que deja una hembra por categoría de edad que en este estudio se tomaron de acuerdo al número promedio de huevos hembra totales por hembra por cada categoría de edad. En base a estos dos parámetros se construyó la matriz de transición, para realizar los

modelos prospectivos de perturbación, análisis de sensibilidad (Caswell, 1978) y análisis de elasticidad (De Kroon, 1986; Caswell, 1989).

$$A = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_3 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

Figura 4. Construcción de una matriz de Leslie.

La matriz de Leslie tiene una raíz latente dominante, que es el equivalente a la tasa finita de crecimiento λ . Cuando esta matriz ha alcanzado la estructura estable de edades, es factible hacer una estimación rápida de λ dividiendo N_{T+1}/N_T . El cálculo de λ se hizo con el método de potencias. Al terminar con la construcción de la matriz de Leslie, se calculó la sensibilidad de los eigenvalores en los elementos de la matriz a_{ij} . Los valores propios (*eigenvalores*) son funciones de los elementos a_{ij} : expresada implícitamente por la siguiente ecuación característica $\det(A - \lambda I) = 0$, donde **A** es una matriz cuadrada e **I** es la matriz identidad.

Obtención de los valores y vectores propios. Posteriormente se obtuvieron los valores propios derechos (eigenvalores) y los vectores propios derechos (eigenvectores) de la matriz construida proyectando el modelo en el tiempo. El cálculo se obtiene del producto de la matriz de transición **A** por el vector inicial. El vector inicial es el número de hembras por categoría de edad, entre la suma del total de hembras de cada categoría de edad.

Los vectores se obtienen cuando se alcanza la estructura estable de edades del eigenvector de la matriz **A**. Con el vector obtenido del producto de la matriz de transición

por el vector inicial (v_0), calculando el siguiente vector (v_1), y así sucesivamente n tiempos (v_n), hasta que el vector alcanzó la estructura estable de edades v_{eig} . Cada elemento de los vectores obtenidos se dividió entre el elemento correspondiente al vector del tiempo anterior y de cada vector producido se calculó su promedio, obteniéndose un promedio por cada vector. Los promedios de cada vector también deben alcanzar una estabilización al tiempo n . Este valor, es la constante escalar λ derecha o eigenvalor real máximo, también conocida como la tasa finita de crecimiento de la población. El eigenvector corresponde al mismo tiempo n en donde se alcanza la estructura estable de edades.

Todo el procedimiento anterior se repite con la matriz de transición transpuesta, que se conoce como A^T . En la transposición de la matriz A , las columnas de la matriz se convierten en filas, y las filas en columnas (Figura 5).

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 4 & 5 & 6 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix} \quad A^T = \begin{bmatrix} 1 & 4 & 7 \\ 2 & 5 & 8 \\ 3 & 6 & 9 \end{bmatrix}$$

Figura 5. Matriz transpuesta.

Con la matriz de transición se obtiene el eigenvalor izquierdo y el eigenvector izquierdo. Con los eigenvectores (derecho e izquierdo) se construye una nueva matriz de vectores. El eigenvector izquierdo se acomoda en la primera columna de la matriz, y el eigenvector derecho se acomoda en fila a partir de la segunda columna de la matriz (Figura 6).

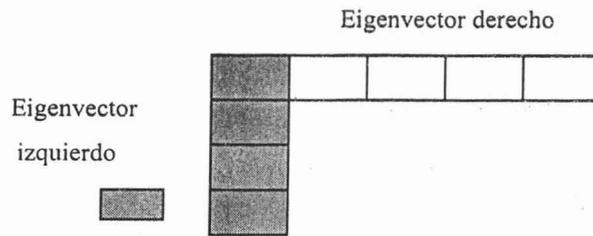


Figura 6. Construcción de la matriz de vectores.

Con esta matriz se realiza la matriz producto multiplicándose el eigenvector izquierdo por el eigenvector derecho. Cada uno de los elementos de la matriz producto, se divide entre el producto escalar que a su vez se obtiene del producto de cada elemento del eigenvector izquierdo por el elemento correspondiente del eigenvector derecho:

$$\begin{array}{rcl}
 \text{Eigenvector}_1 \text{ iza.} \times \text{Eigenvector}_1 \text{ der.} & = & \text{Valor} \\
 \text{Eigenvector}_2 \text{ iza.} \times \text{Eigenvector}_2 \text{ der.} & = & \text{Valor} \\
 \cdot & & \cdot \\
 \cdot & & \cdot \\
 \cdot & & \cdot \\
 \text{Eigenvector}_n \text{ iza.} \times \text{Eigenvector}_n \text{ der.} & = & \text{Valor} \\
 & & \Sigma \text{ Valor} = \text{Producto escalar}
 \end{array}$$

Figura 7. Obtención del producto escalar.

La matriz obtenida, es la matriz de sensibilidad no depurada, por lo que se depura y se obtiene la matriz de sensibilidad S (Caswell, 1978), en donde la tasa asintótica de crecimiento poblacional está dada por el valor propio dominante “λ” de la matriz A. Dicho análisis nos otorga una medida de los cambios absolutos ocurridos en λ ocasionados por cambios en cada elemento de la matriz.

Análisis de Sensibilidad

El cálculo de la matriz de sensibilidad (Caswell, 1978) se realizó de acuerdo a la siguiente expresión:

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

donde $v_i w_j$ es la matriz producto del eigenvector derecho por el eigenvector izquierdo y a su vez w equivale al eigenvector derecho y v equivale al eigenvector izquierdo. La expresión $\langle v, w \rangle$ es el producto escalar (Figura 7).

Análisis de Elasticidad

Se construyó la matriz de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell 1989), lo que nos da una medida de la susceptibilidad de A , a cambios proporcionales en los coeficientes de dicha matriz. Esta matriz estima el cambio proporcional para la tasa de crecimiento poblacional dado por un cambio en algún estadio o en un proceso demográfico y explica cómo está repartido cada elemento en la matriz. Se utiliza para identificar los elementos de la matriz con el mayor efecto sobre el valor de λ . Este análisis comenzó con el propósito de estandarizar la probabilidad de transición con la fecundidad ya que son escalas intrínsecamente distintas, es decir, los valores de supervivencia se encuentran entre 0 y 1, mientras que las fecundidades pueden llegar a ser muy altas, lo que produce una mayor sensibilidad en la supervivencia y una menor sensibilidad en la fecundidad, haciendo que no se puedan comparar en proporciones. Esto sugiere la realización de un análisis con una sensibilidad proporcional o análisis de elasticidad, el cual está definido por:

$$e_{ij} = \text{Cambio fraccional en } \lambda / \text{Cambio proporcional en } a_{ij}$$

El cálculo de la matriz de elasticidad se realizó en base a la siguiente ecuación:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

Se obtuvo el producto de cada uno de los elementos de la matriz de sensibilidad, por su elemento correspondiente en la matriz de transición, y el producto resultante; es decir, cada elemento de la matriz se dividió individualmente entre el eigenvalor derecho (λ derecha).

Al finalizar los análisis, se comparó el vector estable de proporciones obtenido en dichos análisis con el vector inicial, la matriz de transición **A**, con la matriz de sensibilidad **S** y con la matriz de elasticidad **E**.

RESULTADOS

Estructura de tamaño poblacional observada

Con datos recabados de 442 iguanas negras hembras grávidas capturadas (Reynoso-Rosales, 2000) y la esqueletocronología de la iguana negra (Salas-Tapia y Reynoso, en proceso) se registraron hembras de siete categorías de edad reproductivas (Cuadro 2).

De acuerdo con estudios realizados en iguana negra *Ctenosaura pectinata*, el número promedio de huevos por categoría de edad así como el porcentaje de fertilidad fue obtenido por Aguirre-Hidalgo (2000), el porcentaje de eclosión de los huevos fértiles fue calculado por Álvarez y Reynoso (en proceso) y la proporción sexual de 1:1 por (González-Monfil, 2002), por lo que $m_x = N_x/2$, en donde N_x es el total de iguanas nacidas por hembra a la edad x . El número de hembras reclutadas a la siguiente generación resultó un total de 6932 hembras crías totales reclutadas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número total de hijas promedio por categoría de edad, número promedio de huevos por hembra (Aguirre, 2000), % de huevos fértiles (Aguirre, 2000), % de eclosión de huevos fértiles (Álvarez y Reynoso, en proceso) y proporción de hembras (González-Monfil, 2002) para la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Categoría de edad reproductiva	No. de hembras reproductivas por categoría de edad	No promedio de huevos por hembra	% de huevos fértiles	% de eclosión de huevos fértiles	Proporción de hembras	No. de hembras en F2* por categoría de edad
3	25	44.9627	0.977	0.676	0.5	371.1964
4	191	46.6916	0.977	0.676	0.5	2944.9928
5	154	48.1448	0.977	0.676	0.5	2448.3983
6	59	48.6513	0.977	0.676	0.5	947.8909
7	10	51.8096	0.977	0.676	0.5	171.0889
8	2	48.4418	0.977	0.676	0.5	31.9935
9	1	51.0936	0.977	0.676	0.5	16.8724
Totales	442					6932.4336

F2* equivale a las hembras de la segunda generación

El número de hembras nacidas y el número de hembras que alcanzan la madurez sexual a la siguiente generación dio un total de 346 hembras totales fértiles en t+1 (Cuadro 3). La proporción de supervivencia a la edad reproductiva es un dato que está de acuerdo a la estrategia de selección r, que caracteriza a las iguanas (Suazo y Alvarado, 1994), reportan la supervivencia del 5% de las crías a edad adulta en iguana negra.

Cuadro 3. Número de iguanas hembras nacidas y número de hembras que alcanzan la madurez sexual en la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Categoría de edad	Número de hembras en t+1 por categoría de edad	Tasa de supervivencia a la primera reproducción (Suazo y Alvarado, 1994)	Número total de hembras adultas
3	371	0.05	18
4	2945	0.05	147
5	2448	0.05	122
6	947	0.05	47
7	171	0.05	8
8	31	0.05	2
9	16	0.05	1
Totales	6932		347

Estimación del tamaño poblacional

El tamaño total de la población de hembras reproductivas estimado con el índice de Petersen-Lincoln (Petersen, 1896; Lincoln, 1930) indica que hay alrededor de 4000 hembras con influencia en las zonas de anidamiento.

El número de hembras maduras reclutadas anualmente a la siguiente generación es igual a 347 (Cuadro 3) y representa cerca de 100 individuos menos del total de hembras cazadas en el periodo (Cuadro 4). Al simularse el número de hembras que serán reclutadas al año siguiente se estimó un total de 3180 iguanas maduras hembras anuales. Este valor

permite conocer si el reclutamiento del total de hembras proveen suficientes individuos para recuperar las iguanas cazadas durante el año anterior (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número total de iguanas negras hembras fértiles en $t+1$ (e.e.=error estándar).

Número total de hembras fértiles en $t+1$	Datos obtenidos en el campo	Datos estimados por el índice de Petersen-Lincoln (1930)
No. de hembras totales capturadas	442	4054 \pm 677 e.e.
No. de hembras maduras anuales reclutadas	347	3180 \pm 531 e.e.

Estimación de la estructura “teórica” con la curva exponencial decreciente

El número de iguanas hembras en las categorías de edad 1, 2 y 3 inferido con una regresión se muestra en el cuadro 5 y se representa gráficamente en la figura 8, tomando en cuenta que la supervivencia por categoría de edad es exponencial.

Este modelo se basa en los siguientes supuestos: 1) la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote es una población con una estructura estable de edades y 2) Los procesos demográficos mantienen sus tasas constantes a lo largo del tiempo.

Cuadro 5. Número de iguanas negras hembras para la categoría de edad 1, 2 y 3 estimado a partir de la regresión (en negritas) y se representa gráficamente en la figura 1.

Categoría de edad	No. de hembras
0	6932
1	4075
2	1500
3	552
4	191
5	154
6	59
7	10
8	2
9	1

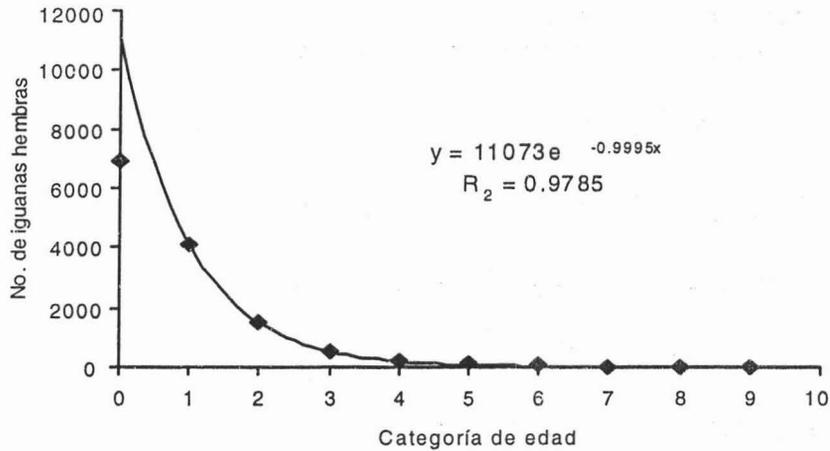


Figura 8. Análisis de regresión, para estimar el número de hembras de la categoría 1, 2 y 3 de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Tabla de vida

En la tabla de vida se representan las columnas utilizadas por Deevey (1947) y Conell (1970): la supervivencia l_x , fecundidad m_x , mortalidad q_x , esperanza media de vida e_x , y valor reproductivo v_x construida en base a las 10 categorías de edad (Cuadro 7).

El tiempo generacional T_x dio un total de 3.7 años. El valor reproductivo resultó un total de 1.6496 donde la edad que tiene un mayor aporte de crías a la siguiente generación desde la edad x hasta el final de su vida es la quinta categoría o la edad a la segunda reproducción (Figura 9).

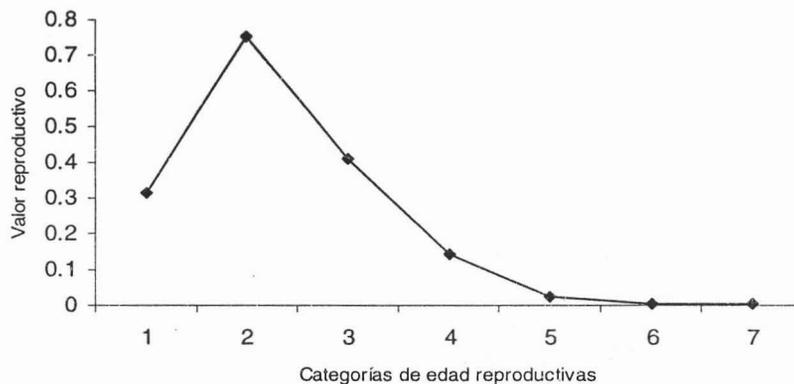


Figura 9. Valor reproductivo (v_x) por categoría de edad de la tabla de vida de la población de iguana negra en Nizanda-Zapote, Oaxaca.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional obtenido como $r \approx \ln R_0/T$ fue de 0.19 y obtenida como $r = \ln \lambda$ resultó de 0.15, ambos resultados indican que la población está creciendo. La r óptima con la ecuación Euler-Lotka resultó ser de 0.2015 alcanzando la igualdad, por lo que la población crece exitosamente

El número estimado de hembras por categoría de edad (Figura 10) muestra que el número de hembras disminuye conforme se aumenta la edad.

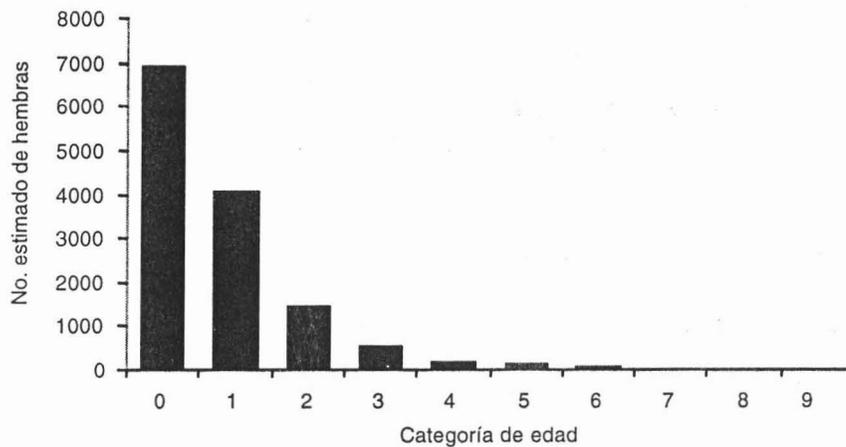


Figura 10. Número estimado de hembras por categoría de edad de la población de iguanas negras en Nizanda-Zapote, Oaxaca.

En la figura 11 se representa la tasa de reproducción neta por categoría de edad. La suma de estos índices o de la columna $l_x m_x$ es conocida como la tasa de reproducción neta de la población (R_0) y resultó un total de 2.1293 significando que la población está creciendo. Asimismo se observa que la mayor contribución a la suma total de la tasa de reproducción neta es por la categoría de edad 3.

Cuadro 6. Tabla de vida de *Ctenosaura pectinata* de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Categoría de edad	Intervalo de edad x	No. de iguanas hembras	l_x	m_x	$l_x m_x$	q_x	e_x	v_x
0	0,1	6932	1	0	0	0.4121	1.4441	0
1	1,2	4075.6058	0.5879	0	0	0.6319	1.1057	0
2	2,3	1500.2314	0.2164	0	0	0.6319	1.1457	0
3	3,4	552.2355	0.0796	14.8478	1.1828	0.6541	1.2542	0.3140
4	4,5	191	0.0275	15.4188	0.4248	0.1937	1.6806	0.7531
5	5,6	154	0.0222	15.8986	0.3532	0.6169	0.9642	0.4072
6	6,7	59	0.0085	16.0659	0.1367	0.8305	0.7118	0.1411
7	7,8	10	0.0014	17.1088	0.0246	0.8	0.75	0.0258
8	8,9	2	0.0002	15.9967	0.0046	0.5	0.75	0.0058
9	9,10	1	0.0001	16.8724	0.0024			0.0024
$R_0 = 2.1293$						$\Sigma v_x = 1.6496$		

En este trabajo la edad 0 se refiere al número de huevos.

l_x es la probabilidad de supervivencia desde que nacen a una edad x .

m_x es la fecundidad esperada (No. de hijas) producida por hembra de una edad x .

R_0 es la tasa reproductiva neta = a la $\Sigma l_x m_x$.

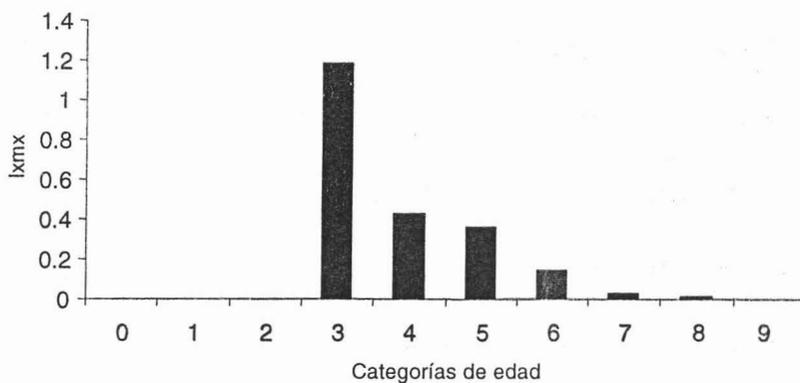


Figura 11. Tasa de reproducción neta $R_0 = \sum l_x m_x$ de la población de iguanas negras en Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Los patrones de supervivencia l_x y fecundidad m_x por categoría de edad para la cohorte se presentan en la figura 12, donde se observa que en las primeras categorías de edad la supervivencia está reducida, ya que cae de manera rápida. En cuanto a la fecundidad la mayor se observa en la quinta categoría de edad, y la mayoría de estas fecundidades se expresa prácticamente a la mitad de la vida de la cohorte en las categorías 5, 6 y 7, y disminuye en los últimos años de vida con las hembras viejas de baja fecundidad (Figura 12).

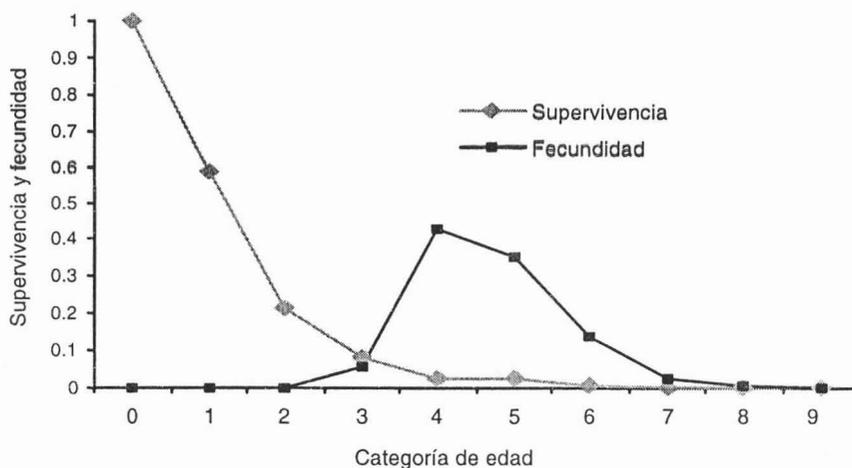


Figura 12. Curva de supervivencia l_x y fecundidad m_x de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca

Con la proporción de iguanas hembras sobrevivientes se realizó la curva de supervivencia de la cohorte propuesta por Deevy (1947) y Slobodkin (1961). Este tipo de curva cóncava corresponde a la curva de supervivencia tipo III, en donde se aprecia que existe un alto índice de mortalidad en las etapas juveniles (Figura 12).

En cuanto a la mortalidad representada por la columna q_x en la tabla de vida se observa que la mayoría de las categorías de edad presentan una alta mortalidad, excepto la categoría 5, lo que significa que las hembras de la categoría 5 son menos vulnerables a la depredación.

De acuerdo a los datos alcanzados se observa que la mayor supervivencia y la mayor esperanza de vida se alcanzan a los cinco años de edad, época en la que la hembra es menos vulnerable, a los depredadores y al ambiente. La esperanza de vida representada en la columna e_x en la tabla de vida (Cuadro 6) es más grande en la categoría de edad 5 y en la categoría de edad 1.

En el ciclo de vida diagramático (Figura 13) se representan las probabilidades de supervivencia y las fecundidades por categoría de edad.

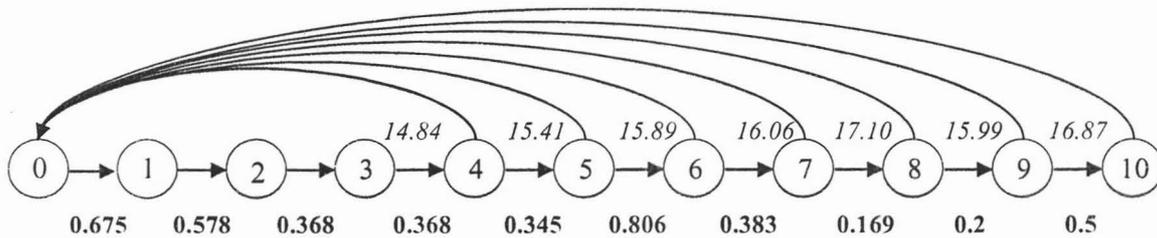


Figura 13. Ciclo de vida diagramático de la población de iguana negra de Nizanda-Zapote, Oaxaca constituido por diez categorías de edad 1-10 y la categoría cero que representa el número de huevos. Los números en itálicas representan las fecundidades por categoría de edad y los números en negritas las probabilidades de transición por categoría de edad.

Modelo matricial

Estimaciones de la probabilidad de supervivencia de pasar de una categoría a otra

La probabilidad de transición a la siguiente categoría de edad obtenida mediante la división de la categoría de edad, entre la categoría de edad anterior (Cuadro 7), es necesaria para la construcción del modelo.

Cuadro 7. Obtención de probabilidades de transición.

Categoría de edad	Iguanas hembras	Transición	Categoría de edad / la categoría de edad anterior	Total
0	6932	0-1	1 / 0	0.5879
1	4076	1 a 2	2 / 1	0.3681
2	1500	2 a 3	3 / 2	0.3681
3	552	3 a 4	4 / 3	0.3458
4	191	4 a 5	5 / 4	0.8062
5	154	5 a 6	6 / 5	0.3831
6	59	6 a 7	7 / 6	0.1694
7	10	7 a 8	8 / 7	0.2
8	2	8 a 9	9 / 8	0.5
9	1	9 a 10	10 / 9	

La construcción del modelo matricial se realizó con las probabilidades de transición (Cuadro 7), las cuales se disponen subdiagonal de la matriz **A** colocando ceros en las celdas restantes. Los valores de la primera fila corresponden a las fecundidades que se tomaron de acuerdo al promedio del número de huevos por categoría de edad de hembras (Cuadro 8). De esta matriz se obtuvieron el eigenvalor derecho y los eigenvectores derechos.

La matriz **A** (Cuadro 10) es la parte más importante del modelo, ya que es aquí donde se comienza la prospección hacia el futuro, proyectando cambios en los índices vitales o aplicando algunas variables dependientes. Estos modelos tratan de responder qué pasaría con el crecimiento de la población si los índices vitales fueran cambiados.

Cuadro 8. Número promedio de iguanas hijas hembras por hembra por categoría de edad.

No. de hembras reproductivas por categoría de edad	No. de huevos por tamaño por hembra	% de huevos fértiles	% de eclosión de huevos fértiles	Proporción de hembras	No. de hijas hembras por categoría de edad
25	44.9627	0.977	0.676	0.5	14.8478
191	46.6916	0.977	0.676	0.5	15.4188
154	48.1448	0.977	0.676	0.5	15.8986
59	48.6513	0.977	0.676	0.5	16.0659
10	51.8096	0.977	0.676	0.5	17.1088
2	48.4418	0.977	0.676	0.5	15.9967
1	51.0936	0.977	0.676	0.5	16.8724

Obtención de los valores y vectores propios

El vector inicial obtenido del número de hembras por categoría de edad, entre la suma del total de hembras, de cada categoría de edad se representa en el cuadro 9.

Cuadro 9. Obtención del vector inicial.

Categoría de edad	No. de hembras por categoría	Vector inicial
0	6932	0.5143
1	4075.60	0.3024
2	1500.23	0.1113
3	552.235	0.0409
4	191	0.0141
5	154	0.0114
6	59	0.0043
7	10	0.0007
8	2	0.0001
9	1	7.4E-05
Total	13477.0728	

Obtención de la matriz de transición transpuesta

Para generar la matriz de transición transpuesta A^T las columnas de la matriz A pasan a ser las filas y las filas a columnas. La matriz transpuesta es necesaria para la obtención del eigenvalor izquierdo y de los eigenvectores izquierdos. En el cuadro 11, las fecundidades forman la primera columna y las supervivencias se encuentran de manera diagonal.

Cuadro 10. Matriz de transición A de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Categorías de edad	categorías infértiles			categorías fértiles						
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	14.8478	15.4188	15.8986	16.0659	17.1088	15.9967	16.8724
1	0.5879	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.3681	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.3681	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.3458	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.8062	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.3831	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.1694	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0

Cuadro 11. Matriz de transición transpuesta A^T .

0	0.5879	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.3681	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.3681	0	0	0	0	0	0
14.8478	0	0	0	0.3458	0	0	0	0	0
15.4188	0	0	0	0	0.8062	0	0	0	0
15.8986	0	0	0	0	0	0.3831	0	0	0
16.0659	0	0	0	0	0	0	0.1694	0	0
17.1088	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
15.9967	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
16.8724	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Obtención de lambda

Lambda se puede obtener de dos maneras con la matriz determinante o con la estabilización de la misma entre la matriz de transición normal matriz A y la matriz transpuesta matriz A^T (Cuadro 12). La estabilización del eigenvalor derecho y el eigenvalor izquierdo se alcanzó al tiempo 40.

Cuadro 12. Lambda derecha e izquierda.

Lambda derecha Matriz A	Lambda izquierda Matriz A^T
1.1743	1.1737

El valor de lambda de 1.1743 indica un crecimiento poblacional, ya que lambda es el parámetro que indica por cuánto se multiplica la población por unidad de tiempo.

Análisis de Sensibilidad

La matriz de sensibilidad representa la mejor síntesis de la demografía de la iguana negra de la región de estudio. En ésta se incluyen las sensibilidades de los índices vitales: supervivencia y fecundidad.

Cuadro 13. Matriz de Sensibilidad S de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca.

Categorías de edad	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	<i>0.0106</i>	<i>0.0031</i>	<i>0.0021</i>	<i>0.0007</i>	<i>0.0001</i>	<i>1.70E-05</i>	<i>7.30E-06</i>
1	0.4307	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.6894	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.6894	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	<i>0.2774</i>	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	<i>0.0591</i>	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	<i>0.0349</i>	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	<i>0.0125</i>	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	<i>0.002</i>	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>0.0002</i>	0

En la matriz de sensibilidad S (Cuadro 13) las fecundidades son mucho menos sensibles que las probabilidades de supervivencia; es decir, la supervivencia se encuentra más asociada al crecimiento de la población. Los elementos más sensibles de la matriz se muestran en negritas (Cuadro 13) y están conformados por la probabilidad de transición de la categoría 2, 3 y 4.

El 99.24% del peso de la matriz de elasticidad es por parte de la supervivencia y el 0.76% de las fecundidades.

Análisis de Elasticidad

Las elasticidades obtenidas indican que el crecimiento de la población de la iguana negra, es más sensible a los cambios en las proporciones de supervivencia que a las proporciones de la fecundidad (Cuadro 14).

Cuadro 14. Matriz de Elasticidad E de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca donde todos los elementos de la matriz suman $0.9999 \approx 1$.

Categorías de edad	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0.1344	0.0411	0.029	0.0096	0.0014	0.0002	0.0001
1	0.2156	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.2161	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.2161	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.0817	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.0405	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.0114	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.0018	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.0003	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0001	0

Debido a que todos los elementos de la matriz de elasticidad están estandarizados y tienen la propiedad de sumar 1, las fecundidades y las probabilidades de supervivencia se pueden interpretar claramente. Según la matriz de elasticidad los elementos más sensibles son: la fecundidad de la categoría 4 y las primeras tres probabilidades de supervivencia: de la categoría de edad 1 a la 2, de la 2 a la 3 y de la 3 a la 4. Estos elementos son los más importantes ya que son las categorías que más participan en el crecimiento de la población. En las probabilidades de supervivencia de las tres primeras categorías de edad recae el mayor peso del crecimiento de la población comparadas a todas las otras categorías de edad, sugiriendo que es probable que cualquier política de manejo debe estar dirigida hacia estas 3 categorías de edad. Si se produjera un gran impacto en éstas, habría un cambio más dramático en las tendencias de la población. En otras palabras debemos poner más atención a estas tres probabilidades de supervivencia, ya que si de alguna manera se capturan más

hembras de esta categoría podría repercutir muy drásticamente en el crecimiento de la población impidiendo el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

El 78.37% del peso de la matriz de elasticidad es causado por la supervivencia y el 21.60% por las fecundidades.

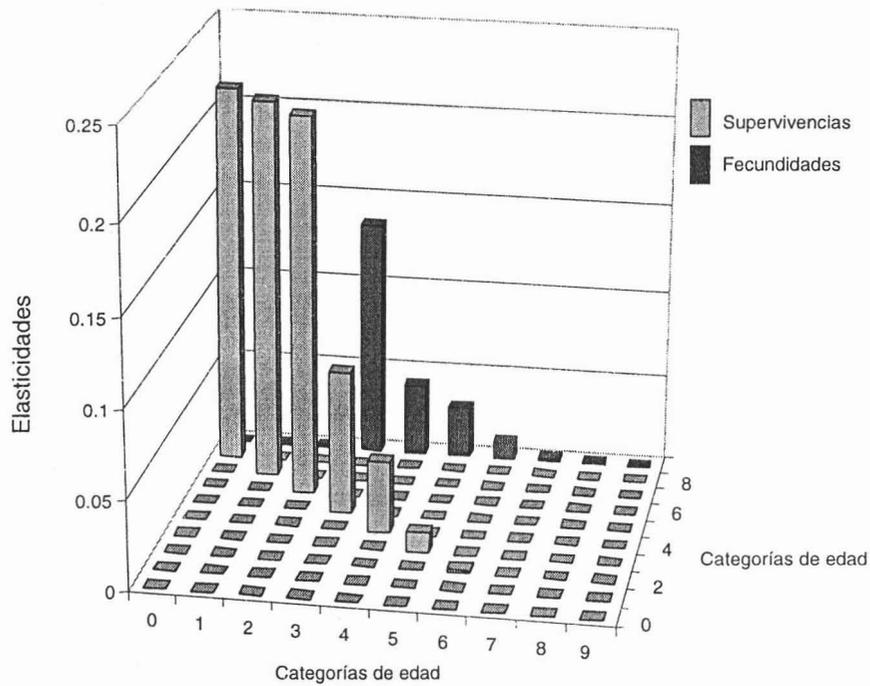


Figura 14. Gráfica de la matriz de elasticidad de la población de iguanas negras Nizanda-Zapote, Oaxaca de acuerdo a los datos del cuadro 14.

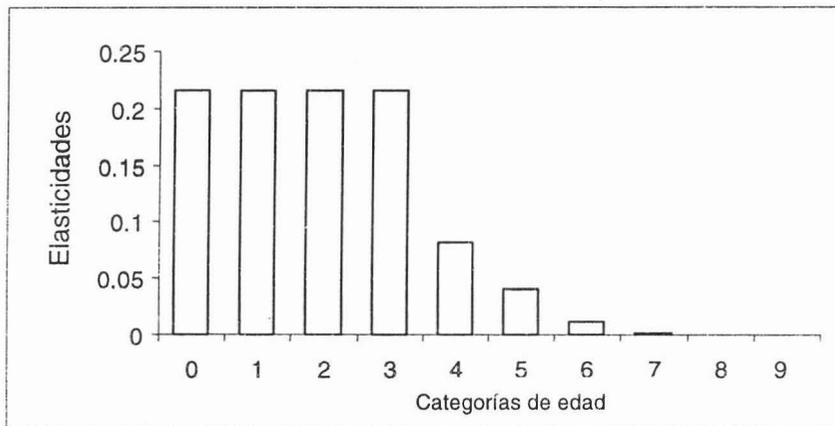


Figura 15. Elasticidades totales de la matriz de elasticidad de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca (suma de supervivencias y fecundidades) por categoría de edad.

DISCUSIÓN

Tamaño poblacional

Los aspectos demográficos revelados por los datos analizados en este estudio, indican un aumento en el número total de individuos de la población. De 442 hembras grávidas cazadas se recuperaron 6932 hembras crías totales, de las cuales sólo 342 hembras alcanzan la madurez sexual, según el dato de supervivencia del 5% de probabilidad de transición de crías a edad adulta esperado por Suazo y Alvarado (1994). De acuerdo al estudio se impide año con año el reclutamiento de cerca del 21% del total de individuos a la población. Dicho de otra manera de cada generación se recupera el 78% de las iguanas hembras removidas del medio. Esta pérdida de individuos de generación en generación aparentemente tendría una repercusión importante en el tamaño poblacional ya que el incremento de la población es dependiente del reclutamiento de un número mayor de nuevos individuos que el removido.

De acuerdo a datos de captura-recaptura estimados, el tamaño poblacional es de 4054.54 hembras con influencia en las zonas de anidamiento. Este dato fue útil al momento de simular el número de hembras maduras que se reclutan año con año habiendo un total de 3179.62 iguanas hembras maduras anuales. Este dato representa un alto reclutamiento pero no el suficiente para recuperar el número de iguanas hembras que es removido de la población por la cacería. Este resultado nos lleva a inferir una disminución a largo plazo en el número total de individuos de la población. También sugiere que no se debe continuar con la misma tasa de captura, ya que podría repercutir con la extinción local de ésta especie.

A pesar de que Aguirre-Hidalgo (2002) indica que la cacería no tiene una importante repercusión en la población, ya que la población total es reemplazada año con año, el presente estudio revela que sí existe una afectación sobre la tasa de crecimiento de la población. Debido a que con año se pierden entre 400 y 500 hembras es necesario construir un plan de manejo adecuado para permanencia de la población de iguanas de la región al largo plazo.

Estructura por edades

La estructura de edades se obtuvo con datos de esqueletocronología (Salas-Tapia y Reynoso, 2000). La tasa reproductiva de una población se entiende a través de la estructura de edades, el crecimiento y la supervivencia (Tinkle, 1967). La estructura de edades ha sido poco estudiada en lagartijas de vida larga, en las cuales participan varias categorías de edad en la reproducción (Tanner, 1965; Tinkle, 1967; Benabib, 1991). La proporción de las distintas categorías de edad en una población determina su condición; se refiere a la reproducción e indica lo que se espera en el futuro. Lotka (1925) demostró que una población tiende a desarrollar una distribución estable de edades, esto es, una proporción más o menos constante de individuos de edades diversas, y si por alguna razón se llegara a romper, la población tenderá a volver a la situación anterior, tan pronto como se establezcan las condiciones normales. Los datos de tabla de vida así como el conocimiento del índice de crecimiento son necesarios para conocer la distribución de edades.

El conocer aspectos demográficos que influyen más significativamente en la dinámica poblacional de las especies contribuye con nuevos datos a la comprensión de la historia de vida de las iguanas y es útil en el ordenamiento de las prioridades de manejo.

Historias de vida

En la iguana negra, los trabajos publicados sobre aspectos reproductores son escasos, por lo que aún se desconocen detalles sobre su historia natural. Aguirre-Hidalgo (2002) conjunta información concerniente a la reproducción de la iguana negra trascendental en el estudio de historia de vida, como son la talla a la primera reproducción, el esfuerzo reproductor, el esfuerzo reproductor por cría y la distribución de la energía entre número y tamaño de las crías.

En todas las especies existe una distribución de sus recursos energéticos entre la supervivencia, crecimiento y reproducción a lo largo de toda su vida. Smith y Fretwell (1974) propusieron que no sólo es importante la cantidad de energía asignada a la reproducción sino la que se asigna hacia cada cría, ya que esto será crítico para maximizar la probabilidad de supervivencia de las crías durante las primeras categorías de edad y el crecimiento de los juveniles para que puedan llegar a reproducirse.

Según los análisis, el esfuerzo reproductor en la iguana negra es alto, y es consecuencia de la conducta de alimentación y de evasión a la depredación. La iguana negra dirige sus recursos energéticos un periodo al año a la reproducción y el resto al crecimiento (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000), coincidiendo con lo mencionado por Heino y Kaitala (1999) donde esta distribución de energía puede ser la forma que se da en organismos de vida larga.

Otro aspecto reproductivo importante involucrado en la historia de vida de la iguana negra es el tamaño a la primera reproducción. Aguirre-Hidalgo (2002) no encontró diferencias entre el esfuerzo reproductor de hembras grandes o chicas, por lo que la energía destinada a la reproducción no aumenta en relación a su tamaño, aumentando la probabilidad de mortalidad en la oviposición de hembras chicas en comparación con

hembras grandes. De este modo el que se requiera llegar a un tamaño determinado puede disminuir los costos reproductores y a su vez puede explicar que las hembras tarden en llegar a la madurez a los 3 años (Salas-Tapia y Reynoso, en proceso).

El crecimiento de una población con reproducción anual y de vida larga depende, entre otras cosas, de la supervivencia del éxito de eclosión de los huevos. En el campo es difícil obtener la densidad de las crías, ya que éstas tienden a esconderse entre la vegetación o en sus nidos para su protección. Por tales razones es muy importante mencionar que el número de hembras que alcanzan la categoría de edad 1, 2 y 3, se estimaron con una regresión lineal (Figura 8). Los nacimientos reflejan la supervivencia de los huevos, y esta a su vez tiene efectos directos sobre la densidad de la población por el reclutamiento de nuevos individuos. En muchos casos la densidad de la población está relacionada con la mortalidad de los huevos (Andrews, 1982).

La probabilidad de supervivencia de las iguanas negras de crías a la edad en que alcanzan su madurez sexual fue relativamente baja. Sólo el 4.93% ó 342 hembras de 6932 hembras crías alcanzan la madurez. La supervivencia de la iguana negra depende principalmente de la disponibilidad de alimento y de la depredación. Sin embargo, un aspecto que está influyendo definitivamente en los valores de supervivencia es el dato especulado por Suazo y Alvarado (1994) quienes suponen un porcentaje de supervivencia del 0.05 %. Aún así, ellos esperan que sólo el 1% de los huevos alcanza la madurez sexual, a diferencia del 4.93% mostrado en este estudio. Estos autores consideran una vida reproductiva de 7 años, un promedio de tamaño de nidada de 43 huevos con lo que esperan que una iguana ponga 300 huevos en su vida, una eclosión del 50% en condiciones naturales y una supervivencia del 3 al 5% de huevos a crías de un año de edad, aunque no muestran datos que soporten sus afirmaciones. Sus resultados difieren con los obtenidos en

este trabajo con datos tomados directamente del campo, el porcentaje de eclosión fue del 67%, el promedio del tamaño de nidada de 48 huevos logrando poner un total de 339 huevos a lo largo de su vida, y la supervivencia de huevos al primer año de vida es del 58%.

Tabla de vida

De acuerdo con los resultados obtenidos en la tabla de vida se puede decir que son precisamente en las primeras categorías de edad donde ocurre la menor supervivencia, reflejada también en el marcado decremento en el número de hembras por categoría de edad (Figura 10). Este patrón es característico de especies correspondientes a la estrategia *r* determinada por una alta producción de descendientes y que sufren generalmente mortalidad muy elevada durante los primeros estadios de vida. Nuestro resultado también coincide con la curva de supervivencia tipo III cóncava para *C. pectinata*. Debido a que la forma de la curva está relacionada con el número de sobrevivientes de la población en cada intervalo de edad, la curva tipo 3 refleja la existencia de una alta mortalidad en las primeras etapas característico de especies *r-estrategas*, seguido de una fase más estable con una mayor probabilidad de supervivencia, y una alta mortalidad acompañada de baja fecundidad en los últimos años de vida como consecuencia de la vejez, como se observa en la curva de fecundidad (Figura 12).

La mayor supervivencia observada en las categorías 5 y 6 sugieren que las hembras son menos vulnerables a depredadores y al ambiente ya que presentan la mayor esperanza media de vida, la más baja mortalidad y la mayor tasa de reproducción neta; y la madurez temprana implica un crecimiento más rápido para reducir riesgos de muerte por un alto costo reproductivo, hembras grandes ponen más huevos. Una madurez temprana puede

deberse a la modificación de estrategia reproductiva a consecuencia de las presiones de captura.

Un estudio de estrategias de historia de vida de las iguanas (Fitch y Henderson, 1978) categorizó a *Ctenosaura similis*, como una especie de estrategia *k* al presentar una esperanza de vida larga, posponer la madurez hasta el segundo o tercer año de vida y producir una sola nidada al año. Pero también dentro de la estrategia *r* al tener muchas crías de tamaño pequeño. Estos mismos autores en un trabajo anterior (Fitch y Henderson, 1977) ubicaron en este mismo esquema a *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* debido al parecido de sus historias de vida.

En particular *I. iguana*, *C. similis* y *C. pectinata* tienen características comunes: tamaño grande, reproducción anual, herbivoría en estado adulto, y cacería sin control por parte del hombre justo en el momento previo a su oviposición. Wiewandt (1982) propuso que la cacería que sufren las especies de *Iguana iguana* y *Ctenosaura similis*, es la fuerza selectiva que dirigió a estas especies a tener una mayor tasa de crecimiento y un tamaño de nidada mayor en comparación con otros géneros y especies de iguanas. Según lo demostrado en el trabajo de Aguirre (2002) una hembra más grande puede tener más huevos, por lo que una talla adulta mayor o una hembra con mayor tasa de crecimiento tiene una contribución importante en la incorporación de nuevos individuos a la población. En trabajos anteriores (Wiewandt, 1982) ha propuesto que la pérdida de iguanas hembras por acción del hombre es el costo en la supervivencia que pueda estar actuando de manera indirecta en las estrategias reproductoras de *C. pectinata*. Algunas de estas estrategias son el tener nidadas más numerosas, una alta tasa de crecimiento, madurez temprana y menor tiempo para alcanzar su primera reproducción. El hecho de que algunos iguaninos no sufran tasas de cacería similares a las tres especies cazadas puede ser lo que esté influyendo en

encontrar la gran diferencia en el tamaño de nidada entre ellos. Dentro de la subfamilia. iguaninae se encuentran géneros y especies que tienen entre 1 y 10 descendientes, como *Brachylophus*, *Dipsosaurus*, *Amblyrhynchus*, *C. quinquecarinata*, *C. defensor* y *C. clarki*, así como las que pueden dejar entre 30 y 90 crías por evento reproductor como son *I. iguana*, *C. similis*, *C. palearis* y *C. pectinata*.

Tasa neta reproductiva R_0 y tasa intrínseca de incremento natural r

Estudios de tablas de vida de especies de lagartijas han generado tasas netas de reproducción (R_0) menores o mayores a 1, así como índices intrínsecos de incremento natural r arriba o abajo de cero, lo que significa un incremento poblacional (Ballinger y Congdon, 1981; Dunham, 1981) o decremento poblacional (Ballinger, 1973; Tinkle y Ballinger, 1972; Andrews, 1982; Tinkle y Dunham, 1986).

La tabla de vida de la iguana negra construida revela una R_0 igual a 2.12. Esto indica que la población de iguana negra está creciendo, contrariamente a lo calculado como porcentaje de reclutamiento de hembras adultas donde se manifiesta un remplazamiento insuficiente de hembras para recuperar las hembras cazadas.

La tasa neta de reproducción R_0 de una población depende de la tasa de crecimiento, supervivencia y edad a la madurez. La alta mortalidad o baja supervivencia de las primeras categorías en la iguana negra se debe principalmente a depredadores naturales en los huevos por insectos, hongos y bacterias y en etapas posteriores a animales silvestres y domésticos. Mientras que una baja supervivencia en las etapas adultas de la iguana negra se debe casi exclusivamente a acciones que guardan alguna relación con el hombre. Esta situación significa que la tasa de pérdida que sufre la población se compensa con el reclutamiento de nuevos individuos al medio. Así mismo, el índice intrínseco de

crecimiento $r = 0.19$, indica que la población crece, esta situación sostiene que la población afortunadamente tiene una expectativa de permanencia bajo régimen de cacería. Sin embargo, según la ecuación Euler-Lotka la r óptima debiera ser de 0.205128977, lo que significa que la población necesita más supervivencia o más fecundidad para lograr una mayor adecuación. Los datos sugieren que cualquier manejo que baje la tasa de supervivencia en etapas juveniles ó a reducir el número de individuos de la población, puede incrementar enormemente la probabilidad de extinción local de la iguana negra.

El valor reproductivo (v_x) o expectativa de futura descendencia resultó de 1.6496 e indicó que la edad que más aporta nuevos individuos a la población es la categoría de edad 5 ó la edad a la segunda reproducción.

Ni los datos existentes ni los modelos permiten calibrar el impacto propuesto de la viabilidad de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote. El impacto que tiene la cacería sobre la población de iguanas en esta parte del país se desconoce, aunque es posible que sea muy alto, ya que es una actividad que se ha practicado durante mucho tiempo y que además coincide con los momentos importantes para la población (Aguirre-Hidalgo, 2002). Es un hecho que si continúa la misma tasa de captura, se producirá un efecto negativo en la viabilidad de la población a largo plazo, aunque por el momento exista reemplazamiento de las iguanas cazadas con las nuevas iguanas reclutadas a la población.

Existen muchas especies amenazadas o en peligro sin probabilidad de recuperarse debido a la carencia de datos necesarios para evaluar la viabilidad de la población.

Afortunadamente la iguana negra no se encuentra en este caso, ya que el modelo propuesto en este trabajo proporciona información necesaria para priorizar esfuerzos de investigación o de implementación de planes de manejo para la iguana negra.

Modelos matriciales

Muy pocos trabajos han resaltado la importancia de la construcción de modelos matriciales con implicaciones en el manejo y la conservación de especies amenazadas o en peligro de extinción (Brault y Caswell, 1993, Crouse *et al.* 1987, Crowder *et al.*, 1994; Heppell, 1998, entre otros). Datos de algunas de las especies de reptiles que se han utilizado para modelar poblaciones son las tortugas marinas, las cuales presentan ventajas sobre otras especies al ser monitoreadas por largos periodos de tiempo en campamentos tortugueros; sin embargo, las tortugas terrestres están escasamente representadas en estos análisis (Hellgren *et al.*, 2000). Otros reptiles con fases iniciales de estudio son algunas lagartijas, que también presentan ventajas por sus cortos periodos de vida, en las que el seguimiento generacional es más corto (Rojas, en proceso).

Un modelo matricial puede ayudar a enfocar nuestros esfuerzos de campo, en primer lugar para determinar qué características demográficas deben ser medidas o tomadas en cuenta durante nuestros estudios; y en segundo lugar para enfocar los parámetros demográficos que tienen mayor impacto en el crecimiento poblacional. Aún así esto no sugiere que deban descuidarse los parámetros restantes.

La escasez de la aplicación de modelos matriciales en estudios de investigación y manejo reside principalmente en la carencia de datos de supervivencia y reproducción, para muchas especies amenazadas. Sin embargo, la facilidad de aplicar estos modelos proporciona la oportunidad de usarlos, incluso con datos demográficos dispersos o incompletos. Los modelos matriciales tratan de explicar el comportamiento de la población dado las diferentes suposiciones con respecto a las proporciones vitales, observando el comportamiento de las matrices de sensibilidad y elasticidad bajo un rango de proporciones plausibles creíbles.

Análisis de Sensibilidad

El análisis de sensibilidad de la iguana negra de la región de estudio resultó que hay mayor sensibilidad a cambios en la supervivencia que a cambios en la fecundidad. Las probabilidades de supervivencia son más sensibles a perturbaciones en las etapas juveniles que a las supervivencias de las etapas adultas sugiriendo una fuerte presión de selección para mantener los índices de mortalidad bajos en las primeras categorías. La población de iguanas negras presenta una baja sensibilidad a la fecundidad indicando que el reclutamiento de nuevos individuos pudo haber sido siempre variable, pero ha persistido gracias a la alta supervivencia en etapas adultas. La población asimismo ha sobrevivido a largos periodos de baja fecundidad a consecuencia de grandes periodos de cacería.

Existe una variedad de factores que amenazan la población de iguana negra (Cuadro 15). En Nizanda se observaron lagartijas *Cnemidophorus* sp., *Basiliscus vittatus*, juveniles de iguana negra *C. pectinata*: aves (calandrias *Icterus pustulatus*) y serpientes (bejuquillo: *Oxybelis fulgidus*) alimentándose de crías recién nacidas de *C. pectinata* (Salvatore-Olivares, 2001). El análisis de sensibilidad sugiere que los esfuerzos por ayudar a las poblaciones de iguana negra deben dirigirse a tratar de disminuir la tasa de mortalidad en las primeras tres categorías de edad o aumentar la probabilidad de sobrevivir de huevos a crías. Por ejemplo, al reducir la depredación de las crías y las hembras juveniles sería particularmente más efectivo si pretendemos reducir los declives de la población. Estos resultados concuerdan con los datos obtenidos en la curva de supervivencia (tabla de vida), en donde se demuestra que existe una alta mortalidad en las primeras categorías de edad.

El concepto de análisis de elasticidad y sensibilidad puede ser generalizado más allá del índice de crecimiento poblacional λ , ya que provee estimaciones de la elasticidad del tamaño poblacional, probabilidad de extinción y otros parámetros demográficos.

Cuadro 15. Impactos sobre la población de la iguana negra de Nizanda.

Impactos humanos	Impactos ambientales
Degradación de hábitat por ganadería	Degradación del hábitat por incendios
Pérdida de hábitat por urbanismo o uso agrícola	Pérdida de huevos por hongos, bacterias, insectos y vertebrados
Remoción de hembras y sus futuras crías	Depredación por animales silvestres y domésticos de crías y juveniles
Caza furtiva ocasional	Depredación por animales silvestres y domésticos de iguanas adultas
Caza furtiva de temporada	

Los análisis matriciales para la población de estudio indican una tasa de crecimiento poblacional de $\lambda = 1.17$, que implica un pequeño crecimiento poblacional. Una lambda igual a 1.17 indica un índice de incremento del 17% anual de la población. Así, si una población tuviera 1000 iguanas adultas, el tamaño poblacional se duplicaría en cinco años considerando la remoción de iguanas. Este valor nos brinda un poco de expectativa al igual que r y R_0 , en donde se señala que la población crece.

Análisis de Elasticidad

En la década pasada, los análisis de elasticidad se convirtieron en una herramienta común en la ecología evolutiva (Benton y Grant, 1999) ya que permiten conocer cómo un cambio en un parámetro demográfico produce un cambio en la tasa finita de crecimiento y así de la adecuación, proceso que se seleccionará de manera proporcional al cambio en la tasa de crecimiento poblacional que produce. Las elasticidades sirven para ayudar a identificar las

fuerzas selectivas que actúan sobre cada proceso demográfico. Las poblaciones y su variación entre años pueden ser ordenadas en un espacio triangular definida por los tres principales componentes demográficos (crecimiento, permanencia y fecundidad) conocido como el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993). Los análisis están limitados por las restricciones matemáticas impuestas por la misma definición de elasticidad (Shea *et al.* 1994) y no toman en cuenta los efectos indirectos que representan un parámetro demográfico sobre otro (Franco y Silvertown, 1994). La clasificación triangular de las poblaciones es, en principio un paso heurístico que encamina a agrupar la gran variedad de historias de vida que existen en la naturaleza (Franco y Silvertown, 1996; Sæter y Bakke, 2000).

El análisis de elasticidad también es una herramienta ampliamente utilizado en estudios poblacionales. Estos estudios sugieren que hay que tener mucho cuidado en la interpretación de la matriz resultante dado a la incertidumbre en la estimación de los índices vitales (Wisdom *et al.*, 2000), el impacto de la estocasticidad ambiental, la denso dependencia (Benton y Grant 1996; Anexo 5) y el hecho de que los índices vitales son improbables al variar independientemente (Van Tienderen, 1995).

El análisis de elasticidad aplicado a la población de iguana negra encontró que la tasa de crecimiento poblacional λ resultó más sensible a cambios en la supervivencia que a cambios en la fecundidad. Esta sensibilidad a la supervivencia concuerda con la suposición de Aguirre y Reynoso (2000) de que en la iguana negra el costo reproductor pueda estar actuando de manera más evidente sobre la supervivencia hacia la primera reproducción.

El análisis también revela que las probabilidades de supervivencia más sensibles son de la transición de huevos a crías, de la categoría de edad 1, 2, 3 y 4. La mayor sensibilidad

a cambios en la supervivencia en las primeras tres categorías de edad de la iguana negra difiere con los estudios realizados para otras especies de vida larga como las tortugas laúd (Crouse et al., 1987) y algunos mamíferos (Goodman, 1981; Trites, 1989), en donde se reporta una mayor sensibilidad en la supervivencia de categorías adultas típica de especies de vida larga.

Al comparar los valores obtenidos de la suma horizontal de las elasticidades por categoría de edad de la matriz de elasticidad con el valor reproductivo (v_x) presentado en la tabla de vida, se observa que la categoría con un mayor aporte de individuos a la población es la cuarta categoría de edad o la edad a la segunda reproducción (figura 9). Por otro lado la elasticidad nos muestra que son las cuatro primeras categorías de edad o las iguanas de la categoría de edad 0, 1, 2 y 3 años las que más contribuyen al crecimiento poblacional (Figura 15).

Modelos matriciales e implementación de planes de manejo

La finalidad de los modelos matriciales reside en reducir los esfuerzos del manejo dirigidos a la conservación de las especies. Los resultados de la tabla de vida y de los modelos matriciales permiten suponer que cualquier política de manejo debe estar dirigida hacia los cuatro primeros años de vida, pues si se produjera un gran impacto en éstas categorías podría repercutir muy drásticamente en el crecimiento total de la población. Con ello se podrá discutir con la comunidad de campesinos un plan de manejo de la iguana negra silvestre adecuado para evitar el deterioro de su población o extinción local.

Este estudio proporciona resultados básicos de la demografía de la iguana negra que son de utilidad para discutir con las comunidades locales un plan de manejo de la iguana negra con la intención de evitar el deterioro o extinción local de la población. Los

resultados de λ indican que la población de iguanas de Nizanda-Zapote se encuentra creciendo, a pesar de la gran extracción de hembras del medio. Sin embargo, un ligero incremento en la tasa de captura de hembras grávidas podría repercutir en la disminución del tamaño total de la población.

Este trabajo provee información para evaluar otras poblaciones de *Ctenosaura pectinata* que se encuentran bajo condiciones ambientales y presiones de cacería similares en otras regiones. También podría extrapolarse a otras especies de *Ctenosaura* con historias de vida similares y presión selectiva similar (e.g. *C. similis*, *C. acanthura* o *C. hemilopha*). Es importante valorar esta sugerencia ya que nos podría facilitar el conocimiento y desarrollo de planes de manejo de muchas otras poblaciones.

El siguiente paso lógico al presente trabajo consiste en simular qué ocurriría con la población si hubiera una modificación en las tasas de captura o mejoras en el manejo. Mediante la manipulación de los parámetros demográficos se puede conocer cuál de los cambios favorecerá al crecimiento de la población o en el peor de los casos qué cambio llevaría a la población a la desaparición y así evitarlo. Así sería posible prevenir y mejorar el estatus a futuro de las iguanas. Sin embargo, hay que tener cuidado con el análisis y expresión de los resultados ya que los parámetros de la historia de vida empleados en el estudio pueden estar sujetos a cálculos erróneos y a variación en el muestreo, ya que no se consideraron fuentes de variación ambiental (estocasticidad demográfica), lo que podría llevar a aplicar planes de manejo catastróficos.

Para mejorar los valores de λ en la población es indispensable procurar la protección de los huevos de las iguanas y de sus crías de hasta cuatro años, y de las hembras a su primera reproducción. Al implementar planes de manejo dirigidos a estas

categorías de edad se contribuirá al crecimiento sustancioso de la población natural en Nizanda-Zapote, que al mediano plazo, podría generar la capacidad de producir iguanas silvestres suficientes para aumentar las tasas de captura, con beneficios a la población civil.

Al calcular las elasticidades se permite comparar los efectos de un incremento proporcional en una categoría de edad. En la práctica, diferentes opciones de manejo tendrían diferentes niveles de impacto en el crecimiento poblacional. Con este trabajo se construyeron las bases necesarias para modelar cambios en los parámetros demográficos como la supervivencia y la fecundidad tratando de responder cuestiones como ¿qué cambio o perturbación contribuirá más a la tasa finita de crecimiento de la población? ó ¿qué permitirá llevar a la población a un equilibrio ó ¿en cuantos años se podría recuperar la población? ó ¿que pasaría si se disminuyeran algunos valores demográficos? Todo esto con la finalidad de evitar de manera adecuada el riesgo de desaparición de la iguana negra ya sea localmente o generalmente. Los datos de este estudio urgen para la modificar las estrategias de cacería de la región para alcanzar un aprovechamiento sustentable de la especie.

Además del establecimiento del plan de manejo, se requieren monitoreos continuos para observar el comportamiento de la población y verificar los datos proporcionados en este estudio. Existen muy pocos estudios que hayan comparado modelos prospectivos con resultados reales. En nuestro país actualmente se considera a la iguana negra como una especie prioritaria para la conservación, por lo que se están llevando acabo investigaciones sobre manejo en cautiverio que complementarán planes de manejo en vida silvestre. Estos trabajos incluyen investigación sobre eclosión, incubación, nutrición y disminución del riesgo de mortalidad en etapas juveniles. El éxito de estos trabajos influirá positivamente en incrementar la supervivencia y reproducción de la iguana negra en estado salvaje.

CONCLUSIONES

- De acuerdo a los datos obtenidos se observa que en la población de iguana negra de Nizanda-Zapote, la mayor supervivencia y la mayor esperanza de vida se alcanza a los cinco años de edad, época en la que la hembra es menos vulnerable, a los depredadores y al ambiente y que la esperanza de vida disminuye en los últimos años de vida.
- En cuanto a los valores de crecimiento poblacional R_0 , el índice intrínseco de crecimiento r y la tasa finita de crecimiento λ indican que la población crece.
- Los modelos de predicción indican que considerando la población total, existe un reclutamiento de iguanas grande.
- El valor reproductivo y el análisis de elasticidad sugieren que cualquier política de manejo debe estar dirigida hacia los cuatro primeros años de vida y a la primera y segunda reproducción.
- Los análisis realizados son útiles al momento de generar propuestas de un diseño de estrategias de explotación sustentable.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Hidalgo, V. 2002. Tamaño, estructura poblacional y algunos aspectos de historia de vida de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*, en una población sujeta a alta incidencia de caza. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 130 pp.
- Aguirre-Hidalgo, V. y Reynoso-Rosales, V. H. 2000. In the black iguana *Ctenosaura pectinata* the reproductive effort is assigned to increase both clutch size and the egg mass of its progeny. En 80th Annual Meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologist. 68 pp.
- Álvarez del Toro, M. 1969. Los reptiles de Chiapas. Publicaciones del Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Andrews, R. M. 1982. Spatial variation in egg mortality of the lizard *Anolis limifrons*. *Herpetologica* 38: 165-171
- Ang, P. O. Jr. y De Wreede, R. E. 1990. Matrix models for algal life history stages. *Marine Ecology, Progress Series* 59: 171-181.
- Bailey, N. T. J. 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika* 39: 293-306.
- Bailey, N. T. 1952. Improvements in the interpretation of capture data. *Journal Animal Ecology* 21: 120-127.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54: 269-283.
- Ballinger, E. R. y Congdon, J. D. 1981. Population ecology and life history of a montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in southeastern Arizona. *Journal Natural History* 15: 213-222.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of *Sceloporus variabilis* in Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de doctorado. Athens, Georgia E.U.A.
- Benton, T. G. y Grant, A. 1996. How to keep fit in the real world: elasticity analyses and selection pressures on life histories in a variable environment. *American Naturalist* 147: 115-139.

- Benton, T. G. y Grant, A. 1999. Optimal reproductive effort in stochastic, density-dependent environments. *Evolution* 53: 677-688.
- Berry, K. H. 1997. The Desert Tortoise Recovery Plan: An ambitious effort to conserve biodiversity in the Mojave and Colorado Deserts of the United States. 430-440 pp. En: Proceedings: Conservation, restoration, and management of tortoises and turtles an international conference. New York Turtle and Tortoise Society.
- Birch, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 15-26.
- Brault, S. y Caswell, H. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74: 1444-1454.
- Brook, B. W., O'Grady, J. J., Chapman, A. P., Burgman, M. A., Akçaya, H. R. y Frankham, R. 2000. Predictive accuracy of populations viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Casas-Andreu, G. y G. Valenzuela-López. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela Jalisco. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México. Series Zoología 2: 253-262.
- Caswell, H. 1978. A general formula for sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Sunderland, Massachusetts: Sinauer. Segunda edición.
- Caswell, H. 1997. Matrix methods for population analysis. En: S. Tuljapurkar and H. Caswell, eds. Structures Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater systems. Chapman & Hall, Nueva York. 19-58 pp.
- Chapleau, F., Johansen P. H. y Williamson, M. 1988. The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term "strategy". *Oikos* 136-137.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life-history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29: 103-137.

- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs* 40: 49-78.
- Congdon, J. D., Vitt, L. J. y Hadley, N. F. 1978. Parental investment: Comparative reproductive energetics in bisexual and unisexual lizards, genus *Cnemidophorus*. *American Naturalist* 112: 590-521.
- Crouse, D., Crowder, L. B. y Caswell, H. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Crowder, L. B., Crouse, D., Heppell, S., y Martin, T. 1994. Predicting the impact of turtle excluder devices on loggerhead sea turtle populations. *Ecological Applications* 4: 437-445.
- Deevey, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22: 283-314.
- De Kroon, H., Plaisier, A., Van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Doak, D. y Kareiva, P. P. K. 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the western Mojave desert. *Ecological Applications* 4: 446-460.
- Dunham A. E. 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanids *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Ann Arbor (Michigan): University of Michigan. Miscellaneous Publications (University of Michigan. Museum of Zoology) 158: 62.
- Dunham, A. E., Miles, D. B. y Reznick, D. N. 1988. Life history patterns of squamate reptiles. p. 441-522. En: C. Gans y R.B. Huey (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, **Ecology B. Defense and Life History**. Wiley, Nueva York.
- Emlen, J. M. 1970. Age specificity and ecological theory. *Ecology* 51: 588-601.
- Euler, L. 1760. Recherches generales sur la mortalité et la multiplication. *Mémoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles Lettres* 16: 144-164.
- Fitch, H. S. y Henderson, R. W. 1977. Age and sex differences, reproduction and conservation of *Iguana iguana*. Milwaukee Public Museum. *Contributions in Biology and Geology*. 13: 1-21.

- Fitch, H. S. y Henderson, R. W. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *Science Bulletin*. The University of Kansas. 51: 483-500.
- Franco, M. y Silvertown, J. 1994. On trade-offs, elasticities and the comparative method: a reply to Shea, Rees and Wood. *Journal of Ecology* 82: 958.
- Franco, M. y Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*. 351: 1341-1348.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M. y Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 58-63.
- González-Monfil, G. 2002. Desarrollo de métodos no letales de sexado en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). Tesis de Licenciatura (Biología). Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, Puebla. 64 pp.
- Goodman, D. 1981. Life history analysis of large mammals. En: Dynamics of Large Mammal Populations. John Wiley and Sons: Nueva York. Editores C. W. Fowler y T. D. Smith. Pp. 415-436.
- Gutiérrez, A. P. 1996. Applied Population Ecology. A Supply-Demand Approach. John Wiley, Nueva York.
- Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescent by natural selección. *Journal Theoretical Biology* 12: 12-45.
- Hayward, G.D. y McDonald, D.B. 1997. Matrix population models as a tool in the development of habitat models, pp. 205-212 En: Duncan, J.R., Johnson, D.H. y Nicholls, T.H. Eds. Biology and conservation of owls of the northern hemisphere. U.S. Forest Service Gen. Tech. Rep. NC-190.
- Heino, M. y Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal Evolution Biology* 12: 423-429.
- Hellgren, E. C., Kazmaier, R. T., Ruthven Iii, D. C. y Synatzske, D. R. 2000. Variation in tortoise life history: demography of *Gopherus berlandieri*. *Ecology* 81: 1297-1310.
- Heppell, S. S. 1996. Model to evaluate headstarting as a management tool, for long-lived turtles. *Ecological Applications* 6: 556-565.

- Heppell, S. S. 1998. Application of life history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 2: 367-375.
- Kareiva, P. M. M. y McClure, M. 2000. Recovery and management options for spring/summer chinook salmon in the Columbia River Basin. *Science* 290: 977-979.
- Leslie, P. H. 1945. On the uses of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Leslie, P. H. 1948. Some further notes on the uses of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- Lewis, E. G. 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya* 6: 93-6.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. En: Baker, H. G. y Stebbins, G. I. Eds. The genetics of colonizing Species. Academic Press, New York. 77-94 pp.
- Lincoln, L. C. 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *USDA Circ.* 118: 4.
- Lotka, A. J. 1925. Elements of Physical Biology. Williams & Wilkens, Baltimore, USA.
- McDonald, D. B. y Caswell, H. 1993. Matrix methods in avian demography. En: Power, D. M., ed. Current Ornithology, Volume 10. New York, NY: Plenum Press: 139-184.
- McGraw, J. B. y Caswell, H. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist* 147: 47-64.
- Mertz, D. B. 1971. The mathematical demography of the California condor population. *American Naturalist* 105: 437-453.
- Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: A postscript to De Kroon et al. *Ecology* 74: 2467-2468.
- Nelson, L. J. y Peek, J. M. 1982. Effect of survival and fecundity on rate of increase of elk. *Journal of Wildlife Management* 46: 535-541.
- Noon, B. R. y Biles, C. M. 1990. Mathematical demography of spotted owls in the pacific northwest. *Journal of Wildlife Management* 54: 18-27.
- Odum, E. P. 1972. Ecología. Tercera Edición. Editorial Interamericana, México. 639 pp.

- Pérez-García, E. A., J. Meave y C. Gallardo 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana*, **56**: 19-88.
- Petersen, C. G. J. 1896. The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. *Danish Biological Station*. 6: 1-77.
- Pfister, C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the Natural Academic Sciences USA* 95: 213-218.
- Ravinovich, J. E. 1980. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. Editorial Continental SA. México. 313 pp.
- Reynoso Rosales, V. H. 2000. Cazando iguana negra: un problema mayor del que parece. Memorias de la 6a. Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez, p. 1.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman and Hall, Nueva York, Nueva York, E.U.A.
- Rojas, R. I. Demografía comparada e historia de vida de la lagartija de cabeza plana *Xenosaurus platyceps* (King y Thompson 1968) en Tamaulipas, México. Anteproyecto de tesis doctoral (*En proceso*).
- Sæther, B. E. y Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Salas-Tapia, H. y Reynoso Rosales, V. H. 2000. Estructura de edad de una población de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). Memorias de la 6a. Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez, 51 pp.
- Salvatore-Olivares, O. M. 2001. Patrones de dispersión de neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. (Biología) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 102 pp.

- Sánchez, J. 1992. Hábitos alimentarios del garrobo o iguana negra, *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Iguanidae), en la región de la presa Zicuirán, Municipio de la Huacana, Michoacán, Tesis de licenciatura (Biología) Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, Michoacán.
- Seber, G. A. F. 1982. The Estimation of Animal Abundance and Related parameters. Griffin, Londres. 506 pp.
- SEMARNAT. 2001. Norma Oficial Mexicana 2001. NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002.
- Shea, K., Rees, M., y Wood S. N. 1994. Trade-offs, elasticities and the comparative method. *Journal of Ecology* 82: 951-957.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of Life-Cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Slobodkin, L. 1961. Growth and Regulation of Animal Populations. Holt, Rinehart y Winston, Nueva York.
- Slooten, E. y Lad, F. 1991. Population biology and conservation of Hector's dolphin. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1701-1707.
- Smith, C. C. y Fretwell, S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47
- Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. Nueva York. 248 pp.
- Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. Ecological Methods. Third edition. Blackwell Science.
- Suazo, O. I. y Alvarado, J. 1994. Iguana negra: Notas sobre su historia natural. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. *Ecotonia* A.C., 5-40 pp.

- Tanner, W. W. 1965. A comparative population study of small vertebrates in the uranium areas of the upper Colorado River basin of Utah. *Brigham Young University Science Bulletin*, Biological Series 7: 1-24.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard. *Miscellaneous Publications Museums Zoology University Michigan* 132: 1-182.
- Tinkle, D. W. y Ballinger, R. E. 1972. *Sceloporus undulatus*: A study of the intraespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- Tinkle, D. W. y Dunham, A. E. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia* 1-18.
- Trites, A. W. 1989. Estimating the juvenile survival rate of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1428-1436.
- Trockmorton, G. 1973. Digestive efficiency in the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Copeia* 431-435.
- Van Devender, R. W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59: 1031-1038.
- Van Groenendael, J., de Kroon, H. y Caswell, H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.
- Van Tienderen, P. H. 1995. Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology* 76: 2482-2489.
- Werner, D. I. 1987. Manejo de la iguana verde en el bosque tropical. *Interciencia* 12: 226-229.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguaninae lizards. Pp. 119-141. En: Burghardt, G. M. y Rand, A. S. (Eds.) *Iguanas of the World: Their Behaviour, Ecology, and Conservation*. Noyes Publs, Park Ridge New Jersey.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princenton University Press. Princenton.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

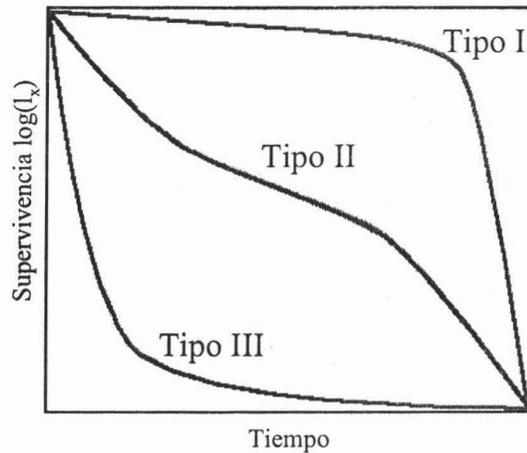
Wisdom, M. J. y Mills, L. S. 1997. Sensitivity analysis to guide population recovery: prairie chickens as an example. *Journal of Wildlife Management* 61: 302-312.

Wisdom, M. J., Mills, L. S. y Doak, D. F. 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81: 628-641.

Anexo 1

Curvas de supervivencia

Al representar gráficamente el valor de supervivencia frente al tiempo se obtiene la curva de supervivencia para cierta población. (Gutiérrez, 1996). En general, las curvas de supervivencia se ajustan, más o menos, a tres modelos:



Tipo I. Las curvas tipo I o convexas caracterizan a las especies con baja tasa de mortalidad inicial hasta alcanzar una cierta edad en que aumenta rápidamente. Tal es el caso de la mayor parte de los grandes mamíferos, con estrategia K.

Tipo II. Si la tasa de mortalidad varía poco con la edad, la curva tiene la forma de una diagonal descendente, normalmente con forma sigmoidea si el número de individuos que muere en cada tramo de edad es más o menos constante.

Tipo III. Las especies r-estrategas sufren una elevada mortalidad en las primeras etapas de vida, teniendo luego una mayor probabilidad de supervivencia. La curva muestra un pronunciado descenso inicial seguido de una fase más estable.

Anexo 2

Supuestos comunes en los métodos de captura – recaptura

1. Los animales marcados no son afectados
2. Los animales marcados son mezclados completamente en la población
3. La probabilidad de capturar un animal marcado es la misma que capturar cualquier miembro de la población: lo que es, la población es muestreada azarosamente con respecto al marcaje, estatus, edad y sexo.
4. El muestreo debe ser en intervalos de tiempo discreto y el tiempo real involucrado en la toma de muestras debe ser pequeño en relación al tiempo total.

Nota: La violación de estos supuestos puede invalidar el método de captura-recaptura, por lo que debe tomarse con cuidado para probar estos.

Anexo 3

Notación demográfica para poblaciones estructuradas por edades.

Símbolo	Definición
x	Edad
X	Categoría de edad = intervalo de edad de x a $x+1$
t	Tiempo
T	Tiempo generacional, periodo que transcurre en promedio entre el nacimiento de una madre y el nacimiento de su descendencia.
	$T = \left(\sum_{x=a}^{x=a+1} x l_x m_x \right) R_0^{-1}$
D_x	Número de muertes durante la categoría de edad X a $x+1$
	$D_x = n_x - n_{x+1}$
S_x	Número de sobrevivientes al comienzo de la categoría de edad X
$N_{t,x}$	Número de individuos en la población de la categoría de edad X al tiempo t
q_x	Probabilidad de morir entre la edad x y la edad $x+1$
	$q_x = \frac{D_x}{n_x}$
d_x	qx
p_x	Probabilidad de sobrevivir de la edad x a la edad $x+1$, probabilidad de transición.
	$p_x = 1 - q_x = (l_{x+1})/l_x$
l_x	Probabilidad de sobrevivir del nacimiento al comienzo de la categoría de edad X
m_x	Número esperado de crías por una hembra en la categoría de edad X
b_x	mx
e_x	Esperanza de vida ó expectativa de vida de la categoría de edad adicional para las hembras vivas al inicio de la categoría de edad X .
	$e_x = \frac{T_x}{n_x}$

Anexo 3 (continuación).

L_x	Número de individuos sobrevivientes dentro de un organismo de categoría X
	$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$
T_x	No tiene valor biológico
	$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} \cdots + L_\omega$
c_x	Fracción de la población en la categoría de edad X
v_x	Valor reproductivo de los organismos en la categoría de edad X
	$v_A = \sum_{x=a}^{x=\omega} \frac{l_x}{l_A} m_x$
α	Edad a la madurez, <i>edad a la primera reproducción</i>
ω	Edad a la última reproducción
r	Índice instantáneo de crecimiento natural
	$r = \ln R_0 / T_c$
	donde T_c es el tiempo generacional (Southwood, 1976)
R_0	Índice neto reproductivo, hembras crías en el tiempo de vida por hembra
	$R_0 = \sum l_x m_x$
λ	e^r , igual al índice de crecimiento por unidad de tiempo
l_{x+1}	$p_x l_x$
l_x	$p_0 \times p_1 \times p_2 \times \cdots \times p_{x-1}$
p_x	$1 - d_x$

Anexo 4

Supuestos de la Dinámica de Poblaciones de Lewis (1942) y Leslie (1945):

1. En una población bisexual, sólo las hembras son tenidas en consideración. Para la introducción de los machos se puede suponer que la proporción de hembras y machos se mantiene constante con el tiempo y que las tasas de natalidad y mortalidad son las mismas para ambos sexos. Esta suposición se realiza para simplificar el análisis y porque habitualmente son las hembras las que condicionan la dinámica de la población. Esto equivale a decir que consideramos que siempre hay machos suficientes para fecundar a las hembras.
2. Las tasas de natalidad y mortalidad se mantienen constantes dentro de cada intervalo de edad, pudiendo diferir de un estadio a otro.
3. Las probabilidades de reproducirse o sobrevivir no son afectadas por la densidad. Además los factores ambientales que las determinan, conjuntamente con los internos de la especie, no se modifican a lo largo del tiempo, con lo cual los valores permanecen constantes.
4. La duración de los intervalos se toma idéntica para todos, lo cual simplifica bastante el tratamiento del problema, sin perder generalidad. Normalmente se considera que la especie se reproduce por pulsos en instantes bien definidos, tomándose como unidad de tiempo discreto (y duración del intervalo) al lapso entre dos períodos reproductivos.
5. La población no sufre procesos de migración.
6. Ningún individuo se reproduce o vive más de "a" años.

Cabe destacar que se han realizado trabajos posteriores, donde se han modificado alguna de las suposiciones de los modelos matriciales, como, por ejemplo, tasas de reproducción o supervivencia que varían aleatoriamente.

Anexo 5

Factores omitidos en los modelos determinísticos

Como Heppell et al. (1996) nota, los modelos determinísticos de transición matricial omiten muchos factores importantes potencialmente:

1. Emigración e inmigración (Con algunas excepciones, una población cerrada simple es asumida.
2. Denso-dependencia: Las disminuciones en la supervivencia y fecundidad como más individuos compiten por comida, sitios de anidación, etc.,
3. Variabilidad ambiental: Todas los índices de transición se asumen constantes sobre el tiempo, sin ser afectados por variaciones climáticas, depredación, etc.
4. Estocasticidad demográfica: Todos los índices de transición son promedios, pero en una población finita lo que realmente sucede no es necesariamente el promedio.