



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“EFECTOS DEL CAMBIO EN LOS PARÁMETROS
DEMOGRÁFICOS EN EL CRECIMIENTO POBLACIONAL
DE LA IGUANA NEGRA (*Ctenosaura pectinata*)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

WENDOLI MEDINA MANTECÓN

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D. F.

FEBRERO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

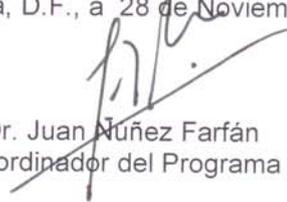
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de Octubre 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **WENDOLI MEDINA MANTECÓN** con número de cuenta **96373994** con la tesis titulada **"Efectos del cambio en los parámetros demográficos en el crecimiento poblacional de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*)"**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES:**

Presidente: DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
Vocal: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Secretario: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN
Suplente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de Noviembre de 2008.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

CONTENIDO

Índice.....	i
Índice de figuras y cuadros	iii
Agradecimientos	vi
Resumen.....	1
Abstract	3
1. Introducción	5
1.1 Ecología de poblaciones y desarrollo sustentable.....	5
1.2 Modelos demográficos matriciales	7
1.3 Demografía de reptiles	12
1.4 Antecedentes: la iguana negra en Nizanda.....	14
1.4.1 Tasa de crecimiento de la iguana negra	15
1.4.2 Modelos con datos de cacería de iguana negra en Nizanda.....	18
1.4.3 Análisis matricial demográfico por edades de la iguana negra.....	19
2. Objetivos	21
3. Hipótesis	22
4. Área y especie de estudio.....	23
5. Método	27
5.1 Curva de crecimiento de la iguana negra <i>Ctenosaura pectinata</i>	27
5.2 Obtención de los parámetros demográficos	27
5.2.1 Categorización.....	27
5.2.2 Supervivencias y fecundidades	28
5.3 Construcción del modelo matricial por tamaños.....	30
5.4 Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	32
5.5 Simulaciones numéricas para evaluar posibles estrategias de conservación	34
5.6 Tasas de cacería modificando el vector inicial	34
5.7 Estocasticidad ambiental.....	36
6. Resultados	38
6.1 Tasa de crecimiento individual	38
6.2 Parámetros demográficos	39

6.2.1	Supervivencia.....	39
6.2.2	Crecimiento y permanencia	42
6.2.3	Fecundidad.....	43
6.3	Tabla de frecuencias por clase de tamaño.....	43
6.4	Análisis matricial con cacería	45
6.5	Análisis matricial sin cacería	48
6.6	Análisis de sensibilidad y elasticidad con cacería.....	51
6.7	Análisis de sensibilidad y elasticidad sin cacería.....	55
6.8	Simulaciones numéricas modificando los elementos de la matriz de transición	59
6.8.1	Escenarios para un plan de protección	59
6.8.2	Escenarios con planes de cacería	61
6.9	Simulaciones de cacería modificando los vectores iniciales.....	63
6.9.1	Simulaciones de diferentes estrategias de cacería considerando las clases de tamaño cazadas y una variación entre años en la incidencia de la caza	63
6.9.2	Tiempo requerido para el reclutamiento de iguanas posterior a un evento único inicial de cacería.....	69
6.10	Estocasticidad ambiental.....	70
7.	Discusión	71
7.1	Análisis matricial	72
7.2	Simulaciones numéricas de los efectos de la cacería y sus implicaciones en la conservación	76
7.3	Tasas de cacería para diseñar estrategias de aprovechamiento sustentable	79
7.4	Modelos de estocasticidad ambiental.....	81
8.	Conclusiones y recomendaciones	83
9.	Referencias.....	85
10.	Anexos	94
Anexo 1.	Matriz de transición por edades (2000).....	94
Anexo 2.	Matriz de transición al simular una cacería del 90%, clases 5, 6, 7 y 8..	94
Anexo 3.	Matriz promedio sin cacería.....	95

Anexo 4. Simulaciones modificando los elementos de la matriz por tamaños.....	96
Anexo 5. Simulaciones modificando los elementos de la matriz por edades	99
Anexo 6. Matriz promedio con cacería.....	101
Anexo 7. Simulaciones por edades modificando el vector inicial	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Triángulo demográfico	11
Figura 2. Correlación de la edad con respecto a la longitud hocico cloaca (LHC).....	15
Figura 3. Curva de crecimiento en peso de individuos de <i>C. pectinata</i>	17
Figura 4. Cambios en LHC (mm) en individuos de <i>C. pectinata</i>	18
Figura 5. Ubicación del área de estudio Nizanda-Zapote	24
Figura 6. Matriz de Lefkovitch y gráfico del ciclo de vida	31
Figura 7. Curva de crecimiento en LHC de 70 de individuos de <i>C. pectinata</i>	38
Figura 8. Curva de crecimiento ajustada al modelo logístico.....	39
Figura 9. Estructura poblacional observada en 2000 y 2001	40
Figura 10. Distribución de tamaños de las iguanas cazadas	41
Figura 11. Comparación de la estructura estable de tamaños de la matriz con cacería (2000).....	47
Figura 12. Comparación de la estructura estable de tamaños de la matriz con cacería (2001).....	47
Figura 13. Valor reproductivo por clase de tamaños de la población de <i>C. pectinata</i> matrices con cacería.....	48
Figura 14. Comparación de la estructura estable de tamaños de la matriz sin cacería (2000).....	50
Figura 15. Comparación de la estructura estable de tamaños de la matriz sin cacería (2001).....	50
Figura 16. Valor reproductivo por clase de tamaños de la población de <i>C. pectinata</i> matrices sin cacería.....	51
Figura 17. Contribución de los diferentes procesos demográficos matrices con cacería para los años 2000 y 2001.....	54

Figura 18. Triángulo demográfico con las elasticidades de la F, P y C para el año 2000 y 2001 con cacería	55
Figura 19. Contribución de los diferentes procesos demográficos sin cacería para los años 2000 y 2001	58
Figura 20. Triángulo demográfico con las elasticidades de la F, P y C para el año 2000 y 2001 sin cacería.....	58
Figura 21. Variación en λ al variar la fecundidad frente a diferentes porcentajes de eclosión	60
Figura 22. Variación de λ al aumentar la supervivencia de las iguanas de diferentes clases de tamaño	61
Figura 23. Variación de λ frente a diferentes porcentajes de cacería de las clases 6, 7 y 8.....	62
Figura 24. Variación de λ al simular diferentes porcentajes de cacería de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8.....	63
Figura 25. Tamaño poblacional proyectado por grupos de clases de iguanas cazadas	64
Figura 26. Tamaño poblacional proyectado a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8.....	66
Figura 27. Tamaño poblacional proyectado a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 6, 7 y 8.....	67
Figura 28. Tamaño poblacional proyectado a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 7 y 8.....	68

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clases de tamaño empleadas para el análisis demográfico.....	28
Cuadro 2. Número de iguanas negras hembras por clase de tamaño.....	40
Cuadro 3. Datos de LHC (cm) de las iguanas negras marcadas en el 2000 y recapturadas en el 2001.....	42
Cuadro 4. Número promedio anual de hijas por hembra por categoría de tamaño	43
Cuadro 5. Tabla de frecuencias y cálculo de las probabilidades de F, P y C (2000).....	44
Cuadro 6. Tabla de frecuencias y cálculo de las probabilidades de C, P y F (2001).....	44
Cuadro 7. Matrices de proyección poblacional con cacería para el 2000 y el 2001.....	46

Cuadro 8. Matrices de proyección poblacional sin cacería para el 2000 y el 2001	49
Cuadro 9. Matrices de sensibilidad con cacería para el 2000 y el 2001	52
Cuadro 10. Matrices de elasticidad con cacería para el 2000 y el 2001	53
Cuadro 11. Matrices de sensibilidad sin cacería para el 2000 y el 2001	56
Cuadro 12. Matrices de elasticidad sin cacería para el 2000 y el 2001	57
Cuadro 13. Tiempo requerido para reclutar 100, 300 y 650 iguanas hembras adultas.....	69

FIGURAS EN ANEXO

Figura 1. Variación de λ modificando las fecundidades por clase de tamaños	96
Figura 2. Variación de λ modificando las permanencias por clase de tamaños	97
Figura 3. Variación de λ modificando el crecimiento por clase de tamaños.....	98
Figura 4. Variación de λ modificando el C, P y F por clase de tamaños.....	98
Figura 5. Variación de λ modificando la supervivencia y la fecundidad por categoría de edad.....	100
Figura 6. Tamaño poblacional proyectado a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las categorías de edad 6, 7, 8, 9 y 10	101

CUADROS EN ANEXO

Cuadro 1. Matriz de transición por edades (2000).....	94
Cuadro 2. Matriz de elasticidad por edades	94
Cuadro 3. Matriz de transición al simular una cacería del 90% de las clases 5, 6, 7 y 8....	95
Cuadro 4. Matriz promedio (2000-2001) sin cacería.....	95
Cuadro 5. Matriz promedio (2000-2001) con cacería.....	100

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo brindado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través del programa de becas de maestría.

Partes de esta 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. IN222506) ambos a cargo del Dr. Víctor Hugo Reynoso.

Agradezco sincera y profundamente al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por su asesoría, apoyo e instrucción antes y durante el desarrollo de esta tesis.

Mi reconocimiento a los miembros del Comité Tutoral, a la Dra. Teresa Valverde y al Dr. Eduardo Guillaumin por sus comentarios, sugerencias y observaciones fundamentales en la realización de esta tesis. Agradezco a ambos por haberme brindado su tiempo y agudeza en mi formación académica.

Agradezco de manera especial a los miembros del jurado Dr. Cornelio Sánchez y el Dr. Jaime Zuñiga Vega por el interés dedicado a esta tesis y por sus valiosos comentarios y observaciones.

Al 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”, coordinado por el Dr. Víctor Hugo Reynoso.

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 a la Maestra en Ciencias Georgina González Monfil, al Dr. Víctor Aguirre, a Francisco Álvarez y a Humberto Salas.

Agradezco toda la comprensión y el apoyo brindado por mi familia y amigos.

A mi familia y amigos

RESUMEN

Se realizó un análisis demográfico de una población de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), una especie endémica de México clasificada como amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2001-MOD, con el propósito de evaluar su estado actual de conservación, así como los factores que podrían estar amenazando su persistencia a largo plazo en la zona que habitan. En la región de Nizanda (Istmo de Tehuantepec), existen altas tasas de cacería de esta especie. Esta práctica afecta fuertemente a la población, pues elimina a las hembras con potencial reproductivo e impide el reclutamiento de nuevos individuos.

Para evitar la extinción local de la especie, se diseñó un plan de manejo con base en los parámetros demográficos obtenidos en dos años consecutivos, dividiendo a la población en ocho clases de tamaño. Se construyeron matrices de proyección poblacional de Lefkovich, incorporando datos de crecimiento, permanencia y fecundidad. Los principales estadísticos poblacionales obtenidos fueron la tasa finita de crecimiento poblacional proyectada, λ , la distribución estable de tamaños y los valores reproductivos de cada clase, que constituyen las propiedades demográficas de la población en las condiciones de estudio. También se construyeron matrices de elasticidad que permiten detectar las clases del ciclo de vida que determinan en mayor medida la dinámica poblacional.

El valor de la tasa finita de incremento poblacional ($\lambda_{2000}=1.10\pm 0.16$ y $\lambda_{2001}=1.13\pm 0.16$) indica que la población se mantiene estable numéricamente, si las condiciones se mantienen constantes. Sin embargo, el análisis de elasticidad sugiere que cambios pequeños en la supervivencia de los individuos de las primeras cuatro clases de tamaño tendrían un gran impacto sobre el crecimiento de la población, debido a que contribuyen con el 56% de la tasa finita de crecimiento (λ).

Se realizaron simulaciones numéricas directas modificando las entradas de las matrices obtenidas (que implican cambios en el crecimiento, mortalidad o reproducción de la población) con el objeto de analizar la viabilidad poblacional y la manera en la que se modifica λ por cada alteración. Los cambios en las entradas de crecimiento de las matrices sugieren que para que la tasa de crecimiento poblacional sea mayor o igual a la unidad se requiere garantizar que las iguanas jóvenes y adultas de las primeras cinco clases (iguana de 6 a 25 cm) permanezcan en la población. Esto tendrá repercusiones en el establecimiento de crías y en la supervivencia de los individuos en etapas posteriores del ciclo de vida.

Adicionalmente se hicieron simulaciones para explorar posibles estrategias de caza variando las clases de tamaño cazadas y el número de años entre cosechas. El número de iguanas adultas que se pueden cazar sustentablemente aumenta al incrementar el número de años entre cosechas. Además, si la caza se realiza cada tres o cuatro años, el número de iguanas aumenta considerablemente, lo que sugiere que podría ser una buena estrategia de aprovechamiento de la población. Contrariamente, si la clase de tamaño de 20 a 25 cm es la que se extrae, y si las poblaciones son sujetas a caza anualmente, se observa un decremento importante en el tamaño de la población.

Las simulaciones numéricas, las de caza y los modelos de explotación nos muestran lo vulnerables que son los estadios tempranos y sus efectos sobre la dinámica poblacional. La explotación de las iguanas, sumada al efecto de los diferentes disturbios tales como la destrucción del hábitat, puede llevar al decaimiento del tamaño poblacional. Las características de la población de iguanas de Nizanda sugieren que su capacidad de regeneración natural es buena y que quizás la extracción constante de iguanas desde hace muchos años ha llevado a la población a un equilibrio entre la extracción y el establecimiento de nuevos individuos. Las simulaciones son una herramienta fundamental para proponer lineamientos y criterios de conservación para esta especie.

ABSTRACT

A demographic analysis on a spiny tailed black iguana population (*Ctenosaura pectinata*) was performed to evaluate its conservation status and the factors that could threaten its long-term persistence in their habitat area. This species is endemic to México and listed as Threatened in the Mexican Red List NOM-059-SEMARNAT-2001-MOD. In Nizanda, Oaxaca (in the Tehuantepec Isthmus), high rates of iguana hunting occur mainly in spring during the oviposition period. This practice strongly affects the populations since females with reproductive potential are eliminated, preventing the recruitment of new individuals.

To avoid local extinction, a sustainable use management plan was prepared based on the demographics patterns obtained in two consecutive years. The population was classified into eight size classes. A Lefkovitch projection population matrix was constructed incorporating growth, permanence and fecundity data. The main population statistics obtained were the finite growth rate, λ , the size stable distribution and the reproductive values for each size class, which are the demographic properties. Elasticity matrices were generated to detect the size class that explains the population's dynamic.

The finite growth rate ($\lambda_{2000}= 1.10\pm 0.16$ and $\lambda_{2001}=1.13\pm 0.16$) indicates that the population is numerically stable if the conditions remain constant. However, the elasticity analysis suggests that growth rates changes in juvenile survival, would have a major impact on population growth because they contribute with 56% to the finite growth rate (λ).

Numerical simulations modifying the obtained matrices entries (that implied changes in growth, permanence and fecundity) were performed to produce a population viability analysis and to analyze how λ changes in each simulation. According to alterations in growth entries, it is necessary to guarantee that young and adult iguanas of the first class (from 6 to 25 cm) remain in the population to keep the population growth rate greater or equal to one. This will have implications in the establishment of hatchling and adult survival in late life cycle stages.

Additionally, simulations were used to explore possible sustainable harvest regimes varying size classes at which iguanas could be hunted and the years between hunting periods. We found that if size classes between 25-40 cm are harvested, the population increases, and that if iguanas are not harvested every year, the population size will substantially grow. Contrary, if individuals of size class 20-25 cm are harvested, and if hunting occurs annually the population will decrease drastically.

The numerical, harvest and exploitation simulations, show how vulnerable are the early stages and their effects on population dynamics. The iguanas exploitation, together with the effect of disturbances, such as habitat destruction, could lead to population decrease. The demographic features of the iguana population of Nizanda suggest that its natural regeneration is adequate and that the iguana harvesting, practiced since long time ago in the region, may have led to a balance between the extraction and the establishment of new individuals. Simulations are essential to promote wildlife population management strategies.

1. Introducción

1.1 Ecología de poblaciones y desarrollo sustentable

El término de desarrollo sustentable apareció por primera vez en la década de los setenta en foros internacionales sobre el ambiente donde se hablaba de la necesidad de un nuevo modelo para entender la relación entre el desarrollo, el crecimiento económico y el uso de los recursos naturales y la conservación. El desarrollo sustentable es una estrategia con el cual las comunidades buscan el desarrollo económico, respetando simultáneamente al medio ambiente y elevando la calidad de vida (Informe Brundtland, 1987; Agenda 21, Documento Oficial, Cumbre de la Tierra en Río de Janeiro, 1992). De acuerdo con estos documentos, la conservación y la protección de los recursos vitales tienen que ser una prioridad de cualquier programa de desarrollo.

El desarrollo debe ser sustentable, ya que los recursos naturales por su naturaleza son limitados y por lo tanto restringen las actividades socioeconómicas. El concepto de desarrollo sustentable se extiende para incluir a los procesos de desarrollo social y cultural, buscando que puedan ser mantenidos indefinidamente sin degradar irreversiblemente la capacidad productiva de la naturaleza y su habilidad para mantener a las poblaciones humanas. Un ejemplo de los intentos del gobierno mexicano por promover un desarrollo sustentable es el establecimiento de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) que buscan promover esquemas alternativos de producción compatibles con el cuidado del ambiente, a través del uso racional, ordenado y planificado de los recursos naturales (SEMARNAP, 1998).

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

1998). El diseño de estrategias de conservación de poblaciones silvestres de especies amenazadas se basa en gran medida en el conocimiento de la dinámica y la viabilidad de sus poblaciones. El manejo sustentable de una especie se logra principalmente debido a un equilibrio entre los índices de natalidad y de mortalidad de los individuos, incluida la cosecha en este último rubro. Los datos sobre el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de una población de una especie constituyen la base para el desarrollo de un sistema de manejo sustentable que permita el aprovechamiento de las especies y al mismo tiempo garantice la persistencia de las poblaciones a largo plazo (Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995). Tales sistemas de manejo deben garantizar que las tasas de crecimiento de la población sean positivas.

La demografía es una herramienta numérica que evalúa cómo se distribuyen las tasas de reproducción y de supervivencia entre los organismos de diferentes edades o tamaños dentro de las poblaciones naturales, lo que permite conocer la dinámica poblacional (Solbrig, 1980). Además, la demografía es un componente clave de la teoría de historias de vida, ya que nos permite calcular la intensidad de las presiones de selección natural que actúan en las características de historia de vida que influyen o modifican la tasa de crecimiento poblacional. De esta manera, el objetivo principal de las técnicas demográficas es proyectar la tasa de incremento de una población.

Los rasgos de historia de vida que se relacionan con la demografía son aquellos caracteres relacionados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción, entre los que se encuentran las tasas de crecimiento corporal, el número y tamaño de los hijos producidos, la duración de la vida, la edad y el tamaño a los que se alcanza la madurez sexual, las tasas de supervivencia específicas de cada categoría de edad o tamaño y el número de eventos reproductivos por unidad de tiempo. Estas características, a su vez,

determinan la adecuación de un genotipo en el ambiente que habita (Stearns, 1992). Los parámetros demográficos que se derivan del análisis de estas características de historia de vida nos permiten valorar el comportamiento o la tendencia numérica de la población en el tiempo.

1.2 Modelos demográficos matriciales

Los modelos demográficos matriciales han ganado aceptación en las últimas décadas al ser herramientas demográficas útiles y relativamente fáciles de utilizar (Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 2001; Wisdom y Mills, 1997; Fox y Gurevitch, 2000). Estos permiten estudiar poblaciones estructuradas en categorías de edad (Leslie, 1945) o tamaño (Lefkovitch, 1965). Tradicionalmente los animales han sido agrupados por categorías de edad, por lo que era común el uso del modelo de Leslie (Wisdom y Mills, 1997; Pease y Mattson, 1999; Kareiva *et al.*, 2000). Para describir la dinámica de una población categorizada por edades se tiene que estimar la fecundidad promedio por edad específica, las tasas de mortalidad por categoría de edad y las probabilidades de sobrevivir de una categoría de edad a la siguiente, muestreando las poblaciones o siguiendo a los organismos en intervalos de tiempo particulares. Sin embargo, el modelo por edades resulta complicado (Lefkovitch, 1965). Por ejemplo, en organismos con historias de vida complejas, o con un crecimiento indeterminado, o de vida larga, la estructura de edades de una población puede ser difícil de determinar y no necesariamente brinda información demográfica relevante (Vandermeer, 1978; Kirkpatrick, 1984). Para estos casos Lefkovitch (1965) propuso un modelo demográfico basado en el reconocimiento de etapas de desarrollo en insectos, que fue más general que el modelo de Leslie pero similar analíticamente. Otros investigadores han

usado una variación del modelo de Lefkovitch, agrupando a los individuos en categorías de tamaño (Werner y Caswell, 1977). El modelo de Lefkovitch permite, además, incluir otros parámetros demográficos además del crecimiento y la reproducción, pues puede incluir transiciones de categorías de tamaño pequeñas a diversas categorías más grandes, y transiciones de categorías de tamaño grandes a categorías más pequeñas. También se incluye la probabilidad de permanecer en la misma categoría de tamaño o de saltar más de una categoría de tamaño, así como la contribución a la propagación vegetativa, en el caso de organismos con esta capacidad (Silvertown *et al.*, 1993).

Los modelos matriciales sintetizan los procesos demográficos fundamentales, entre ellos la probabilidad media de los individuos incluidos en una categoría de edad o tamaño determinada de permanecer en la misma categoría (Permanencia, P) o bien de transitar a la siguiente categoría dentro del intervalo de tiempo seleccionado (Crecimiento, G). Por otro lado, incluyen la fecundidad media de los individuos de cada categoría durante el mismo intervalo de tiempo (Fecundidad, F) (Figura 6). El principal resultado obtenido es la tasa finita de crecimiento poblacional, λ , que indica si la población estaría numéricamente en aumento ($\lambda > 1$), disminuyendo ($\lambda < 1$) o permaneciendo estable ($\lambda = 1$) a lo largo del tiempo, si las condiciones demográficas actuales se mantuvieran indefinidamente. Lambda ha sido interpretada como una medida de la adecuación promedio de los organismos de una población (Stearns, 1992; Begon *et al.*, 1996). Del análisis de la matriz también se obtiene la distribución estable de edades (w) y los valores reproductivos (v) para las diferentes categorías de edad o tamaño. Estos tres parámetros demográficos constituyen las propiedades de la población en ciertas condiciones ambientales concretas. Dado el fuerte carácter determinista de los modelos demográficos, se asume que λ depende del

comportamiento demográfico actual de la población en las condiciones ambientales actuales reflejadas en la matriz, y que dicho comportamiento demográfico no varía en el tiempo.

Dos tipos de análisis prospectivos de perturbación comúnmente utilizados son el análisis de sensibilidad (Caswell, 2001) y el análisis de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986, Caswell, 2001), que evalúan la respuesta de λ a cambios en las entradas de la matriz que pueden deberse a modificaciones en las características de historias de vida y en el valor de los parámetros demográficos. Estos análisis miden el efecto que se produciría en λ como resultado de cambios de dichos parámetros (De Kroon *et al.*, 2000; Caswell, 2001). Si un cambio en un parámetro demográfico provoca un cambio importante en la adecuación promedio de la población (i.e., λ), se esperaría que hubiera una presión de selección en este parámetro demográfico, proporcional al cambio previsto en la adecuación. Debido a esto las sensibilidades son una estimación de la intensidad de las presiones de selección que se ejercen en las características de historia de vida de un organismo (Benton y Grant, 1996; Van Tienderen, 2000).

Los análisis de elasticidad, por su parte, nos permiten investigar de que manera una población podría crecer más, si incrementando la supervivencia, el crecimiento o la fecundidad (Caswell, 2000). Estos análisis permiten conocer la importancia de cada una de las categorías de edad o tamaño en la dinámica global de la población e indican el efecto relativo de cambios en los parámetros demográficos, que podrían ser causados por la cosecha de individuos o de cualquier otro tipo de manejo, sobre la tasa de crecimiento poblacional, λ .

Los análisis de perturbación, particularmente los de sensibilidad, se han convertido en una herramienta común en la ecología evolutiva a causa de que un cambio en un parámetro demográfico produce un cambio en la adecuación (Benton y Grant, 1999). Además, en el caso de las elasticidades, debido a que su sumatoria es igual a 1, permiten cuantificar la importancia o contribución relativa de los diferentes parámetros demográficos (crecimiento, permanencia y fecundidad) y de las diferentes categorías de edad o tamaño a la adecuación promedio de la población (λ) bajo diferentes estrategias de manejo (de Kroon *et al.*, 1986; Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 2000; Contreras y Valverde, 2002; Hernández-Apolinar *et al.*, 2006). Asimismo, los análisis de perturbación representan una poderosa técnica para obtener información referente a la estructura dinámica de una población, pues permite identificar las categorías del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad.

Los análisis de la viabilidad poblacional están basados en gran medida en el comportamiento demográfico. También deben proporcionar información sobre los efectos de diferentes grados de variación que pueden darse en los parámetros demográficos, pues ésta variación contribuye a cambios en la tasa finita de crecimiento poblacional, λ (Caswell, 2001). Esto resulta determinante para una planificación adecuada de las estrategias de conservación o bien de tasas de aprovechamiento sustentables. Los análisis demográficos matriciales pueden proporcionar información sobre los efectos de diferentes grados de variación ambiental. La variabilidad demográfica observada entre años se puede integrar en simulaciones numéricas estocásticas capaces de proyectar las posibles consecuencias a largo plazo. Por ejemplo, con las fluctuaciones climáticas hasta cierto punto aleatorias, se puede calcular la probabilidad media de extinción de las poblaciones (Bierzychudek, 1982).

La contribución de los diferentes procesos demográficos a la dinámica de las poblaciones y su variación entre años pueden ser ordenadas en un espacio triangular definido por los valores de elasticidad correspondientes a los tres principales procesos demográficos (crecimiento, permanencia y fecundidad). Este tipo de gráfica se conoce como el triángulo demográfico (Silvertown *et al.*, 1993) (Figura 1). Una clasificación de las poblaciones en este espacio triangular es un paso heurístico que puede facilitar el agrupar y clasificar la gran variedad de historias de vida presentes en la naturaleza (Sæther y Bakke, 2000). Esta clasificación da la posibilidad de establecer comparaciones entre distintas poblaciones de un mismo taxón o entre diversas especies que presenten historias de vida similares o distintas, de comparar entre años o entre sitios (Silvertown *et al.*, 1996; Benton y Grant, 1999; Heppell *et al.*, 2000).

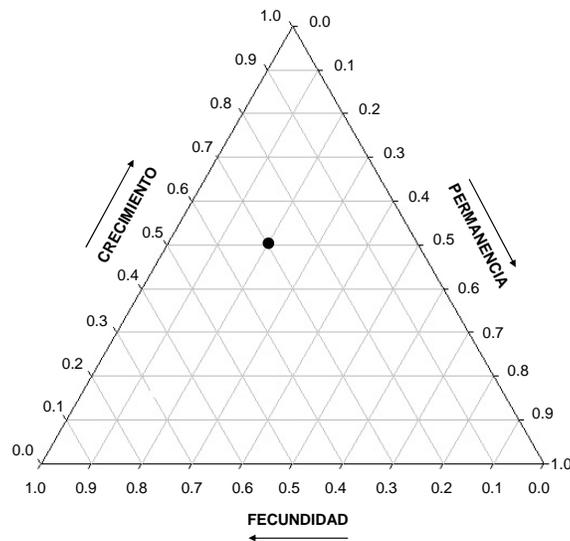


Figura 1. Triángulo demográfico en el que aparecen en tres ejes, los posibles valores de la elasticidad sumados por proceso demográfico (tomado de Silvertown *et al.*, 1993). El punto hipotético presenta los valores de $C=0.5$ $P=0.2$, $F=0.3$.

1.3 Demografía de reptiles

La mayoría de los estudios basados en análisis matriciales se han realizado con especies de plantas, a pesar de la amplia utilidad de estas técnicas demográficas (Franco y Silvertown, 1996, 2004; Valverde y Silvertown, 1998). Sin embargo, el uso de este tipo de análisis en vertebrados terrestres se ha explorado poco. Algunos de los estudios más conocidos son los de Crouse *et al.*, (1987), Brault y Caswell, (1993), Doak y Kareiva (1994), Berry (1997), Saether y Bakke (2000) y Zuñiga-Vega *et al.* (2007). En lo que concierne a los reptiles, a pesar de que existe mucha información sobre las historias de vida de muchas lagartijas, la mayor parte de los estudios demográficos se han hecho con especies con atributos de historia de vida particulares: de vida corta y de madurez temprana (Ballinger, 1973; Ballinger y Congdon, 1981; Van Devender, 1982; Dunham, 1982; Tinkle y Dunham, 1983; Abts, 1987; Benabib, 1991). Sin embargo, los análisis matriciales ya se han utilizado recientemente en la caracterización demográfica de algunas poblaciones de lagartijas como *Eulamprus tympanum* (Blomberg y Shine, 2001), *Xenosaurus grandis* (Zuñiga-Vega, *et al.*, 2007) y *Xenosaurus platyceps* (Ortega-León *et al.* 2007 y Rojas-González *et al.* 2008), que no comparten esos mismos atributos de historia de vida.

Blomberg y Shine (2001) utilizaron modelos matriciales para estudiar a la población de la lagartija *Eulamprus tympanus* y encontraron que la clase de tamaño de los subadultos tenía la mayor elasticidad, lo que significa que los cambios proporcionales en la supervivencia de los subadultos afectarían fuertemente al valor de λ . Esto es muy interesante, pues sugiere que la depredación puede ejercer una importante influencia en la dinámica de esta población.

Zuñiga-Vega *et al.* (2007) caracterizaron demográficamente a una población de *X. grandis*, una lagartija de vida larga y madurez tardía, mediante el uso de matrices de transición y análisis de elasticidad. Evaluaron la variación temporal en los parámetros demográficos y la incorporaron en simulaciones estocásticas (Bierzychudek, 1982) para evaluar las probabilidades de persistencia de la población a largo plazo, así como su estado de conservación. Los resultados mostraron que la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) fue más sensible a alteraciones en el crecimiento de las categorías no reproductoras y en la permanencia de los adultos. El crecimiento fue el proceso demográfico que realizó la mayor contribución a la adecuación promedio de la población. Tres de los cuatro periodos anuales estudiados arrojaron tasas de crecimiento por encima de la unidad, mientras que el último año predijo un decremento del 15% anual. La proyección de las fluctuaciones poblacionales en el comportamiento demográfico sugirió un bajo riesgo de desaparición de la población estudiada.

En el trabajo de Rojas-González (2008) se analizaron dos poblaciones de la lagartija *Xenosaurus platyceps*, una en zona templada y otra en zona tropical. El estudio comparó la reproducción, el crecimiento corporal y la demografía de ambas poblaciones. Los resultados sugieren que las tasas de crecimiento poblacional están en equilibrio numérico. La población de la zona templada presentó una menor mortalidad adulta que la población de la región tropical; la importancia relativa de la permanencia de las clases de talla adultas fueron mayores en la población de la zona templada y la importancia relativa de la fecundidad y el crecimiento fueron mayores en la población del área tropical. Los resultados fueron consistentes con las predicciones teóricas sobre evolución de historias de vida en poblaciones de lagartijas en zonas tropicales y templadas (Zuñiga-Vega, 2005).

1.4 Antecedentes: la iguana negra en Nizanda

La iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) es una especie endémica de México, la cual constituye un recurso de uso tradicional para los pobladores de Nizanda y por lo tanto es de importancia económica. En la actualidad, algunas de las poblaciones de esta especie han disminuido debido principalmente a la cacería, por lo que se ha categorizado como amenazada (NOM-059-SEMARNAT-2001-MOD). Por ejemplo, en la región de Nizanda, Oaxaca (Istmo de Tehuantepec), existen altas tasas de cacería, siendo las hembras grávidas las más apreciadas. Esta práctica afecta fuertemente a la población, pues elimina a las hembras con potencial reproductivo e impide el reclutamiento de nuevos individuos, pudiendo ocasionar la extinción local de sus poblaciones.

Hasta el momento se ha obtenido una gran cantidad de información correspondiente a dos años de observaciones con 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, 2000a), en el que se han generado varios trabajos y tesis que han sido fundamentales para la realización del presente. Se han recopilado datos sobre la biología reproductiva de la iguana negra: el tamaño de la nidada, la proporción de fecundidad de las hembras, la tasa de eclosión, la proporción sexual, el número de hembras reclutadas a la siguiente generación, la tasa de crecimiento en cautiverio y el número de hembras fértiles en la siguiente generación (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000; Salas-Tapia y Reynoso, 2000; Aguirre-Hidalgo, 2002; González-Monfil, 2004; Reynoso, 2000 (a y b); Rueda-Zozaya, 2006). Además, con ayuda de la técnica histológica de esqueletocronología, se determinaron las edades de oviposición y la estructura de edades de la población de iguanas hembras en la región, lo que contribuyó a la elaboración de modelos matriciales por edades (Medina-Mantecón, 2005). Este método, a

pesar de ser una técnica confiable y que proporciona datos certeros de edad, resulta ser laboriosa además de complicada.

1.4.1 Tasa de crecimiento de la iguana negra

Para construir una matriz de proyección poblacional es necesario conocer la tasa de crecimiento de la iguana negra para obtener las probabilidades de pasar de una clase de tamaño a otra y las probabilidades de permanecer en la misma categoría. En vista de que existe una baja correlación entre la edad y el tamaño en las hembras adultas de 3 a 10 años (Reynoso, 2000a), se ha planteado que no se pueden estimar edades a partir del tamaño en iguanas negras adultas (Figura 2).

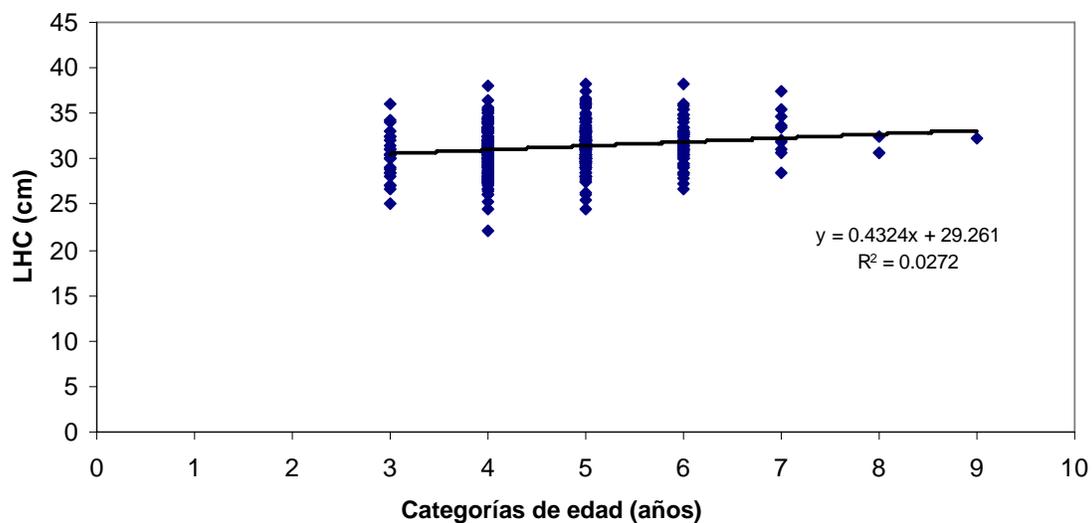


Figura 2. Correlación de la edad con respecto a la longitud hocico cloaca (LHC) en hembras grávidas (tomado de Reynoso, 2000a).

La tasa de crecimiento varía considerablemente para cada grupo de reptiles. Esta variación es una función de dos factores: los extrínsecos, que reflejan el ambiente físico y biótico del individuo; y los intrínsecos, que están determinados por la identidad genética de la especie (Andrews, 1983). Los modelos de crecimiento más usados para muchos reptiles son el de Von Bertalanffy y el logístico (Von Bertalanffy, 1955; Schoener y Schoener, 1978). Este tipo de modelos son herramientas útiles para conocer y entender las etapas del desarrollo en los reptiles a través de su vida, pues en este grupo de vertebrados las tasas de crecimiento varían en las diferentes etapas de su vida. Para *Iguana iguana*, por ejemplo, la curva de incremento de la masa a través del tiempo es exponencial, mientras que el crecimiento de su longitud-hocico cloaca en la etapa juvenil es logístico (Andrews, 1983).

Existe poca información sobre cómo es el crecimiento de las iguanas en vida libre. Sin embargo, se han realizado dos estudios con la iguana negra, *Ctenosaura pectinata*, en cautiverio. Arcos *et al.* (2005) compararon el patrón de crecimiento de *C. pectinata* en dos grupos experimentales, uno en cautiverio con condiciones controladas de temperatura, humedad y alimento, en Montecillo, Texcoco y otro en Nizanda, Oaxaca, en condiciones casi naturales. Los resultados mostraron que las crías que crecieron en condiciones controladas tuvieron valores mayores de peso y longitud hocico-cloaca (LHC) al final de 3 años de estudio que las crías mantenidas en condiciones seminaturales. La curva de crecimiento en Montecillo fue de tipo exponencial (Figura 3).

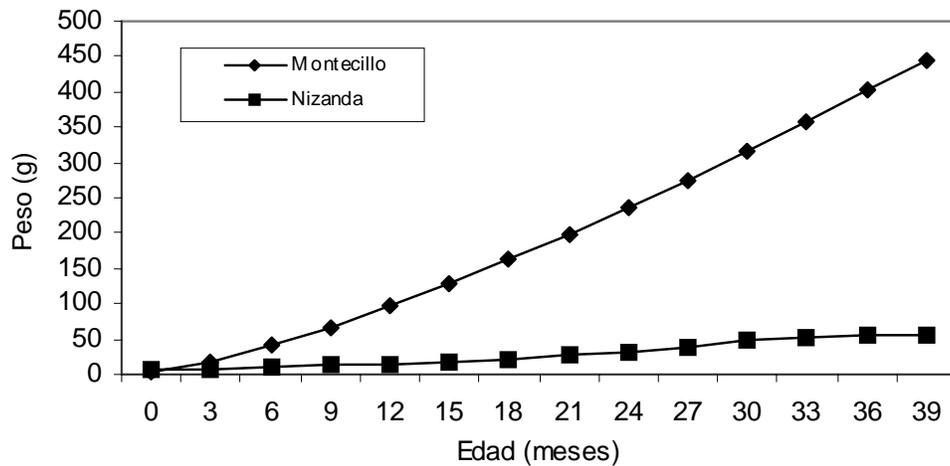


Figura 3. Curva de crecimiento en peso a lo largo de 3 años de vida de individuos de *C. pectinata* mantenidos en condiciones controladas en Montecillo y en Nizanda en condiciones seminaturales (tomado de Arcos *et al.*, 2005).

El otro estudio antes referido fue el de Rueda-Zozaya *et al.* (2005) quienes obtuvieron la tasa de crecimiento de 80 crías de iguana negra de los 0 a los 12 meses de edad a partir de medidas morfométricas (longitud hocico-cloaca, longitud de la cola y peso) cada 15 días. En este estudio se observó una amplia variación en el tamaño entre las iguanas de una misma cohorte que crecieron en el laboratorio bajo condiciones controladas; dicha variación se observó a pesar de que todas las iguanas se alimentaron equitativamente (Figura 4).

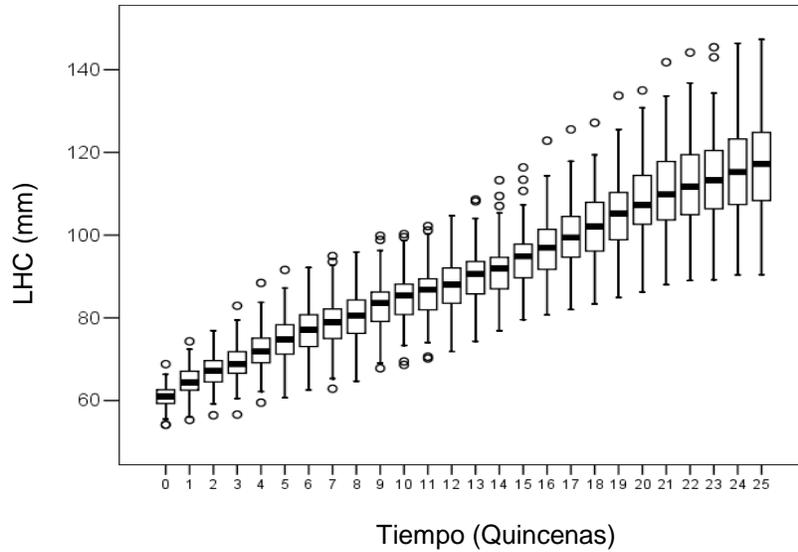


Figura 4. Cambios en LHC (mm) en individuos de *C. pectinata* modificada de Rueda-Zozaya (2006). Las líneas dentro de las cajas muestran las medianas, los puntos muestran casos extremos de variables individuales.

1.4.2 Modelos con datos de cacería de la iguana negra en Nizanda

Con datos de individuos de *C. pectinata* capturados en Nizanda se realizaron algunos modelos básicos de cacería (Reynoso, 2000a). Se capturaron un total de 461 iguanas en la comunidad de Nizanda, en Oaxaca, y de cada una se obtuvieron datos morfométricos tales como LHC y el peso y se amputo un dedo para esqueletocronología. La temporada de cacería abarcó 30 días. A pesar de que se registró un promedio de 15.5 iguanas capturadas por día, la distribución de la captura no fue continua durante los 30 días, registrándose un incremento gradual en las capturas al inicio de la temporada hasta llegar a un pico posterior al treceavo día y después se registra un descenso también gradual. Los pobladores de Nizanda capturan principalmente sobre dos transectos: El transecto Cerro Verde y el transecto Nizanda-Cerro de Tilo abarcando campos de cultivo, selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia.

Algunos resultados indican que aparentemente existen sitios de anidación preferenciales (ponederos) para la iguana negra, de tal manera que se registra un significativo número mayor de iguanas para ciertos ponederos que para otros. Así, en el transecto de Cerro Verde, se registra que el 34% de las iguanas ovipositaron en solamente dos ponederos y que el 60% de las iguanas lo hicieron en cinco ponederos.

Los datos de cacería indican que existe un periodo de mayor incidencia de caza durante el periodo de oviposición, que se restringe a finales de marzo y a principios de abril (Reynoso, 2000b). La estructura de edades de la población de iguanas en el año de estudio estuvo compuesta en un 50% de iguanas en su primer periodo reproductivo (iguanas pequeñas), siendo muy escasos los organismos viejos y grandes quienes proporcionarían una mayor cantidad de reclutas (Salas-Tapia y Reynoso, 2000).

1.4.3 Análisis matricial demográfico por edades de la iguana negra

Previo a la presente tesis, se construyó un modelo matricial basado en una categorización por edades para establecer el estatus de la población de iguanas negras en Nizanda, Oaxaca (Medina-Mantecón, 2005). Con datos de esqueletocronología de 442 hembras se estimó la estructura de edades de la población de iguana negra de la región. Se detectaron diez categorías de edad: tres no reproductivas (huevos, crías y juveniles) y siete reproductivas. Esta estructura fue necesaria para la construcción de la matriz de Leslie donde se emplearon las supervivencias específicas para cada clase de edad (p_x) y las fecundidades (m_x), que en ese trabajo se registraron como el número promedio de huevos hembras totales por hembra por categoría de edad. Se construyeron matrices de sensibilidad y de elasticidad. Los

resultados arrojaron una tasa de crecimiento poblacional de $\lambda = 1.17$, que sugiere crecimiento poblacional (Anexo 1). En cuanto a la matriz de elasticidad λ resultó más sensible a cambios en la supervivencia de las tres primeras categorías de edad que a cambios en la fecundidad. Estos resultados permitieron suponer que cualquier política de manejo debiera estar dirigida hacia los dos primeros años de vida, porque si se produjera un gran impacto en estas categorías podría repercutir drásticamente en el crecimiento poblacional.

2. OBJETIVOS

Objetivo General

Modelar la demografía de una población de iguana negra en la localidad de Nizanda, Oaxaca, a través de modelos matriciales por categorías de tamaño y proyectar los cambios del tamaño poblacional bajo diferentes estrategias de manejo para evaluar su viabilidad potencial como estrategia de explotación sustentable; compararlos con los resultados obtenidos por categorías de edades.

Objetivos Particulares

1. Plantear una categorización poblacional por tamaños que sea fácil de utilizar por parte de los habitantes de Nizanda, para permitir el análisis demográfico más frecuente y de manera accesible; relacionar estas categorías de tamaño con las categorías de edad antes utilizadas (Medina-Mantecón, 2005).
2. Describir la estructura de tamaños de la población.
3. Proponer estrategias de cacería.
4. Evaluar la sustentabilidad del uso de la iguana como recurso.

3. HIPÓTESIS

Debido a que no existe una relación directa entre la edad y el tamaño de las hembras grávidas de *Ctenosaura pectinata*, se espera que los resultados de los modelos de crecimiento poblacional obtenidos utilizando categorías de edad y clases de tamaños presenten algunas diferencias. Sin embargo, en vista de que λ es función principalmente de la mortalidad y la natalidad, se espera que el valor de λ sea similar utilizando ambos tipos de modelos.

Las tasas de captura de organismos en la población de iguanas negras de Nizanda repercuten directamente en el crecimiento poblacional.

De acuerdo con las características biológicas de *Ctenosaura pectinata*, se espera que los cambios en la tasa de fecundidad tengan un menor efecto en el crecimiento poblacional que los cambios en las tasas de supervivencias por clase de tamaño.

El tamaño de las iguanas al cual son cazadas tiene una repercusión diferencial en el crecimiento poblacional.

4. 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, en el sureste del Estado de Oaxaca. La región en la que se practica la cacería de iguana negra atraviesa los ejidos de Nizanda y Zapote, traspasando la frontera de los municipios de Asunción Ixtaltepec e Ixtepec, en el Distrito de Juchitán (Figura 5). 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; el poblado de Nizanda está ubicado a 30 km al norte de Juchitán y 30 km al sur Matías Romero, cerca de 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. El poblado de Nizanda limita al norte con el pueblo de Chivela y al sur con el pueblo de La Mata y la planicie de la Ventosa.

La vegetación predominante de la región es selva baja caducifolia. Sin embargo, en la región predominan tres tipos de vegetación típicas de zonas subhúmedas: selva mediana subperenifolia, selva baja caducifolia y selva baja espinosa. También es posible encontrar manchones aislados de vegetación xerófila asociados a formaciones cársticas (Pérez-García *et al.* 2001). Presenta una precipitación anual de 928.7 mm. El clima es subhúmedo con lluvias en verano (Aw0), con una marcada estacionalidad; presenta una época seca de noviembre a abril y una lluviosa de mayo a octubre. La altitud de la zona varía de los 100 a los 700 msnm. La temperatura media anual es de $27.3^{\circ}C$ (Pérez-García *et al.*, 1998).

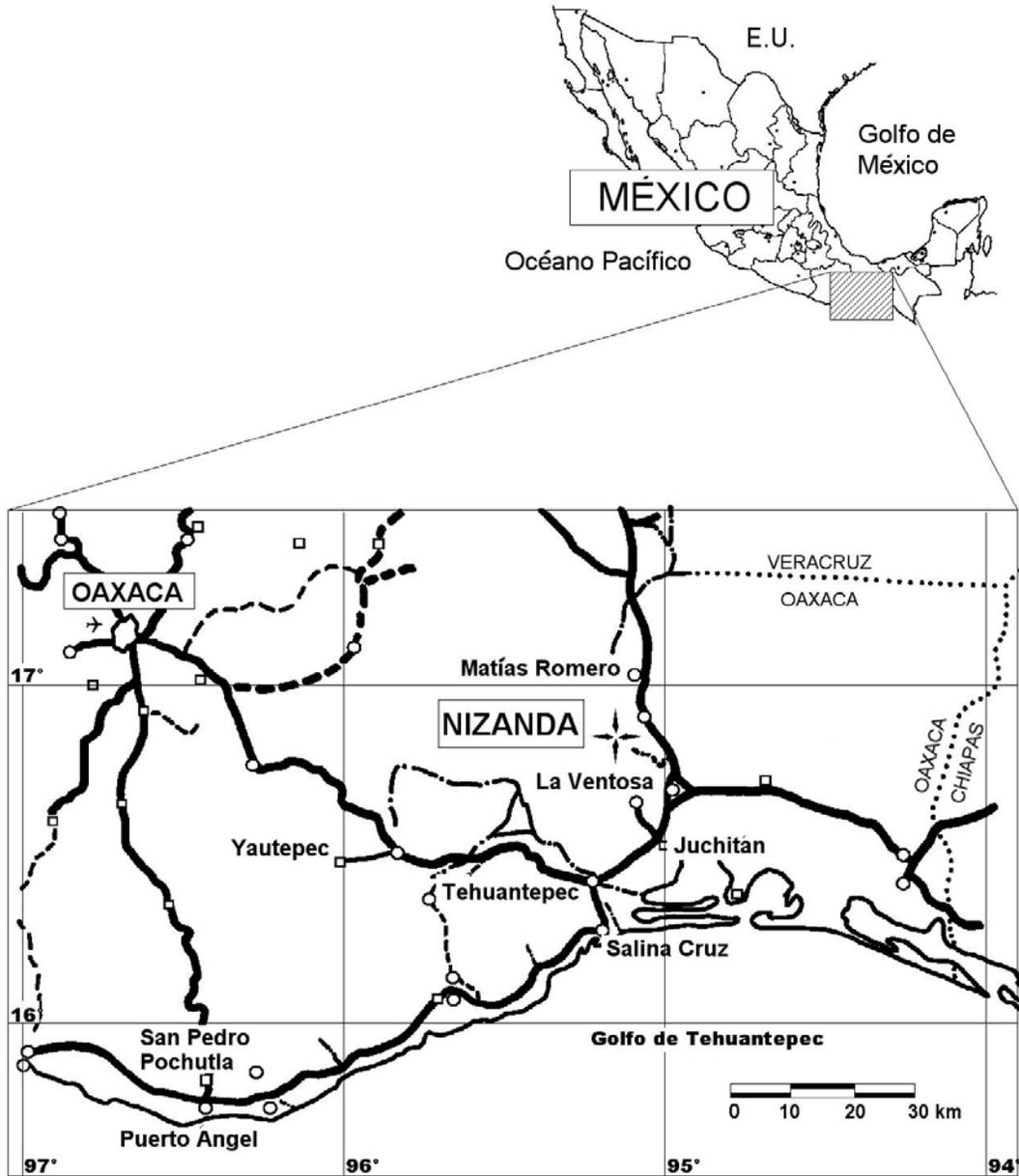


Figura 5. Ubicación del área de estudio en Nizanda-Zapote, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca.

ESPECIE DE ESTUDIO

Las iguanas negras (*Ctenosaura pectinata*) son de talla relativamente grande, miden aproximadamente de 29 a 36 cm en estado adulto de LHC (Suazo y Alvarado, 1994; Valenzuela, 1981). Las crías son de color verde muy brillante y después de varios meses adquieren una coloración más oscura. Existe dimorfismo sexual, siendo los machos adultos de talla más grande y con una cresta dorsal más conspicua que las hembras. La iguana negra se distribuye principalmente a lo largo de la costa del Pacífico y se puede encontrar en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1400 m snm (Flores-Villela, 1991). Utiliza una gran variedad de hábitats que van desde bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, pastizal, manglar, vegetación acuática, asociación de dunas costeras y cultivos de palma de coco (Saldaña y Pérez-Ramos, 1987). La iguana negra vive generalmente en lugares rocosos, en terrenos secos, en árboles y arbustos, entre las raíces de los árboles, a la orilla de los ríos o en troncos huecos (Suazo y Alvarado, 1994).

El ciclo reproductor de la iguana negra es de tipo estacional con una puesta anual (Valenzuela-López, 1981). En Nizanda la temporada de apareamiento coincide con el inicio del periodo de secas y ovipositan a mediados de la temporada de secas (marzo-mayo) de 26 a 66 huevos por nidada (González-Monfil, 2004). La incubación es en promedio de 110 días y termina con el inicio de la temporada de lluvias; la eclosión ocurre a mediados de julio (Aguirre-Hidalgo *et al.*, 1998). Las hembras construyen nidos en áreas abiertas, en el matorral espinoso de dunas costeras y en las riberas de los ríos y arroyos, generalmente en sitios arenosos, húmedos y expuestos al sol. Los nidos consisten en túneles. La etapa reproductiva comienza entre los dos y tres años de edad (Salas-Tapia y Reynoso, 2000).

Las crías y las iguanas juveniles tienen mayor riesgo de ser depredadas, siendo los principales depredadores algunos mamíferos como el tlacuache (*Didelphis virginiana*), el tejón (*Nasua nasua*), el zorrillo (*Conepatus sp.*) y el zorrillo (*Mephitis sp.*); así como serpientes tales como la limacoa (*Trimorphodon biscutatus*), la boa (*Boa constrictor*), la lagartijera (*Salvadora mexicana*), la tapacaminos (*Conophis vittatus*), la serpiente excavadora (*Loxocemus bicolor*), el bejuquillo (*Oxybelis aeneus*); lagartijas como el pasariós (*Basiliscus vittatus*); y aves, como el zanate (*Quiscalus mexicanus*) y el gavilán lagartijero (*Buteo magnirostris*) (Suazo y Alvarado, 1994; Barajas y Ortega, 1998). En el periodo de incubación de los huevos de la iguana verde existe depredación por hormigas y larvas de mosca (Barajas y Ortega, 1998), así como insectos como asquelines y escarabajos (Delgadillo de Montes, 1998). Las iguanas adultas son depredadas en su mayoría por animales domésticos, sin embargo, se tienen reportes de depredación por coyotes.

La iguana negra es muy asediada por las comunidades primordialmente por su carne, huevos y piel en casi todos los lugares donde se distribuye (Reynoso, 2000b). Se les captura precisamente en la época de la anidación (abril y mayo), debido a que las hembras son las más apreciadas por sus huevos, que también sirven como alimento.

5. MÉTODO

5.1 Curva de crecimiento de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*

Se utilizó la información obtenida por Reynoso (2000a) y datos no publicados asociados a Arcos *et al.* (2005) para conocer la tasa de crecimiento de diferentes clases de tamaño de *Ctenosaura pectinata* y así poder obtener los parámetros demográficos necesarios para la construcción del modelo matricial. Inicialmente se graficó el tamaño de los individuos contra el tiempo (edad), y a partir de esto se obtuvo la función que describe el crecimiento de los individuos a través del tiempo. El mejor ajuste fue el modelo logístico. La pendiente de la curva representa la tasa de crecimiento.

5.2 Obtención de los parámetros demográficos

5.2.1 Categorización

La categorización por tamaños se propuso con la idea de establecer un sistema fácil de emplear por los pobladores de la región de estudio al implementar planes de manejo. En este caso, se definieron ocho clases de tamaño, basadas en la longitud hocico-cloaca (LHC) de cada iguana. La clase 1 fueron los recién nacidos; las crías incluyeron a todos los individuos de 6 a 10 cm de LHC, tamaño al que de acuerdo con la curva de crecimiento, se alcanza al primer año de edad; los juveniles I se encuentran dentro del intervalo de 10.1 cm a 15 cm de LHC; los juveniles II se encuentran dentro de la talla de 15.1 a 20 cm de LHC; los adultos I corresponden a la talla mínima que ha sido reportada a la madurez reproductiva; los adultos II, son la segunda clase reproductora; los adultos III, son la tercera clase reproductora y los adultos IV, son la cuarta clase reproductora, es la talla a la que se alcanza el tamaño máximo, que ya casi no cambia en adelante (Cuadro 1). Las primeras

cuatro clases corresponden a tamaños en los que no se observaron organismos reproductivos y las siguientes clases presentan organismos potencialmente reproductivos.

Cuadro 1. Clases de tamaño empleadas para el análisis demográfico de la población de *C. pectinata*.

Clases	LHC cm	Estadio de desarrollo	Características reproductivas
1	6 cm	Recién nacidas	No reproductivos
2	6 a 10 cm	Crías	No reproductivos
3	10.1 a 15 cm	Juveniles I	No reproductivos
4	15.1 a 20 cm	Juveniles II	No reproductivos
5	20.1 a 25 cm	Adultos I	Reproductivos
6	25.1 a 30 cm	Adultos II	Reproductivos
7	30.1 a 35 cm	Adultos III	Reproductivos
8	35.1 a 40 cm	Adultos IV	Reproductivos

5.2.2 Supervivencias y fecundidades

Se elaboró una curva de supervivencia con datos del muestreo del número de iguanas con incidencia en la zona por clase de tamaño. Se infirió el número de iguanas hembras de las clases de tamaño 2, 3, 4 y 5 mediante una regresión del número de iguanas por clase de tamaño, considerando que la supervivencia por clase de tamaño es una curva exponencial decreciente. Con esta curva se estimaron las probabilidades de supervivencia y de transitar a la siguiente clase de tamaño, obtenida mediante la división del número de iguanas de la clase de tamaño en cuestión entre el número de iguanas en la clase de tamaño anterior.

Las probabilidades de mortalidad y de permanencia se obtuvieron de manera directa a partir de la construcción de la tabla de frecuencias, en las que se utilizó información sobre los destinos de los individuos entre t y $t+1$ (i.e., un año) y con base en ella se calculó la probabilidad de crecer (G), o de transitar de una clase de tamaño i a otra j (a_{ij}); o bien de permanecer en la misma clase de tamaño (P). La curva de crecimiento de las iguanas negras

se utilizó para estimar las probabilidades de permanencia y de crecimiento de los organismos de las cuatro primeras clases de tamaño (Figuras 3 y 4).

Por otro lado, las permanencias de las clases de tamaño 5 y 6 se obtuvieron utilizando datos de LHC de 27 iguanas negras recapturadas en el 2001. Las iguanas fueron marcadas en el 2000, amputando a partir de la segunda falange del dedo dos de la mano derecha, tatuándose un número en la parte dorsal y atándose chaquiras de colores con un código numérico en la cola. A cada iguana capturada se le registraron datos merísticos estándares (LHC, longitud de la cola y masa). En el 2001 se registró el crecimiento de las iguanas recapturadas, estimándose a su vez las supervivencias. Estos datos fueron útiles para obtener las proporciones de permanencia en la misma categoría y de crecimiento a categorías mayores entre t y $t+1$ para cada clase de tamaño (Cuadro 3). Particularmente las permanencias de la clase de tamaño 0 a la 3 se estimaron a partir de la curva de crecimiento con los datos no publicados de J. L. Arcos; las permanencias de las clases 4 y 5 se obtuvieron de una regresión lineal entre la edad y el tamaño reportado por Reynoso (2000a) (Figura 2) y las permanencias de las clases 6, 7 y 8 se obtuvieron con datos reales de captura y recaptura de Reynoso (2000a).

Las entradas de fecundidad (F) se estimaron a partir del número promedio de huevos por hembra (Aguirre-Hidalgo, 2002) multiplicado por el porcentaje de fertilidad del 97.7% (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000), de eclosión del 67.6%, (Álvarez y Reynoso-Rosales, en proceso) y tomando en cuenta que la proporción sexual de la población es de 1:1 (González-Monfil, 2002).

5.3 Construcción del modelo matricial por tamaños

La matriz de Lefkovitch contiene dos tipos de datos (Lefkovitch, 1965). Por una parte, la probabilidad media de todos los individuos incluidos en una categoría determinada de permanecer en la misma categoría (Permanencia, P) o de transitar a otra categoría dentro del intervalo de tiempo seleccionado (Crecimiento, G). Por otra, la fecundidad media de todos los individuos de cada categoría durante el mismo intervalo de tiempo (Fecundidad, F) (Figura 9).

Se construyeron dos tipos de matrices. En primer lugar, se construyeron dos matrices de Lefkovitch en las que se simularon los efectos de la cacería de iguanas para el año 2000 y para el 2001; estas matrices suponen la pérdida por cacería del 90% de las iguanas de las últimas tres clases de tamaño, es decir, las iguanas de 25.1 a 40 cm de LHC. Es importante mencionar que sólo se consideró la cacería de las clases de tamaño 6, 7 y 8 debido a que corresponden a las iguanas cazadas por los cazadores de la zona (tamaño mínimo de 25 cm de LHC); este es el tamaño promedio al cual las iguanas comienzan a reproducirse. En segundo lugar, se construyeron dos matrices, para el año 2000 y 2001, en las que se supuso que no hay cacería.

$$\mathbf{A} = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Categorías en } t \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{Categorías en } t+1 \end{matrix} & \begin{pmatrix} \mathbf{P}_{11} & \mathbf{F}_{12} & \mathbf{F}_{13} & \mathbf{F}_{14} & \mathbf{F}_{15} & \mathbf{F}_{16} & \mathbf{F}_{17} & \mathbf{F}_{18} \\ \mathbf{G}_{21} & \mathbf{P}_{22} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{G}_{32} & \mathbf{P}_{33} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{43} & \mathbf{P}_{44} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{54} & \mathbf{P}_{55} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{65} & \mathbf{P}_{66} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{76} & \mathbf{P}_{77} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{87} & \mathbf{P}_{88} \end{pmatrix} \end{matrix}$$

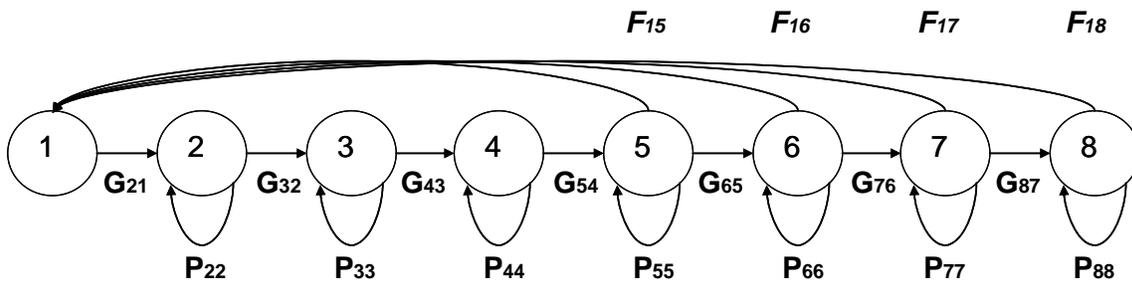


Figura 6. Matriz de Lefkovich y gráfico del ciclo de vida en el que se señala el proceso demográfico (P, G o F) involucrado en cada entrada (tomado de Caswell, 1997).

Una vez construidas las matrices con cacería y sin cacería, se obtuvieron por iteración los eigenvalores dominantes, λ , para el año 2000 y el 2001. Estos eigenvalores representan a la tasa de crecimiento poblacional; a su vez el eigenvector derecho (w) representa la estructura estable de tamaños y el eigenvector izquierdo (v) se refiere al valor reproductivo de cada una de las clases. El vector de los valores reproductivos, v , muestra la contribución de los individuos de cada una de las diversas clases de tamaño a la reproducción de la población y su magnitud varía en función de las etapas del ciclo de vida de los organismos. La estructura estable de tamaños, w , se refiere a la estructura que alcanzaría la población, en términos proporcionales, al estar creciendo a una tasa igual a λ

(Gotelli, 1995). El eigenvector izquierdo se calculó a partir de la iteración de la matriz de transición transpuesta (A'), ya que el eigenvector derecho de la matriz A' es equivalente al eigenvector izquierdo de la matriz A .

Se calcularon los intervalos de confianza al 95% de λ , en vista de que las entradas individuales de la matriz pueden presentar errores de muestreo y como λ es calculada en función de dichas entradas, su cálculo implica un error asociado. En este trabajo se calculó la varianza de λ como:

$$V(\lambda) = \sum_{ij} (\delta\lambda/\delta a_{ij})^2 V(a_{ij})$$

donde $(\delta\lambda/\delta a_{ij})$ es la sensibilidad de λ a cambios en las a_{ij} y $V(a_{ij})$ es la varianza de las a_{ij} , que en el caso de las transiciones (que representan probabilidades), se calcula como $V(a_{ij}) = a_{ij}(1-a_{ij})$ (Caswell, 2001).

Este método analítico que nos permite estimar el error asociado al cálculo de la λ (Caswell, 2001; Slatkin, 1993; Valverde y Silvertown, 1998) emplea las sensibilidades de cada entrada y la varianza de las entradas individuales de la matriz. Estima de manera aproximada la varianza de λ y, a partir de ella, los intervalos de confianza del 95%, que se calcula asumiendo que λ tiene una distribución normal.

5.4 Análisis de sensibilidad y de elasticidad

Se construyeron matrices de elasticidad y sensibilidad correspondientes a las matrices de transición sin cacería del año 2000 y del 2001 (Caswell, 1978) para medir los impactos sobre la tasa finita de crecimiento de la población (λ) ocasionados por cambios absolutos en cada elemento o celda de la matriz. Las sensibilidades se calcularon como:

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

donde s_{ij} es la sensibilidad de λ a cambios en la entrada a_{ij} de la matriz A , v y w representan los eigenvectores izquierdo y derecho de la matriz, respectivamente y $\langle w, v \rangle$ representa el producto escalar entre ambos vectores (Caswell, 1978).

Para interpretar las sensibilidades de manera proporcional, considerando que la fecundidad y la supervivencia se reportan en distintas unidades y escalas, se construyeron matrices de elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986, Caswell, 2001). Estas miden la sensibilidad proporcional de λ en función de un cambio proporcional en las entradas de la matriz, indicando la contribución relativa de cada elemento de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional, λ . Las entradas de la matriz de elasticidades se calcularon como:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} (s_{ij})$$

donde a_{ij} representa a cada una de las entradas de la matriz A y, λ al eigenvalor dominante de la matriz y s_{ij} la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades.

En un espacio triangular se graficaron las elasticidades sumadas correspondientes a los elementos de la matriz que representan los diferentes procesos demográficos: el crecimiento (elementos subdiagonales de la matriz); la permanencia (elementos en la diagonal principal de la matriz); y la fecundidad (elementos en el primer renglón de la matriz). En este diagrama triangular cada eje corresponde a uno de estos tres parámetros demográficos del gráfico del ciclo de vida (Silvertown *et al.*, 1993).

5.5 Simulaciones numéricas para evaluar posibles estrategias de conservación

Debido a que la tasa del crecimiento poblacional es una función de todas las entradas de la matriz y cada una de ellas contribuye de manera diferencial al valor de λ , es posible suponer que si hay pequeñas variaciones en cada una de los elementos de la matriz (a_{ij}), λ cambiará diferencialmente. Estos cambios se pueden realizar de manera teórica sobre la matriz para evaluar el éxito relativo de variantes hipotéticas en el ciclo de vida de la especie bajo diferentes regimenes de perturbación, de manejo, de protección o de extracción (Bierzychudek, 1982; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Mandujano *et al.*, 2001; Valverde *et al.*, 2004; Hernández-Apolinar *et al.*, 2006; Valverde *et al.*, 2006; Zambrano *et al.*, 2007).

En este trabajo se realizaron modificaciones directas de algunas entradas de la matriz de transición promedio sin cacería, aumentando o disminuyendo los valores de fecundidad y supervivencia con el fin de evaluar el probable éxito de diferentes escenarios de manejo o de cacería; el resto de los valores de la matriz conservaron sus datos originales. Esto nos permitió calcular o simular el tipo de condiciones demográficas que permitirían obtener una tasa de crecimiento poblacional positiva y así asegurar la viabilidad de la población.

5.6 Tasas de cacería modificando el vector inicial

Asimismo, se realizaron simulaciones para explorar posibles tasas de aprovechamiento sustentables variando el número de iguanas aprovechadas y el número de años entre cosechas, mediante la modificación del vector inicial del modelo matricial (Olmsted y

Alvarez-Buylla, 1995). Se simularon cosechas después de la reproducción usando la siguiente expresión (Caswell, 2001):

$$n_{(t+1)} = \{A * n_{(t)}\} - h_{(t)}$$

donde $h(t)$ es un vector que representa el número de los individuos cosechados de cada clase, A es la matriz de transición y n es el vector que representa el número de individuos de cada clase al tiempo inicial. Los vectores empleados fueron los vectores iniciales obtenidos como el número absoluto de individuos por clase de tamaño. Con las simulaciones se analizaron los posibles efectos de diferentes tasas de caza o de aprovechamiento, tanto en el tamaño poblacional como en λ y se compararon los resultados obtenidos al usar una matriz de transición por edad (Medina-Mantecón, 2005) y la matriz de transición promedio por tamaño (2000-2001).

Se simularon la caza de todas las iguanas por grupos de clases de tamaño: clases 5, 6, 7 y 8, clases 6, 7 y 8, y clases 7 y 8 por separado. Para cada caso se simuló una caza cada 1, 2, 3 y 4 años respectivamente. Se graficó la variación del tamaño poblacional en el tiempo en cada una de las simulaciones.

Se simuló el efecto en el crecimiento poblacional si se diera una cacería inicial variando la intensidad de la caza al inicio para distintos grupos de clases de tamaño, y así conocer cuál sería el tiempo requerido para que la población recupere el número de iguanas capturadas. Las simulaciones se continuaron hasta que desaparecieron todos los adultos o hasta que se observaba un crecimiento exponencial. Se consideró que la tasa de aprovechamiento era sustentable cuando la tasa de crecimiento de la población resultó igual o mayor que uno.

5.7 Estocasticidad ambiental

Se realizaron simulaciones estocásticas que incorporaron la variación demográfica observada entre años. Las simulaciones representan respuestas cuantitativas de la población a diferentes condiciones ambientales imperantes en el año en cuestión, y la variación estocástica que se incorpora es la suposición de que dichas condiciones varían a través del tiempo de manera aleatoria, afectando el comportamiento numérico a largo plazo de la población. Un ejemplo de este tipo de fluctuaciones serían las climáticas. Estas permiten proyectar las consecuencias a largo plazo del comportamiento demográfico de la población.

El método propuesto por Bierzychudek (1982) incorpora estocasticidad en el comportamiento demográfico de la población al integrar todas las matrices construidas en una proyección del tamaño poblacional a través del tiempo. En cada iteración, que implica la multiplicación de una matriz por el vector que representa la estructura de la población, se utiliza una matriz elegida de acuerdo con un proceso aleatorio, de entre las dos matrices disponibles. Este método supone la ocurrencia independiente de las matrices.

Se llevaron a cabo diferentes simulaciones estocásticas a 1000 años que representaron diversos escenarios ecológicos: a) un escenario con variación temporal empleando las matrices de los dos años de estudio; b) un escenario incorporando variación estocástica en la cacería, empleando la matriz de transición para el año 2000 sin cacería y la misma matriz de transición pero con cacería de las clases 6, 7 y 8; c) un escenario que simulará un caso posible de tendencia hacia la extinción, empleando una matriz de transición en donde se obtuvo una λ por debajo de uno sugiriendo un rápido decremento poblacional (matriz obtenida al simular una cacería del 90% de las clases 5, 6, 7 y 8; Anexo

2). Lambda estocástica se calculó como $\lambda_s=e^r$, donde “r” es la pendiente de la relación entre el logaritmo natural del tamaño poblacional y el tiempo (Bierzychudek, 1982).

6. RESULTADOS

6.1 Tasa de crecimiento individual

Según las curvas de crecimiento obtenidas (Figura 7), las iguanas presentan un crecimiento rápido en las primeras etapas y un crecimiento más lento en las categorías adultas (Figura 8). Los individuos de las categorías adultas presentaron una variación muy grande en el crecimiento, mientras que entre los individuos de las categorías iniciales no hubo tanta variación (Figura 8). El mejor ajuste a los datos globales de crecimiento fue una curva logística.

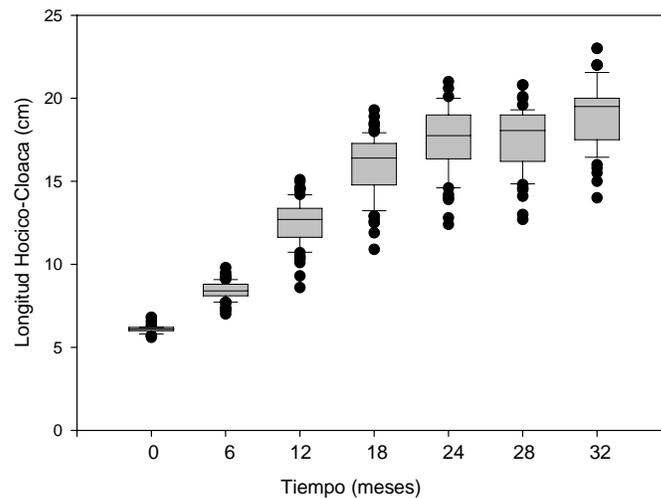


Figura 7. Curva de crecimiento en la longitud hocico-cloaca (LHC) de 70 de individuos de *C. pectinata* a lo largo de los primeros 3 años de vida mantenidos en condiciones controladas en Montecillo construida con datos no publicados de J. L. Arcos. Las líneas dentro de las cajas muestran las medianas, los puntos muestran casos extremos de variables individuales.

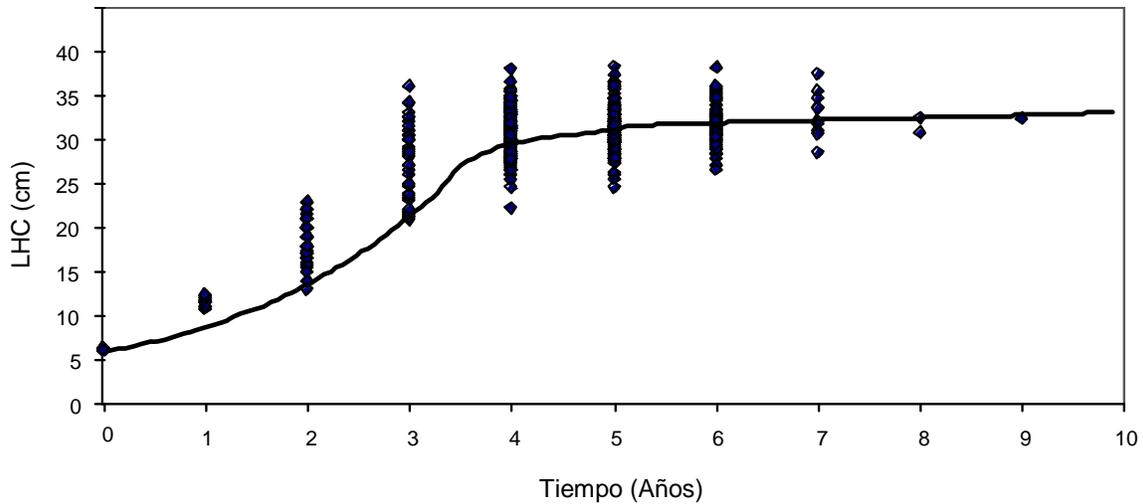


Figura 8. La línea muestra la curva de crecimiento ajustada al modelo logístico. Los puntos muestran las variaciones en el crecimiento de las iguanas *C. pectinata* dada por los diferentes tasas de crecimiento entre los 0 y los 3 años (con datos no publicados de J. L. Arcos) y de los 4 a los 10 años (Reynoso, 2000a).

6.2 Parámetros demográficos

6.2.1 Supervivencia

La curva de supervivencia de la población de *C. pectinata* fue una curva exponencial decreciente y según a la propuesta de Deevey (1947) y Slobodkin (1961) es de tipo III. Esta curva muestra que hay una alta mortalidad en las etapas juveniles. El número de iguanas hembras inferido mediante una regresión exponencial para las clases de tamaño 2, 3, 4 y 5 se muestra para el año 2000 y para el 2001 en el cuadro 2.

Cuadro 2. Número de iguanas negras hembras por clase de tamaño, las clases 2, 3, 4 y 5 es el número de iguanas estimado a partir de una regresión exponencial (en negritas).

Clase de tamaño	No. de hembras 2000	No. de hembras 2001
1	6932	8987
2	3355	4166
3	1644	1931
4	1090	895
5	806	415
6	126	202
7	281	351
8	25	18

La estructura de tamaños observada en 2000 y 2001 muestra que el número de iguanas negras va disminuyendo hacia las categorías de mayor tamaño, lo que frecuentemente se debe a una alta mortalidad en las etapas juveniles (Figura 9).

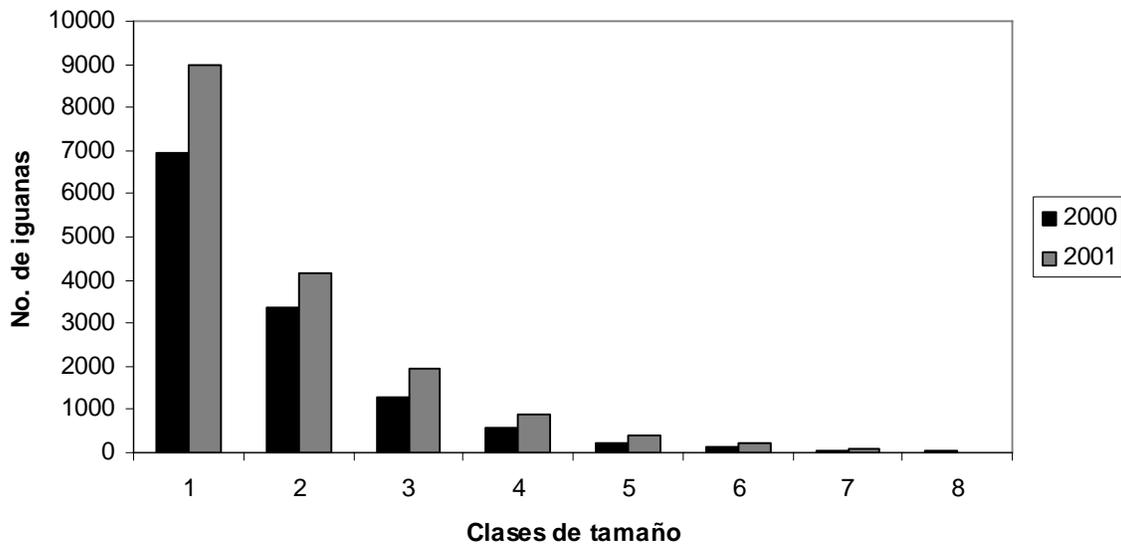


Figura 9. Estructura poblacional observada en 2000 y 2001 de la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. *Las abundancias “observadas” de las clases 2, 3, 4 y 5 se estimaron según se describe en la sección 5.2.2.

La estructura poblacional observada fue muy parecida en ambos periodos y muestra que más del 40% de la población está compuesta por individuos de la primera clase (Figura 9). Las clases de mayor tamaño se encuentran menos representadas.

Con respecto a la distribución de tamaños de las iguanas que fueron cazadas por los pobladores, se observa que éstas no son una muestra aleatoria de la población, sino que los cazadores tienen una preferencia por las iguanas que miden entre los 30 y 33 cm de LHC; sin embargo, empiezan a cazar a las iguanas desde que éstas miden 25 cm (Figura 10).

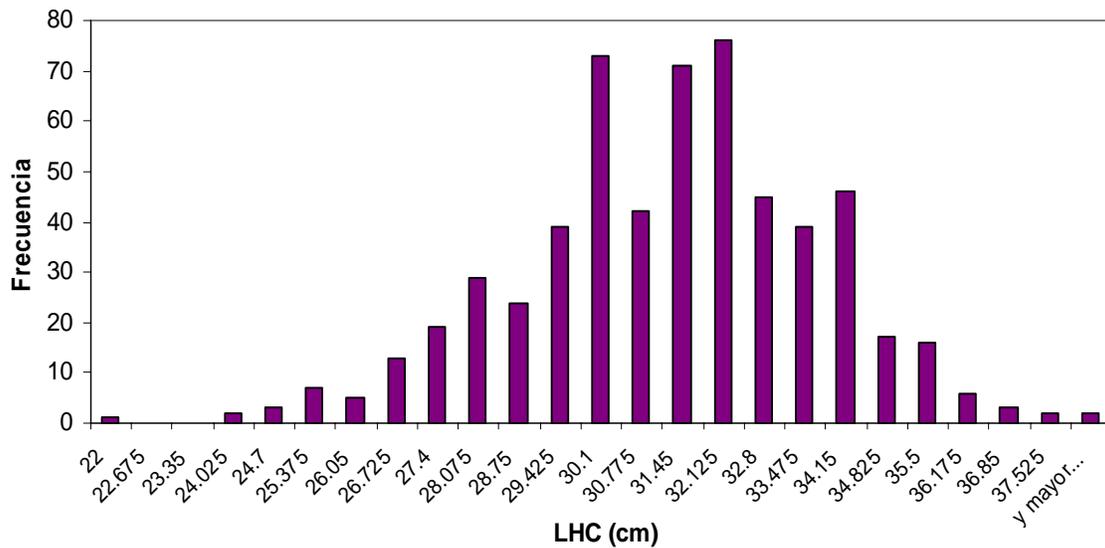


Figura 10. Distribución de tamaños de las iguanas que fueron cazadas del 12 de marzo del 2000 al 10 de abril de 2000 por 22 cazadores en Nizanda, Oaxaca.

6.2.2 Crecimiento y permanencia

Los datos de campo de marcaje y recaptura de las iguanas negras de 25.1 a 30 cm de LHC muestran que el 75% de las iguanas creció a la siguiente categoría de tamaño de un año al otro, mientras que el 25% de las iguanas permaneció en la misma categoría de tamaño. Por otro lado, las iguanas de 30.1 a 35 cm de LHC permanecieron en un 82.3% de los casos en la misma clase y el 17.7% creció a la siguiente clase de tamaño (Cuadro 3).

Cuadro 3. Datos de LHC (cm) de las iguanas negras marcadas en el 2000 y recapturadas en el 2001.

NÚMERO DE IGUANA	LHC (cm) en el 2000	LHC (cm) en el 2001	Crecimiento (cm)	Permanencia
1	28.6	30	1.4	no
5	33	34.2	1.2	si
13	28.5	33	4.5	no
22	31	31.5	0.5	si
23	29	31.1	2.1	no
48	29	33.5	4.5	no
69	30.9	30.9	0	si
71	31	33.3	2.3	si
79	33.9	33.9	0	si
80	31.3	32.6	1.3	si
83	32.4	32.8	0.4	si
90	32.5	32.5	0	si
100	28.5	30.4	1.9	no
108	30.3	32.1	1.8	si
113	28	30.1	2.1	no
118	28.5	29.6	1.1	si
120	32	33	1	si
126	33	33	0	si
131	31.5	32	0.5	si
149	32	33	1	si
164	31.6	34	2.4	si
165	34.5	34.5	0	si
167	30.2	32	1.8	si
169	28	29.5	1.5	si
183	30.9	32.5	1.6	si
187	33.5	33.5	0	si
Promedio			1.34	

6.2.3 Fecundidades

Usando los datos del número promedio de huevos por hembra (Aguirre-Hidalgo, 2000), porcentaje de huevos fértiles (97.7%, Aguirre-Hidalgo, 2000), porcentaje de eclosión de huevos fértiles en condiciones naturales (67.7%, Álvarez y Reynoso-Rosales, en proceso) y proporción de hembras (1:1, González-Monfil, 2002), se estimó el número promedio de hijas que deja una hembra de cada clase de tamaño (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número promedio anual de hijas por hembra de cada categoría de tamaño de la población de *C. pectinata* de Nizanda, Oaxaca.

Clase de tamaño	No. de huevos	% de fertilidad	% de eclosión	Proporción de sexos	No. promedio de hijas ♀ por ♀
5 (20.1 a 25 cm)	29	0.977	0.676	0.5	9.5765
6 (25.1 a 30 cm)	41.43	0.977	0.676	0.5	13.6820
7 (30.1 a 35 cm)	50.14	0.977	0.676	0.5	16.5579
8 (35.1 a 40 cm)	54.66	0.977	0.676	0.5	18.0521

La fecundidad promedio incrementa conforme aumenta el tamaño de las hembras, de tal forma que las hembras más grandes producen más huevos. La clase de tamaño en la que se observa la primera reproducción es la clase 5, cuando las iguanas miden entre 20.1 y 25 cm (Cuadro 4).

6.3 Tabla de frecuencias de destinos demográficos

Las tablas de frecuencias a partir de las cuales se calcularon las probabilidades por clase de tamaño, de crecer, permanecer o morir, así como la fecundidad promedio por clase, se presenta en los cuadros 5 y 6. Se observa que, de manera general, el número de individuos

que sobrevivió de una clase de tamaño a la siguiente fue mayor que el número de individuos que permaneció en la misma clase de tamaño.

Cuadro 5. Tabla de frecuencias y cálculo de las probabilidades de crecer y de permanecer que se utilizaron para la construcción de la matriz de transiciones del año 2000 de la población de *C. pectinata* de Nizanda, Oaxaca.

Clase de tamaño	LHC intervalo (cm)	No. iguanas	Probabilidad de crecimiento G	Probabilidad de permanencia P	Mortalidad q_x
1	6	6932	0.4839	0	0.5161
2	6.1 a 10	3355	0.3836	0.0143	0.6021
3	10.1 a 15	1287	0.4304	0.146	0.4236
4	15.1 a 20	554	0.4296	0.2312	0.3392
5	20.1 a 25	238	0.5294	0.3283	0.1423
6	25.1 a 30	126	0.3492	0.087	0.5638
7	30.1 a 35	44	0.1086	0.0505	0.3864
8	35.1 a 40	25		0.3636	0.6364

Cuadro 6. Tabla de frecuencias y cálculo de las probabilidades de crecer y de permanecer que se utilizaron para la construcción de la matriz de transiciones del año 2001 de la población de *C. pectinata* de Nizanda, Oaxaca.

Clase de tamaño	LHC intervalo (cm)	No. iguanas	Probabilidad de crecimiento G	Probabilidad de permanencia P	Mortalidad q_x
1	6	8987	0.4635	0	0.5365
2	6.1 a 10	4166	0.4461	0.0173	0.5366
3	10.1 a 15	1931.2	0.4635	0.1572	0.3793
4	15.1 a 20	895.2	0.463	0.2495	0.2875
5	20.1 a 25	415.8	0.4867	0.3019	0.2114
6	25.1 a 30	400	0.4415	0.1103	0.4482
7	30.1 a 35	351	0.2018	0.1661	0.6321
8	35.1 a 40	18		0.3939	0.6061

6.4 Análisis matricial con cacería

En el cuadro 7 se presentan las dos matrices de Lefkovitch que incorporan la extracción del 90% de los individuos de las clases 6, 7 y 8 debido a la cacería. La clase de tamaño 5 no se consideró afectada por la cacería porque el número de iguanas cazadas de este tamaño fue mínimo con respecto al número total de iguanas estimadas para esa clase de tamaño (Cuadro 2).

En ambas matrices con cacería se obtuvieron valores de λ por arriba de uno, sugiriendo que hay un crecimiento poblacional importante (5% anual según los datos del año 2000 y 8% anual según los datos del año 2001). Sin embargo, los intervalos de confianza de las tasas de crecimiento estimadas muestran que éstas no fueron significativamente mayores que la unidad (λ_{2000} 0.89-1.21 y para λ_{2001} 0.92-1.24), lo que sugiere que no se puede concluir que la población está claramente en proceso de crecimiento. Como puede observarse, los mayores valores de la matriz corresponden a las cinco primeras entradas de crecimiento y a la permanencia de las clases 4 y 5. Los valores de crecimiento tienden a disminuir hacia categorías de mayor tamaño. En la fila que se muestra abajo de las matrices, se presenta la mortalidad por categoría (q_x). La alta mortalidad de las tres últimas categorías de tamaño (25.1 a 40 cm) se introdujo de manera artificial a la matriz, simulando los efectos de la cacería.

Cuadro 7. Matrices de proyección poblacional con cacería para los años 2000 (a) y 2001 (b). Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento. Se presenta el vector de estructura estable de tamaños (w), el vector de los valores reproductivos (v) y la mortalidad (q_x). También se muestra la tasa de crecimiento poblacional (λ) y sus intervalos de confianza al 95%.

a) 2000 $\lambda = 1.05 \pm 0.1676$										
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8	w	v
1	0	0	0	0	<i>9.5765</i>	<i>13.682</i>	<i>16.5579</i>	<i>18.0521</i>	0.5359	0.0108
2	0.4839	0.0143	0	0	0	0	0	0	0.2506	0.0233
3	0	0.3836	0.146	0	0	0	0	0	0.1065	0.0629
4	0	0	0.4304	0.2312	0	0	0	0	0.0560	0.1320
5	0	0	0	0.4296	0.3283	0	0	0	0.0334	0.2513
6	0	0	0	0	0.5294	0.0087	0	0	0.0170	0.1475
7	0	0	0	0	0	0.0349	0.0505	0	0.0006	0.1805
8	0	0	0	0	0	0	0.0108	0.0363	0.0000	0.1917
q_x	0.5161	0.6021	0.4236	0.3392	0.1423	0.9563	0.9386	0.9636		

b) 2001 $\lambda = 1.08 \pm 0.1602$										
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8	w	v
1	0	0	0	0	<i>9.5765</i>	<i>13.682</i>	<i>16.5579</i>	<i>18.0521</i>	0.5362	0.0108
2	0.4635	0.0173	0	0	0	0	0	0	0.2506	0.0234
3	0	0.4461	0.1572	0	0	0	0	0	0.1063	0.0631
4	0	0	0.4635	0.2495	0	0	0	0	0.0559	0.1325
5	0	0	0	0.463	0.3019	0	0	0	0.0333	0.2524
6	0	0	0	0	0.4867	0.0110	0	0	0.0170	0.1493
7	0	0	0	0	0	0.0441	0.0166	0	0.0007	0.1763
8	0	0	0	0	0	0	0.0201	0.0393	0.0000	0.1923
q_x	0.5365	0.5366	0.3793	0.2875	0.2114	0.9448	0.9632	0.9606		

Se observa que las estructuras poblacionales esperadas (vector propio w) son muy similares a las estructuras poblacionales observadas (Figuras 11 y 12). Dichas estructuras poblacionales no presentaron diferencias significativas ni para el año 2000 ($X^2_{(7gl.)} = 0.0120$;

$p > 0.05$), ni para el 2001 ($X^2_{(7gl.)} = 0.0071$; $p > 0.05$). Este resultado sugiere que la población se encuentra cerca del equilibrio. En ambas estructuras poblacionales (observadas y esperadas) se muestra una frecuencia relativamente baja de individuos de las clases adultas y una alta frecuencia en las primeras clases. En la primera clase de tamaño se concentra más del 50% de la población para ambos años.

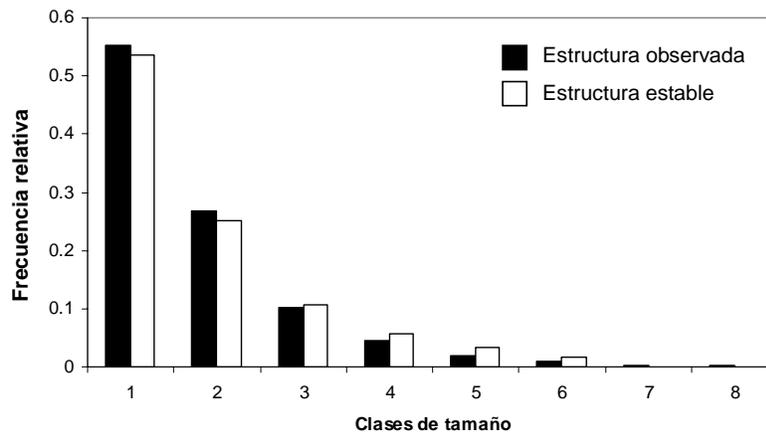


Figura 11. Comparación de la estructura estable de tamaños (w) obtenida con la matriz con cacería del año 2000, y estructura poblacional observada para ese periodo en la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. *Ver nota en la figura 9.

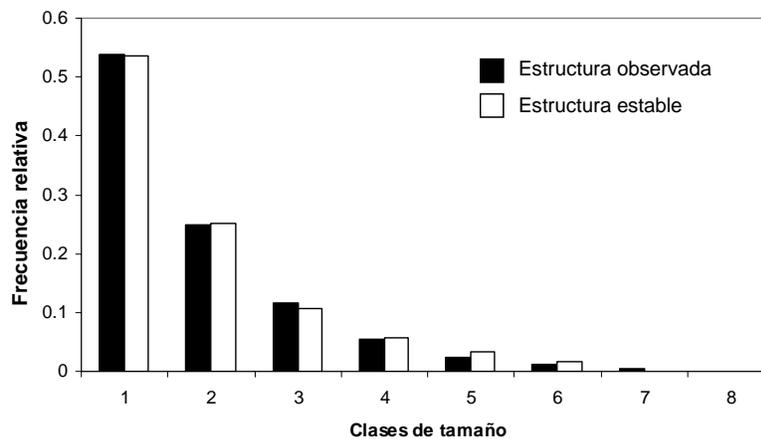


Figura 12. Comparación de la estructura estable de tamaños (w) obtenida con la matriz con cacería del año 2001, y estructura poblacional observada para ese periodo en la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. *Ver nota en la figura 9.

En la figura 13 se observa que el valor reproductivo aumenta con el tamaño de las iguanas. El valor reproductivo más alto lo obtuvo la clase 5, tanto en el año 2000 como en el 2001. En ambas matrices el valor reproductivo disminuyó a partir de la clase 6.

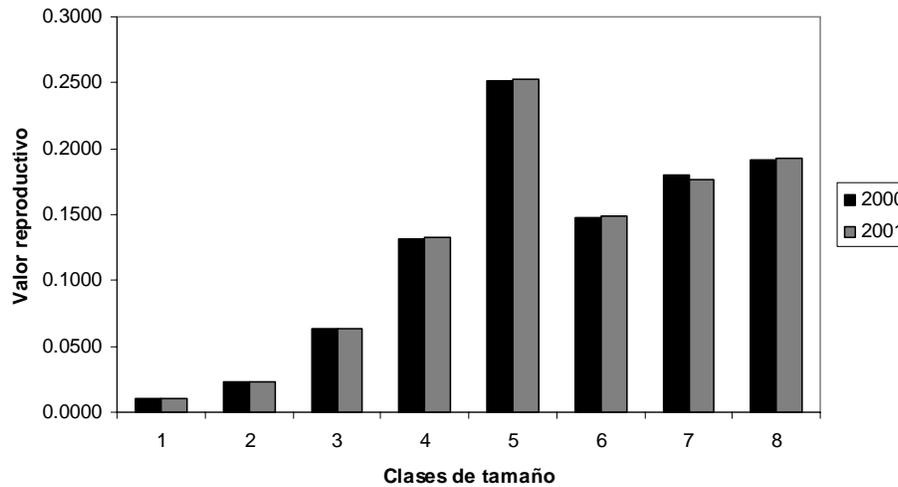


Figura 13. Valor reproductivo (v) por clase de tamaños de la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca, obtenida con las matrices con cacería para ambos años de estudio.

6.5 Análisis matricial sin cacería

En el cuadro 8 se presentan las dos matrices de Lefkovitch que no incorporan los efectos de la cacería, para los años 2000 y 2001. La mayor mortalidad se observó en las primeras tres clases, disminuyendo en las clases 4 y 5 y aumentando de nuevo en las últimas tres clases de tamaño.

En ambas matrices sin cacería se obtuvo una λ por arriba de uno, sugiriendo que si se mantuviera la dinámica demográfica en ellas contenida, la población estaría en crecimiento (10% anual, según los datos del 2000; y 13% anual según los datos del 2001). Sin embargo, según los intervalos de confianza las tasas finitas de crecimiento estimadas no son estadísticamente diferentes de uno.

Cuadro 8. Matrices de proyección poblacional sin cacería para los años 2000 (a) y 2001 (b). Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento. Se presenta el vector de estructura estable de tamaños (w), el vector de los valores reproductivos (v) y la mortalidad (q_x). También se muestra la tasa de crecimiento poblacional (λ) y sus intervalos de confianza al 95%.

a) 2000										
$\lambda = 1.1 \pm 0.150$										
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8	w	v
1	0	0	0	0	9.5765	13.682	16.5579	18.0521	0.5541	0.0080
2	0.4839	0.0143	0	0	0	0	0	0	0.2468	0.0182
3	0	0.3836	0.146	0	0	0	0	0	0.0991	0.0517
4	0	0	0.4304	0.2312	0	0	0	0	0.0490	0.1148
5	0	0	0	0.4296	0.3283	0	0	0	0.0273	0.2325
6	0	0	0	0	0.5294	0.087	0	0	0.0142	0.1938
7	0	0	0	0	0	0.3492	0.505	0	0.0083	0.2476
8	0	0	0	0	0	0	0.1086	0.3636		
q_x	0.5161	0.6021	0.4236	0.3392	0.1423	0.5638	0.3864	0.6364		

b) 2001										
$\lambda = 1.13 \pm 0.150$										
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8	w	v
1	0	0	0	0	9.5765	13.682	16.5579	18.0521	0.5562	0.0086
2	0.4635	0.0173	0	0	0	0	0	0	0.2305	0.0210
3	0	0.4461	0.1572	0	0	0	0	0	0.1051	0.0526
4	0	0	0.4635	0.2495	0	0	0	0	0.0549	0.1111
5	0	0	0	0.463	0.3019	0	0	0	0.0305	0.2127
6	0	0	0	0	0.4867	0.1103	0	0	0.0145	0.1959
7	0	0	0	0	0	0.4415	0.1661	0	0.0066	0.1896
8	0	0	0	0	0	0	0.2018	0.3939	0.0018	0.2084
q_x	0.5365	0.5366	0.3793	0.2875	0.2114	0.4482	0.6321	0.6061		

Se observa que las estructuras poblacionales esperadas (vector propio w) son muy similares a las estructuras poblacionales observadas (Figuras 14 y 15). Dichas estructuras poblacionales no presentaron diferencias significativas entre ellas, ni para el año 2000

($X^2_{(7gl)} = 0.00583; p > 0.05$), ni para el 2001 ($X^2_{(7gl)} = 0.002556; p > 0.05$). Este resultado

sugiere que la población se encuentra cerca del equilibrio y que las matrices obtenidas y su respectiva λ probablemente reflejan condiciones demográficas adecuadas. En ambas estructuras poblacionales (observadas y esperadas) se muestra una frecuencia relativamente baja de individuos de las clases adultas y una alta frecuencia en las primeras clases. En la primera clase de tamaño se concentra más del 50% de la población para ambos años.

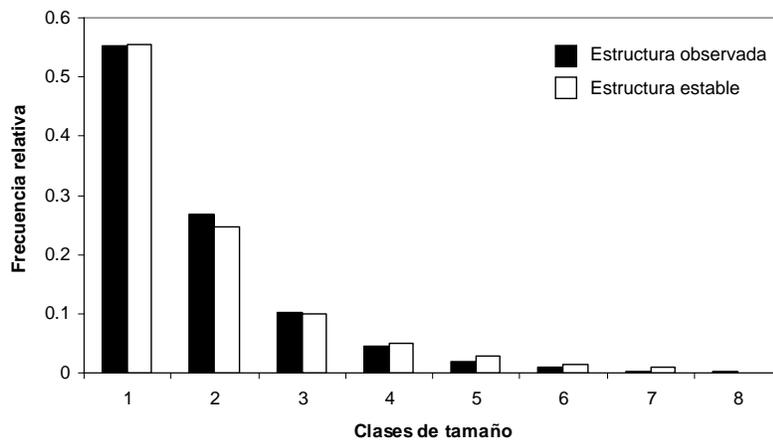


Figura 14. Comparación de la estructura estable de tamaños (w) obtenida con la matriz sin cacería del año 2000, y estructura poblacional observada para ese periodo en la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. *Ver nota en la figura 9.

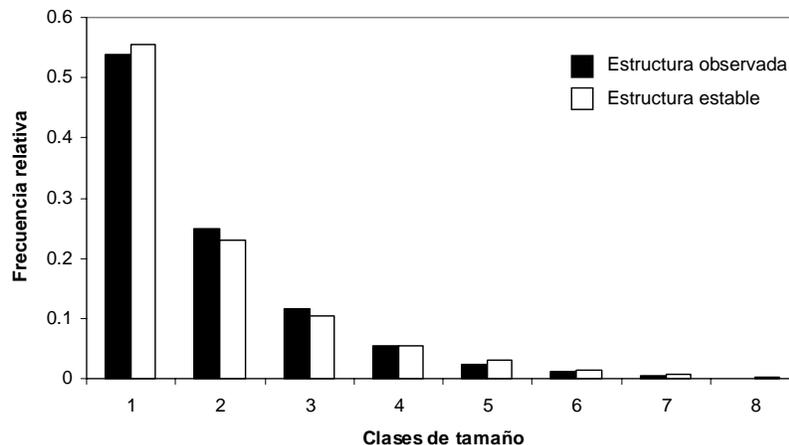


Figura 15. Comparación de la estructura estable de tamaños (w) obtenida con la matriz sin cacería del año 2001, y estructura poblacional observada para ese periodo en la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. *Ver nota en la figura 9.

En la figura 16 se observa que el valor reproductivo aumenta con el tamaño de las iguanas. El valor reproductivo más alto lo obtuvo la clase 5 y 7 en el año 2000, y las clases 5 y 6 en el 2001. En ambas matrices el valor reproductivo disminuyó en la clase 8.

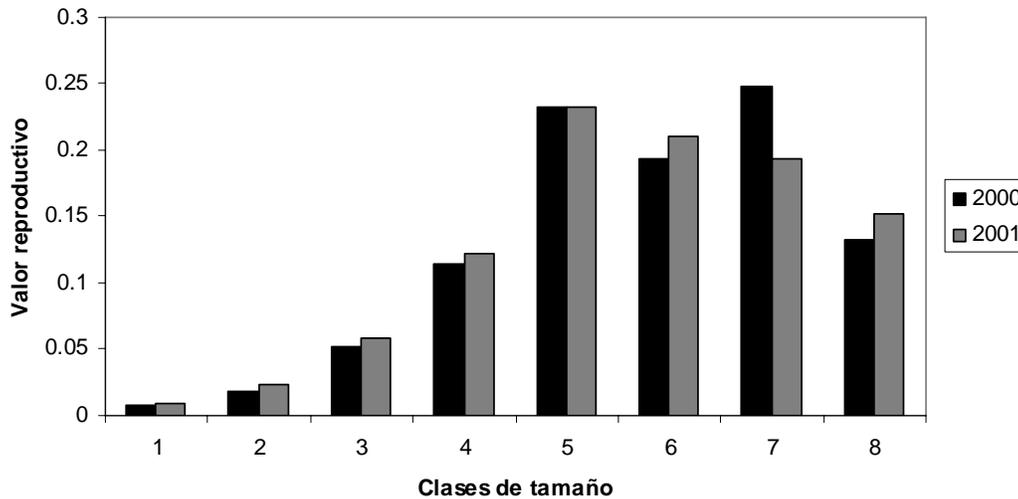


Figura 16. Valor reproductivo (v) por clase de tamaños de la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca, obtenidas para ambos años de estudio a partir de las matrices sin cacería.

6.6 Análisis de sensibilidad y elasticidad de las matrices con cacería

En el cuadro 9 se observa que la tasa de crecimiento poblacional mostró la mayor sensibilidad a cambios en el crecimiento de las crías y los juveniles, pues los valores más altos de sensibilidad de ambas matrices se encuentran en las entradas de crecimiento de las cuatro primeras clases de tamaño (iguanas de 6 a 20 cm) seguidos por los valores de permanencia de las clases 2, 3, 4 y 5 (iguanas de 10.1 a 25 cm).

Cuadro 9. Matrices de sensibilidad correspondientes a las matrices de proyección poblacional con cacería de los años a) 2000 y b) 2001. Se muestran sólo las sensibilidades de las entradas positivas. Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento.

a) 2000

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0098</i>	<i>0.0050</i>	<i>0.0002</i>	<i>0.0000</i>
2	0.3405	0.1592	0	0	0	0	0	0
3	0	0.4295	0.1824	0	0	0	0	0
4	0	0	0.3828	0.2014	0	0	0	0
5	0	0	0	0.3835	0.2286	0	0	0
6	0	0	0	0	0.1342	0.0683	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0835	0.0029	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0031	0.0000

b) 2001

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0107</i>	<i>0.0049</i>	<i>0.0002</i>	<i>0.0000</i>
2	0.3727	0.1614	0	0	0	0	0	0
3	0	0.3873	0.1857	0	0	0	0	0
4	0	0	0.3727	0.2061	0	0	0	0
5	0	0	0	0.3721	0.2199	0	0	0
6	0	0	0	0	0.1435	0.0641	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0767	0.0032	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0034	0.0000

Las matrices de elasticidad muestran que pequeños cambios proporcionales en las probabilidades de crecimiento de los individuos de las primeras cuatro clases de tamaño (iguanas de 6 a 20 cm) tendrían un gran impacto proporcional sobre el crecimiento de la población, ya que en conjunto contribuyen con el 70% del valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para ambos periodos (Cuadro 10), seguidas por la elasticidad de la fecundidad de las iguanas de 20 a 25 cm. Sin embargo, en general, las elasticidades de las fecundidades y de las permanencias fueron bajas. Por otro lado, sumando las

elasticidades por categoría, las cinco primeras clases contribuyen cada una con valores desde el 16% hasta el 23% de la elasticidad total para ambos periodos. Sin embargo, la quinta clase es la que más contribuye al valor de la tasa de crecimiento poblacional (Cuadro 10).

Cuadro 10. Matrices de elasticidad correspondientes a las matrices de proyección poblacional con cacería para los años a) 2000 y b) 2001 con cacería de la población de *C. pectinata* de Nizanda, Oaxaca. Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento.

a) 2000

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0843</i>	<i>0.0649</i>	<i>0.0027</i>	<i>0.0000</i>
2	0.1426	0.0022	0	0	0	0	0	0
3	0	0.1426	0.0254	0	0	0	0	0
4	0	0	0.1426	0.0444	0	0	0	0
5	0	0	0	0.1426	0.0715	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0821	0.0006	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0370	0.0001	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0051	0.0000
SUMAS	0.1571	0.1592	0.1824	0.2014	0.2286	0.0683	0.0029	0.0000

b) 2001

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0964</i>	<i>0.0611</i>	<i>0.0030</i>	<i>0.0001</i>
2	0.1588	0.0026	0	0	0	0	0	0
3	0	0.1588	0.0268	0	0	0	0	0
4	0	0	0.1588	0.0473	0	0	0	0
5	0	0	0	0.1588	0.0610	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0642	0.0007	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0031	0.0001	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0001	0.0000
SUMAS	0.1588	0.1614	0.1857	0.2061	0.2199	0.0649	0.0032	0.0001

En la figura 17 se observa que las entradas de crecimiento contribuyen con un 70% a la tasa de incremento de la población en ambos años, seguidos por la fecundidad (16%) y la permanencia (14%) en ambos años.

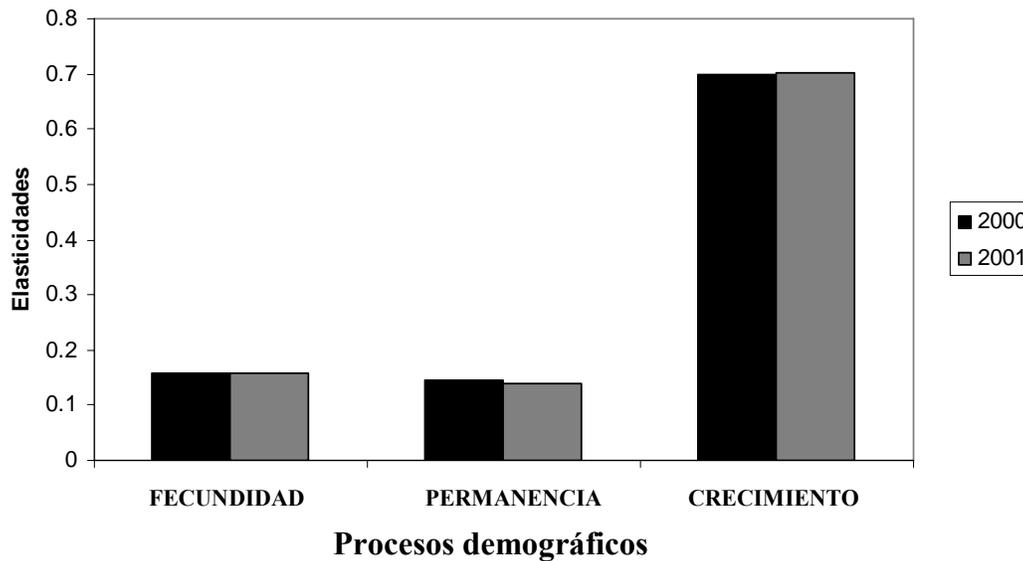


Figura 17. Contribución de los diferentes procesos demográficos a la tasa de crecimiento poblacional de *C. pectinata* según los resultados de las matrices con cacería para los años 2000 y 2001.

El triángulo demográfico, agrupa a las matrices de los dos años cerca del vértice del crecimiento (Silvertown *et al.*, 1993) debido a que la mayor elasticidad correspondió al crecimiento (Figura 18).

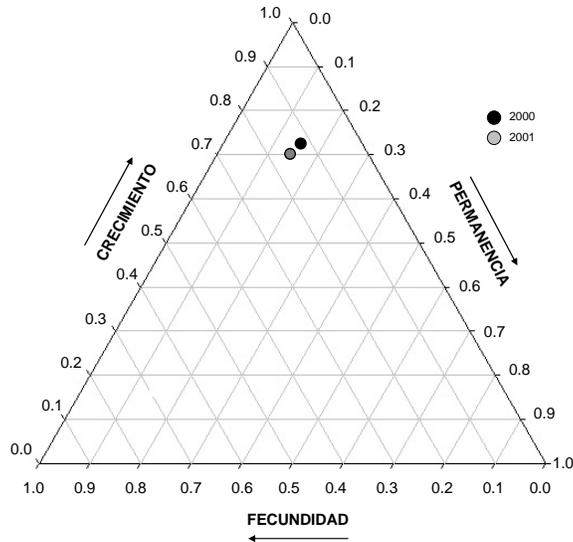


Figura 18. Triángulo demográfico con las elasticidades de la fecundidad, el crecimiento y la permanencia para el año 2000 y 2001 con cacería.

6.7 Análisis de sensibilidad y elasticidad de las matrices sin cacería

En el cuadro 11 se observa que la tasa de crecimiento poblacional mostró la mayor sensibilidad a cambios en el crecimiento de las crías y los juveniles, pues los valores más altos de sensibilidad de ambas matrices se encuentran en las entradas de crecimiento de las cuatro primeras clases de tamaño (iguanas de 6 a 20 cm) seguidos por las entradas de permanencia de las clases 2, 3, 4 y 5 (iguanas de 10.1 a 25 cm). Los valores más bajos de sensibilidad se encuentran en las fecundidades.

Cuadro 11. Matrices de sensibilidad de los años a) 2000 y b) 2001, correspondientes a las matrices sin cacería de la población de *C. pectinata* en Nizanda, Oaxaca. Se muestran sólo las sensibilidades de las entradas positivas. Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento.

a) 2000

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0070</i>	<i>0.0036</i>	<i>0.0021</i>	<i>0.0003</i>
2	0.3249	0.1445	0	0	0	0	0	0
3	0	0.4099	0.1644	0	0	0	0	0
4	0	0	0.3653	0.1805	0	0	0	0
5	0	0	0	0.3660	0.2031	0	0	0
6	0	0	0	0	0.1709	0.0891	0	0
7	0	0	0	0	0	0.1168	0.0683	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0519	0.0076

b) 2001

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0081</i>	<i>0.0039</i>	<i>0.0018</i>	<i>0.0005</i>
2	0.3627	0.1503	0	0	0	0	0	0
3	0	0.3769	0.1718	0	0	0	0	0
4	0	0	0.3627	0.1897	0	0	0	0
5	0	0	0	0.3631	0.2016	0	0	0
6	0	0	0	0	0.1857	0.0881	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0853	0.0388	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0427	0.0116

Las matrices de elasticidad muestran que cambios proporcionales en las probabilidades de crecimiento de los individuos de las primeras cuatro clases de tamaño (iguanas de 6 a 20 cm) tendrían un gran impacto proporcional sobre el crecimiento de la población, ya que en conjunto contribuyen con el 70% del valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para ambos periodos (Cuadro 12). Las elasticidades de las fecundidades y las permanencias fueron bajas. Por otro lado, sumando las elasticidades por categoría, las cinco primeras clases contribuyeron cada una con valores desde el 14% hasta

el 20% de la elasticidad total para ambos periodos. Sin embargo, la quinta clase fue la que más contribuyó al valor de la tasa de crecimiento poblacional (Cuadro 12).

Cuadro 12. Matrices de elasticidad correspondientes a las matrices de proyección sin cacería para los años a) 2000 y b) 2001 sin cacería de la población de *C. pectinata* de Nizanda, Oaxaca. Los números en cursivas representan los valores de fecundidad. Los valores de permanencia se muestran en la diagonal principal. En negritas se resaltan los valores de crecimiento.

a) 2000

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0605</i>	<i>0.0451</i>	<i>0.0319</i>	<i>0.0051</i>
2	0.1426	0.0019	0	0	0	0	0	0
3	0	0.1426	0.0218	0	0	0	0	0
4	0	0	0.1426	0.0378	0	0	0	0
5	0	0	0	0.1426	0.0605	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0821	0.0070	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0370	0.0313	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0051	0.0025
SUMAS	0.1426	0.1445	0.1644	0.1805	0.2031	0.0891	0.0683	0.0076

b) 2001

Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	<i>0.0685</i>	<i>0.0464</i>	<i>0.0256</i>	<i>0.0076</i>
2	0.1480	0.0023	0	0	0	0	0	0
3	0	0.1480	0.0238	0	0	0	0	0
4	0	0	0.1480	0.0417	0	0	0	0
5	0	0	0	0.1480	0.0536	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0796	0.0086	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0332	0.0057	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0076	0.0040
SUMAS	0.1480	0.1503	0.1718	0.1897	0.2016	0.0881	0.0388	0.0116

En la figura 19 se observa que el crecimiento contribuye con un 70% al incremento de la población en ambos años, seguido por la permanencia (14-16%) y la fecundidad (14-15%).

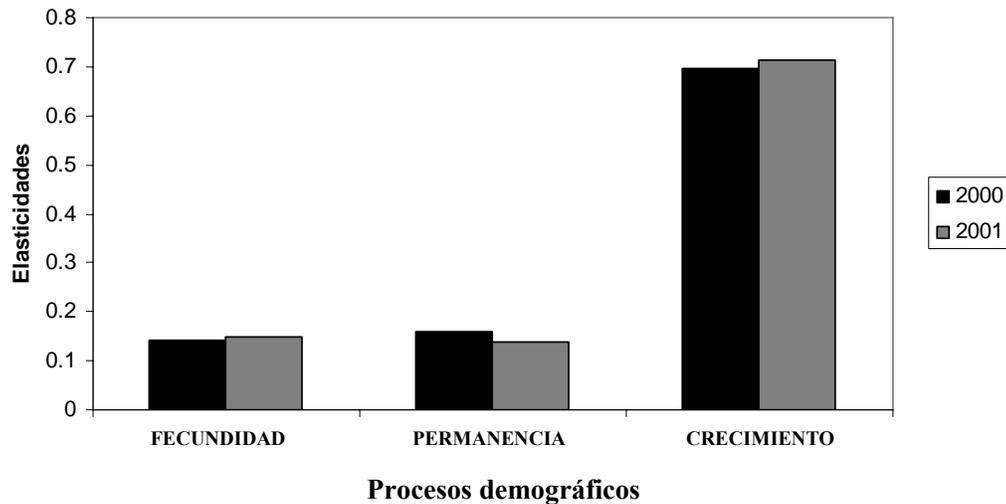


Figura 19. Contribución de los diferentes procesos demográficos a la tasa de crecimiento poblacional de *C. pectinata* según los resultados de las matrices para los años 2000 y 2001 sin cacería.

El triángulo demográfico, agrupa a las matrices de los dos años cerca del vértice del crecimiento (Silvertown *et al.*, 1993) debido a que la mayor elasticidad correspondió al crecimiento (Figura 20).

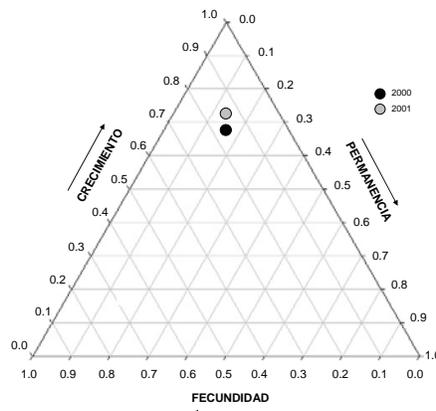


Figura 20. Triángulo demográfico con las elasticidades de la fecundidad, el crecimiento y la permanencia para el año 2000 y 2001 sin cacería.

6.8 Simulaciones numéricas modificando los elementos de la matriz de transición

6.8.1 Escenarios para un plan de protección

Los diferentes escenarios de manejo se evaluaron modificando los elementos de la matriz de transición promedio sin cacería (Anexo 3). A partir del análisis de elasticidad pudimos saber que los elementos más sensibles a posibles perturbaciones son las entradas de crecimiento de las primeras cinco categorías de tamaño (Cuadro 12). Así, se sugiere de manera preliminar que los planes de manejo deben estar dirigidos hacia estas primeras cinco clases de tamaño. Por tanto, se hicieron variaciones en estas entradas de manera que simularán la incidencia de factores con efectos positivos, es decir, que aumentaron su valor, tales como:

- a) La incubación artificial de los huevos en laboratorio, en vista de que Reynoso y Aguirre Hidalgo, *com pers.* lograron 98% de eclosión en condiciones de semicautiverio y sin considerar la fertilidad de los huevos, y González-Monfil *et al.*, 2004, lograron un 100% de eclosión excluyendo los huevos infértiles.
- b) La protección de iguanas de las primeras clases en semicautiverio para evitar la depredación natural, y posteriormente liberarlos.

Al suponer que las condiciones son favorables para el crecimiento de las iguanas de estas categorías, se podría esperar una disminución en la mortalidad, y con esto una tasa de crecimiento poblacional positiva mayor.

Al aumentar el porcentaje de eclosión en condiciones naturales del 68% al 80% en condiciones controladas, se modifican las entradas correspondientes a la fecundidad de las clases reproductivas y el valor de λ aumenta un 5.6 % (de 1.11 a 1.15); y si lo aumentamos al 90% λ aumenta un 7 %. Estos cambios podrían darse como resultado de la incubación

artificial, así como de la protección de los huevos contra depredadores naturales o la protección de sitios de anidamiento (Figura 21).

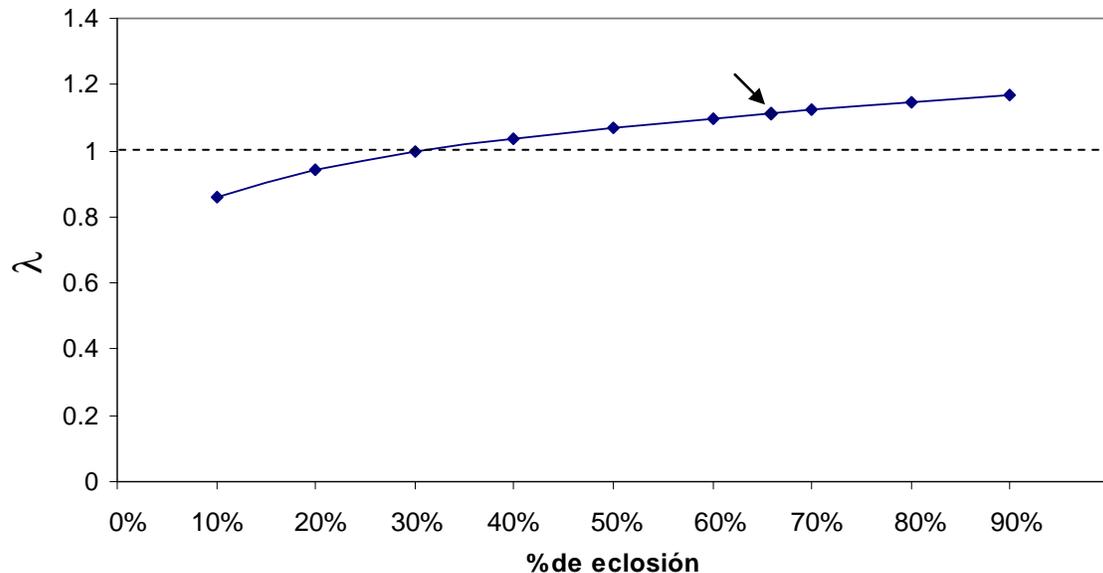


Figura 21. Variación en λ al variar la fecundidad frente a diferentes porcentajes de eclosión para la matriz promedio sin cacería de la población de iguanas negras de Nizanda. La línea punteada muestra una λ que representa un equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

De manera general, se observa que al aumentar la supervivencia de las iguanas de las primeras clases de tamaño, λ aumenta de manera considerable (Figura 22). Al modificar las entradas correspondientes a la supervivencia (permanencia y crecimiento) se observan cambios favorables en λ y con repercusión mucho más significativa que al modificar los porcentajes de eclosión en la fecundidad (Figura 21). Al aumentar a un 90% aproximadamente el valor original de la supervivencia al proteger a las iguanas de la primer clase en semicautiverio el valor de λ aumenta de 1.10 a 1.23 (esto es un 13% de crecimiento poblacional anual adicional) y un aumento en λ de 1.10 a 1.61 (esto es un 51%

de crecimiento anual adicional) al aumentar la supervivencia de las iguanas de las cuatro primeras clases (iguanas de los 6 a los 20 cm) (Figura 22). También se hicieron modificaciones proporcionales directas en las entradas de las matrices. Evaluando los procesos demográficos por separado y en conjunto (ver Anexo 4 por tamaños y Anexo 5 por edades).

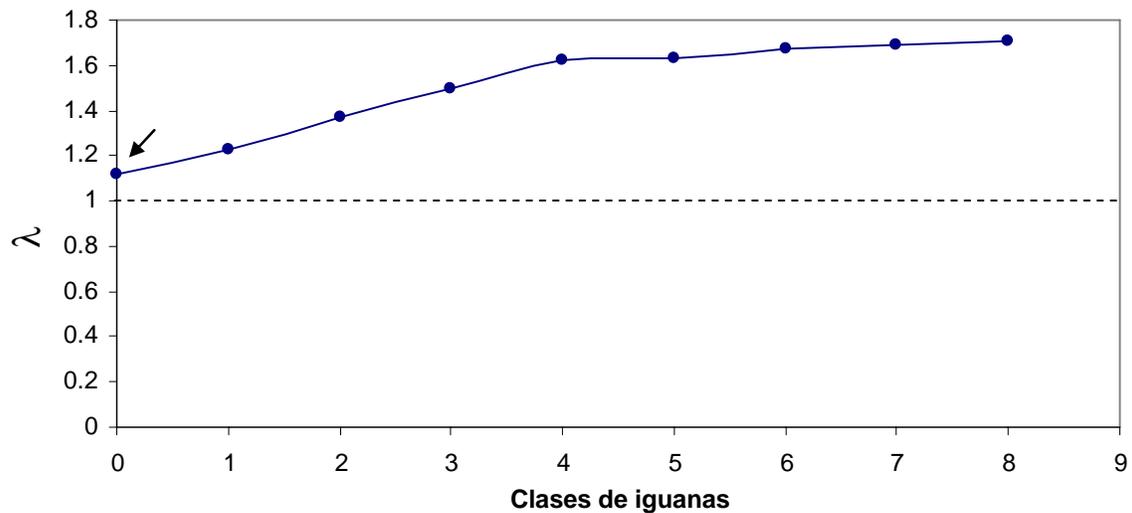


Figura 22. Variación de λ al aumentar la supervivencia de las iguanas protegiendo de 1 a 8 clases de tamaño de la matriz promedio sin cacería. La línea punteada muestra una λ que representa un equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

6.8.2 Escenarios con planes de cacería

En los escenarios para simular diversos planes de cacería se empleó la matriz de transición promedio con cacería a la que originalmente se le había introducido un 90% de cacería.

(Anexo 6). Si se cazan iguanas de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25.1 a 40 cm), la λ

disminuye lentamente al aumentar el porcentaje de extracción, pero en ningún momento se pone en riesgo a la población (Figura 23).

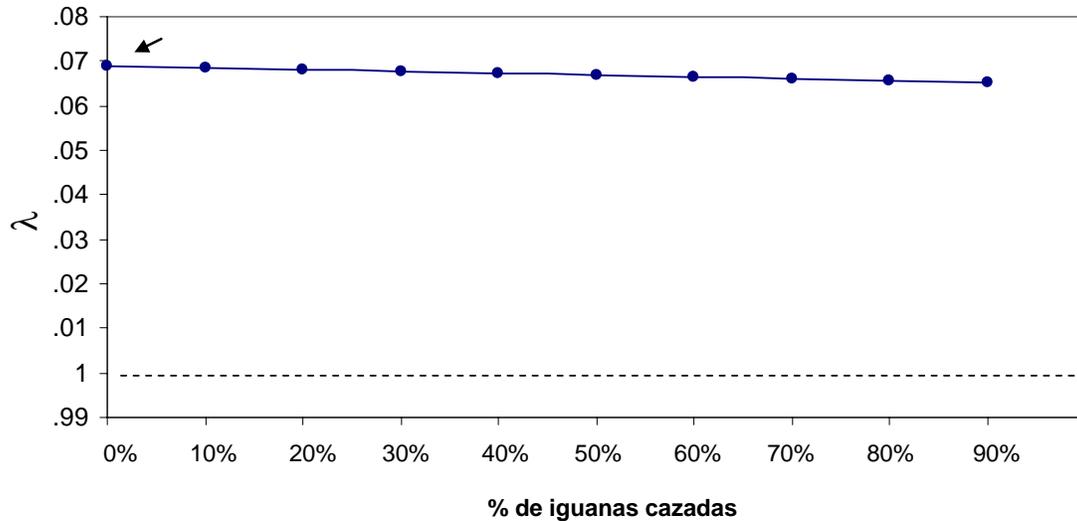


Figura 23. Variación de λ frente a diferentes porcentajes de cacería de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25 a 40 cm) para la matriz promedio con cacería de la población de iguanas negras de Nizanda. La línea punteada muestra una λ que representa un equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

Sin embargo, si se incluye en la cacería a las iguanas de la clase 5 (iguanas de 20.1 a 25 cm), además de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25.1 a 40 cm) se observa que λ es menor a uno a partir de que se extrae por encima del 40% de los individuos. Si se cazara el 80% de las iguanas, λ disminuiría a 0.94, con lo que la población tendería a la desaparición (Figura 24).

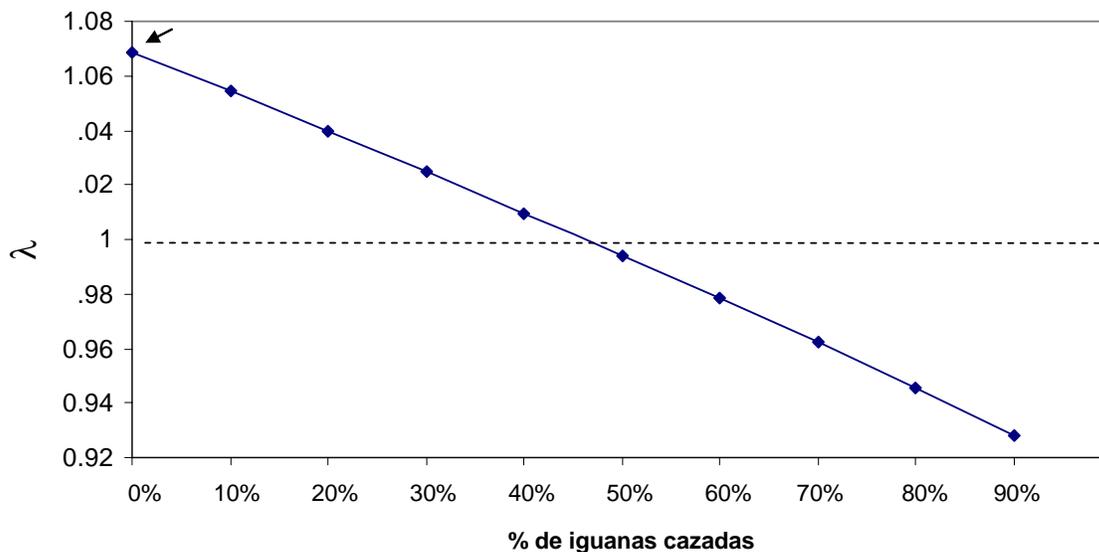


Figura 24. Variación de λ al simular diferentes porcentajes de cacería de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20 a 40 cm) utilizando la matriz promedio con cacería. La línea punteada muestra una λ que representa un equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

6.9 Simulaciones de cacería modificando los vectores iniciales

6.9.1 Simulaciones de diferentes estrategias de cacería considerando las clases de tamaño cazadas y una variación entre años en la incidencia de la caza

En general en la gráfica de cambios en el tamaño poblacional (Figura 25) se observa que las simulaciones de cacería varían para las diversas condiciones demográficas encontradas en la matriz promedio sin cacería (Anexo 3), dependiendo de las clases de tamaño o las categorías de edad cazadas y bajo diferentes estrategias de caza (cacería anual, cacería cada 2, 3 y 4 años). Estas simulaciones se hicieron con la matriz promedio sin cacería pues la cacería se incluyó en los vectores iniciales que se utilizaron para iterar la matriz, como se

detalló en la sección 5.6. Las simulaciones con la proyección matricial por edades se muestran en el Anexo 7.

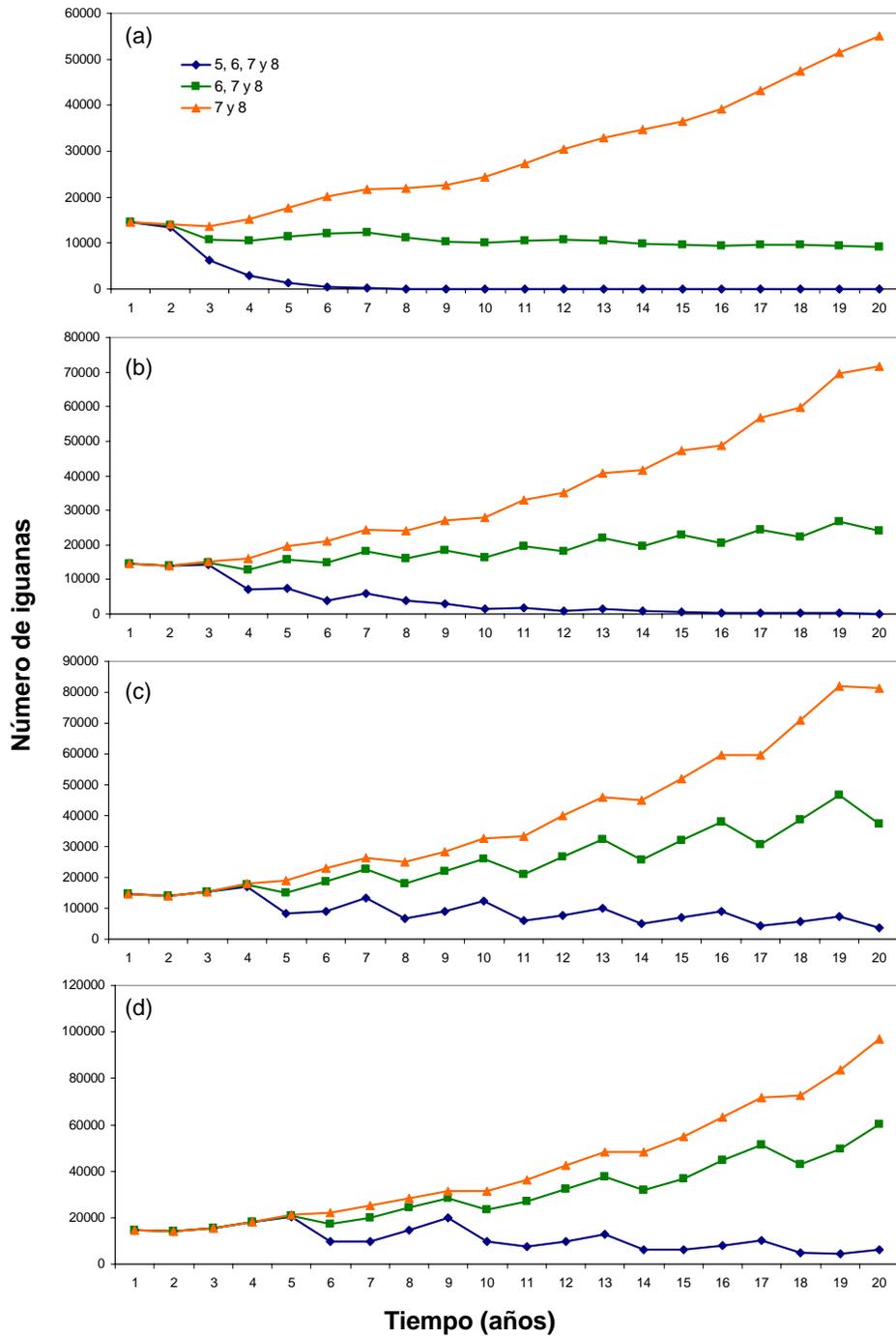


Figura 25. Tamaño poblacional proyectado a lo largo del tiempo al incluir la cacería por grupos de clases de iguanas (5, 6, 7 y 8; 6, 7 y 8; y 7 y 8): (a) cada año, (b) cada dos años, (c) cada tres años y (d) cada cuatro años.

La figura 25 muestra el tamaño poblacional a lo largo de 20 años. Se observa que la estrategia de caza que afectaría más el número de iguanas es cuando se caza el grupo de clases 5, 6, 7 y 8, sobre todo si ocurre anualmente o cada dos años. La estrategia de caza de las clases 6, 7 y 8 no se vería tan afectada por lo menos a lo largo de la proyección a 20 años. La estrategia menos afectada es la caza de las clases 7 y 8, pues la población crecería considerablemente.

Además, al graficar el tamaño poblacional subdividido por clases de tamaño para los diferentes grupos de clases cazadas. Al incluir la caza de todas las iguanas de las clases de tamaño 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40 cm) se observa un decremento poblacional. Una cacería anual llevaría a un decremento importante o probablemente a la extinción de la población en menos de 7 años (Figura 26a). Una cacería cada dos años llevaría a la desaparición de la población en menos de 15 años (Figura 26b). La caza cada tres años o cada cuatro años disminuyen el tamaño poblacional, sin embargo, en un periodo de 50 años la población puede desaparecer (Figura 26c y 26d).

En el caso de la cacería de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25.1 a 40 cm) se observa un decremento poblacional en la cacería anual (Figura 27a). Si la caza se hace cada dos años la población de iguanas empezaría a crecer (Figura 27b), y si la caza se hace cada 3 o 4 años el número de iguanas aumenta considerablemente (Figura 27c y 27d).

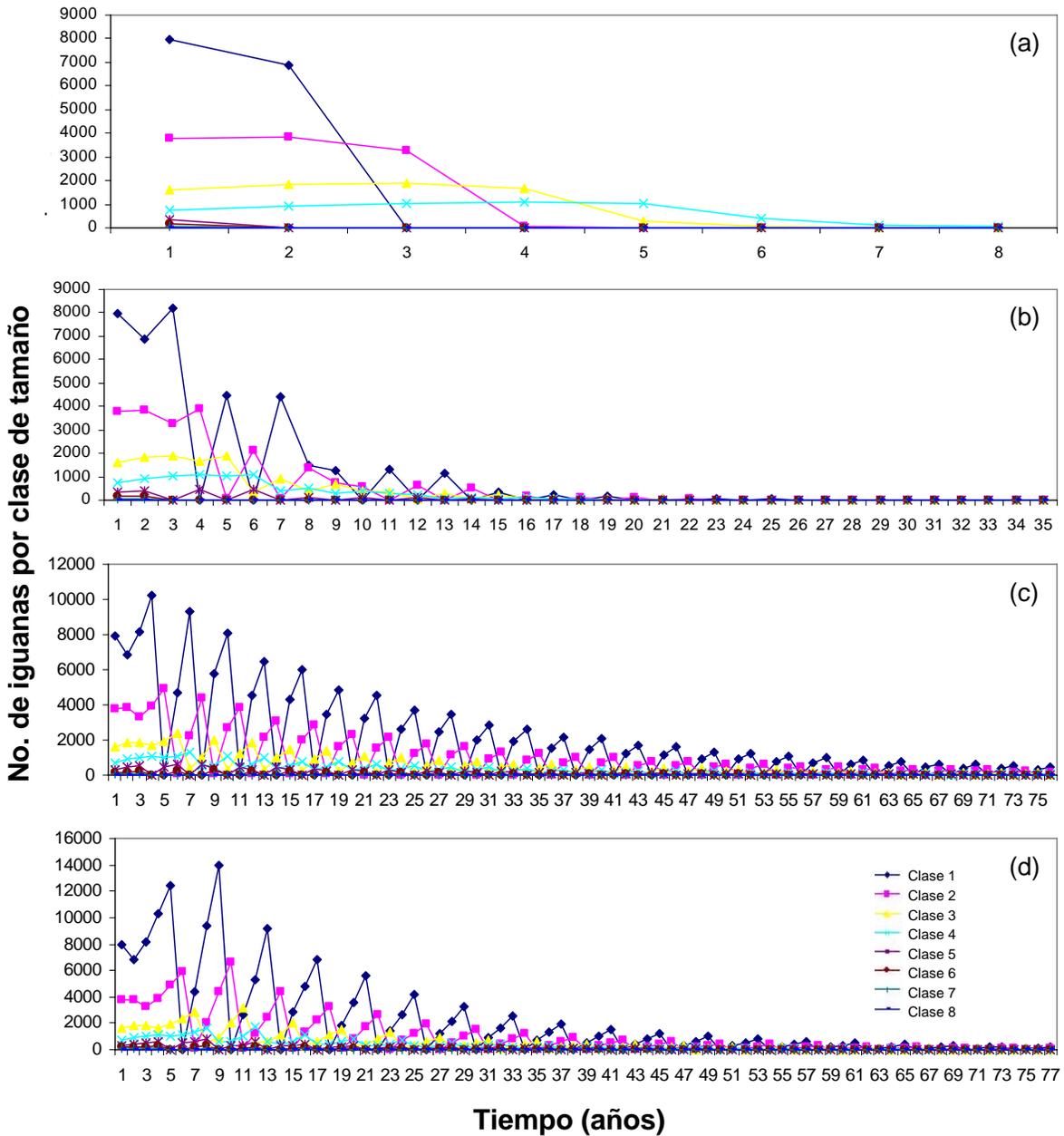


Figura 26. Tamaño poblacional proyectado (subdividido en clases de tamaño) a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8: (a) cada año, (b) cada dos años, (c) cada tres años y (d) cada cuatro años.

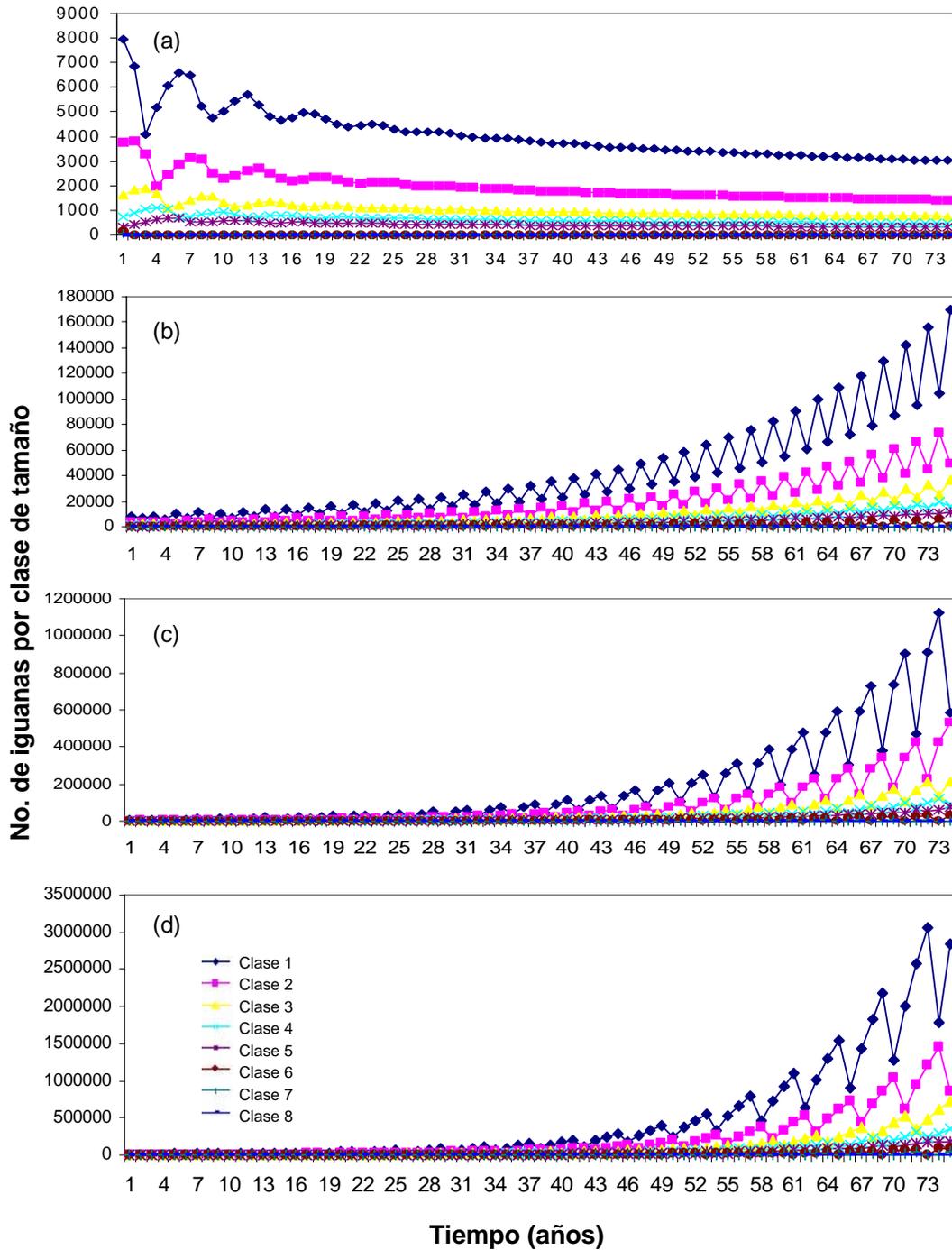


Figura 27. Tamaño poblacional proyectado (subdividido en clases de tamaño) a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 6, 7 y 8: (a) cada año, (b) cada dos años, (c) cada tres años y (d) cada cuatro años.

Si las clases de tamaño cazadas son sólo la 7 y la 8 (iguanas de 30.1 a 40 cm) se observa que habría un crecimiento poblacional aunque más lento en la cacería anual y un poco más rápido conforme el número de años entre cosechas aumenta (Figura 28).

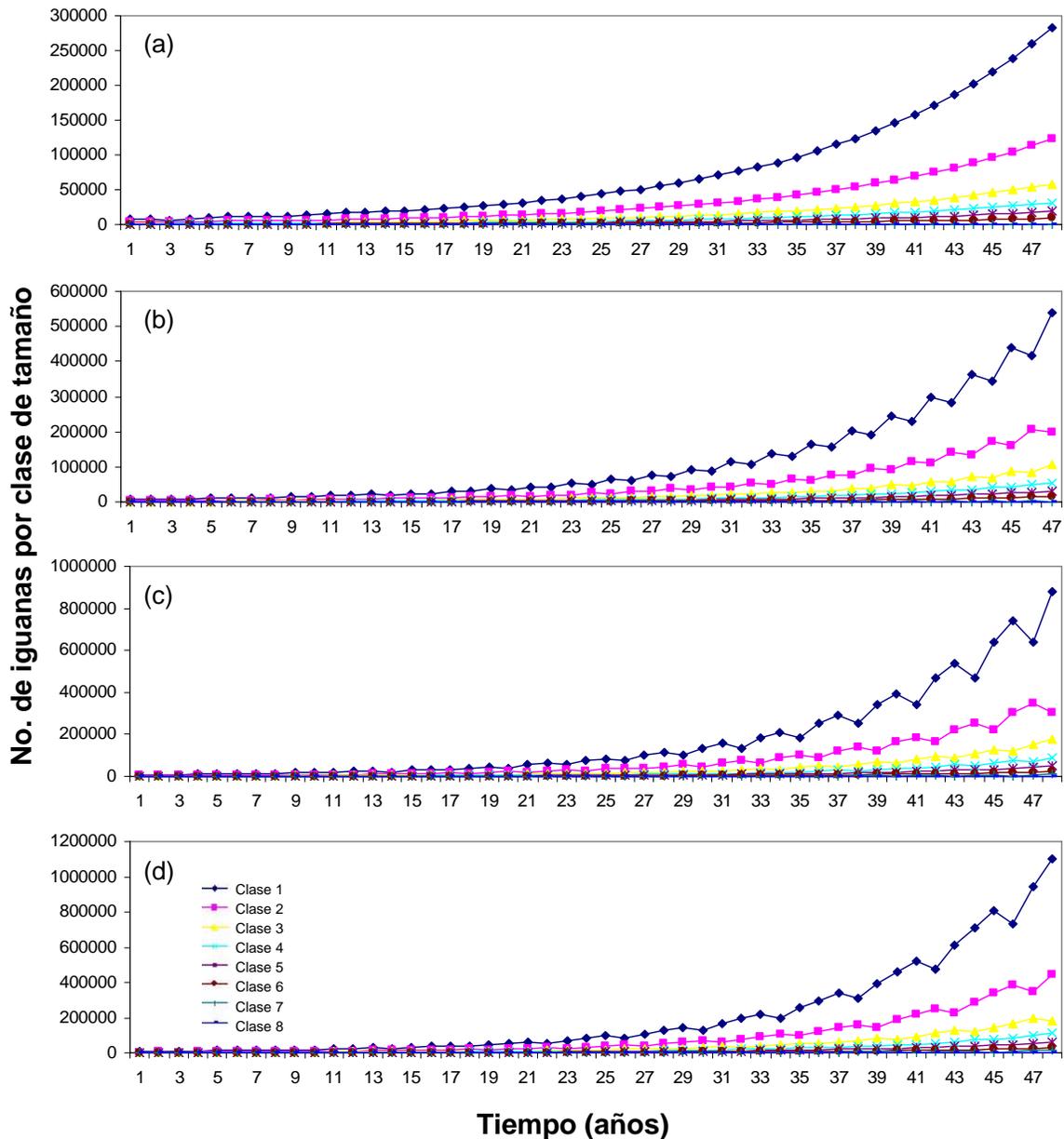


Figura 28. Tamaño poblacional proyectado (subdividido en clases de tamaño) a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las clases 7 y 8: (a) cada año, (b) cada dos años, (c) cada tres años y (d) cada cuatro años.

6.9.2 Tiempo requerido para el reclutamiento de iguanas posterior a un evento de cacería inicial

El cuadro 13 resume los resultados de la simulación del número de años que serían necesarios para reclutar de 100 a 650 iguanas hembras adultas comenzando con poblaciones en las que se hubieran capturado todas las iguanas adultas, dividiéndolas por de clases de tamaño. Por ejemplo, utilizando un vector poblacional en el que no hay iguanas de las clases 7 y 8; o de las clases 6, 7, y 8; o de las clases 5, 6, 7 y 8, etc. Los resultados muestran que se llevarían de 19 a 22 años aproximadamente para reclutar 100 iguanas de la clase de tamaño 8, dependiendo de las clases desprovistas de iguanas en una caza única inicial. Para reclutar 300 iguanas de las clases 7 y 8 se requieren de 9 a 13 años aproximadamente dependiendo de las clases cosechadas en la primera cosecha, y para reclutar 650 iguanas de las clases 6, 7 y 8 se requieren de 7 a 8 años aproximadamente dependiendo de las clases cazadas al inicio.

Cuadro 13. Tiempo requerido para reclutar 100, 300 y 650 iguanas hembras adultas, en una población con una caza inicial.

Clase con caza única inicial	Tiempo requerido para reclutar iguanas hembras adultas (años)			
	8	7 y 8	6, 7 y 8	5, 6, 7 y 8
Para reclutar 100 iguanas de la clase 8	19	19.75	20.5	22.75
Para reclutar 300 iguanas de las clases 7 y 8	9.25	10	10.75	13.25
Para reclutar 650 iguanas de las clases 6, 7 y 8	7	7	7.25	8.25

6.10 Estocasticidad ambiental

En las simulaciones estocásticas se integraron las dos matrices de transición obtenidas en esta investigación para proyectar las consecuencias a largo plazo de la variación demográfica observada. Se asumió la misma probabilidad de ocurrencia de las dos matrices en el comportamiento demográfico a largo plazo.

En el primer escenario, donde se simuló una variación temporal (matrices con cacería 2000-2001) arrojó una tasa de crecimiento poblacional que indica un considerable potencial de incremento ($\lambda = 1.1163$). Similarmente, en el segundo escenario se incorporó variación ambiental (matriz de transición sin cacería (2000) y matriz de transición incorporando una cacería del 90% de las iguanas de las clases 6, 7 y 8 (2000)) donde se obtuvo una tasa de incremento por arriba de la unidad, una λ promedio igual a 1.0694.

Por último, en el tercer escenario se hizo una simulación en la que se empleó la matriz de transición sin cacería para el 2000 y una matriz de transición hipotética en la que se incluyó una cacería del 90% de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40cm) y presentó una $\lambda = 0.9042$. No fue sino hasta entonces que la tasa de crecimiento poblacional resultó menor a la unidad ($\lambda = 0.9922$) sugiriendo una cierta probabilidad de extinción.

7. DISCUSIÓN

En México la captura de iguanas negras es una actividad permitida bajo el esquema de “uso tradicional”, tanto con fines alimenticios como económicos (Suazo y Alvarado, 1994). Por lo tanto, difícilmente podrá detenerse a corto plazo la sobre-explotación de esta especie. No obstante, la SEMARNAT puede dar autorización para iniciar criaderos bajo la forma de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA), con la posibilidad de comercializar crías y adultos producidos bajo este sistema, disminuyendo así la captura de iguanas de las poblaciones naturales, lo que garantiza su persistencia en vida libre y permite incluso la liberación de crías al medio ambiente.

Las acciones de regulación de la captura de iguanas en México y la legislación dirigida hacia la conservación de las mismas no es suficiente para proteger a esta especie y asegurar su persistencia (NOM-059-SEMARNAT-2001-MOD). La legislación permite el uso sustentable de este recurso a partir de la explotación de poblaciones naturales. No obstante, la manera en la que se estipulan las tasas de aprovechamiento o las tasas de explotación es en función de la abundancia observada. Por tanto, el criterio de selección de la tasa de captura no está basado en métodos confiables que eviten poner en riesgo a las poblaciones. Algunos ejemplos de especies mexicanas que se han intentado explotar con base en estudios demográficos detallados son los del árbol tropical *Bursera glabrifolia* (Hernández-Apolinar *et al.*, 2006), la palma tropical *Chamaedorea elegans* (Valverde *et al.*, 2006) y el ajolote mexicano *Ambystoma mexicanum* (Zambrano *et al.*, 2007). Dichos estudios han empleado modelos específicos de cómo deben de ser las tasas de aprovechamiento para que sean sustentables. Por lo tanto, para lograr la recuperación y utilización sostenible de la iguana negra en Nizanda, Oaxaca, se requirió el desarrollo de

modelos que integraran la información demográfica para realizar un análisis poblacional de la situación de la población de las iguanas negras en la región.

7.1 Análisis matricial

El análisis matricial de la población de iguanas estudiada indicó que su estructura de tamaños está compuesta principalmente por individuos pequeños; el 50% de la población son crías recién nacidas. En general, este tipo de estructura caracteriza a poblaciones en donde existe un alto índice de mortalidad en las etapas juveniles y/o una tasa de natalidad muy elevada.

Los resultados de las tasas de crecimiento poblacional obtenidas usando las matrices de proyección sin cacería para los años 2000 y 2001 ($\lambda=1.1\pm 0.150$ y $\lambda=1.13\pm 0.150$ respectivamente) sugieren que la población de iguanas de Nizanda no parece estar en problemas en cuanto a sus probabilidades de persistencia (Cuadro 8). Lambda es un resumen de los procesos demográficos (Caswell, 2001), que en este caso indica que la población de iguanas en Nizanda se mantendría estable numéricamente si las condiciones y factores ambientales se mantuvieran constantes. Al utilizar la matriz con cacería, en la que se elimina el 90% de las iguanas de las clases de tamaño de 25.1 a 40 cm, el valor de λ bajó a 1.049 ± 0.16 y 1.05 ± 0.160 en los años 2000 y 2001 respectivamente (Cuadro 7). Esta situación refleja condiciones bastante reales para la población, debido a que año con año se extrae un alto número de iguanas; sin embargo, estos resultados muestran que la población también tiene el potencial de mantenerse en equilibrio numérico. Aparentemente la cacería no altera la probabilidad de persistencia de la población.

En las gráficas de la estructura de tamaños de la población se refleja el hecho de que la mortalidad parece ser muy alta en las etapas juveniles (Figuras 11 y 12 en el 2000; y 14 y 15 en el 2001). Se desconoce cómo es la mortalidad de iguanas adultas por causas diferentes a la cacería. Sin embargo, en crías se ha observado una alta tasa de depredación por aves, lagartijas y serpientes (Salvatore, 2001). Los valores de mortalidad que se obtuvieron de las matrices también muestran que las primeras etapas son las más vulnerables y que la mortalidad es mucho mayor en individuos pequeños y disminuye al aumentar el tamaño de las iguanas. La muerte de las iguanas adultas se debe principalmente a la cacería, a la destrucción del hábitat y en menor medida al efecto de los depredadores como algunos mamíferos de talla media (Suazo y Alvarado, 1994; Barajas y Ortega, 1998).

Con respecto a los diferentes componentes de la matriz, podemos observar que la fecundidad de los individuos de *C. pectinata* aumenta conforme éstos alcanzan mayores tamaños. Las iguanas producen un mayor número de huevos conforme aumenta su tamaño y las clases que presentaron un valor reproductivo (v) más alto fueron la 5 y la 7 en el 2000, y la 5 y la 6 en el 2001 (Figuras 13 y 16).

Uno de los principales resultados del análisis matricial es la descripción de la estructura estable de tamaños (w) la cual representa la estructura que mostraría la población si se mantuvieran constantes los parámetros demográficos por un largo periodo. Si la estructura observada y la estructura estable proyectada son iguales, esto puede ser un indicativo de que la población está creciendo o decreciendo a una tasa constante (Figuras 11, 12, 14 y 15).

Los análisis de sensibilidad y elasticidad permitieron evaluar la importancia relativa de los diferentes parámetros del ciclo de vida, así como identificar las clases de tamaño que, de sufrir cambios, afectarían más a λ , para con esto proponer estrategias de manejo

que permitan utilizar a las iguanas como recurso, garantizando la persistencia de la población (Ehrlén y Van Groenendael, 1998). Los valores más altos de sensibilidad en las matrices sin cacería y con cacería se registraron en el crecimiento de las primeras cuatro clases de tamaño. Esto implica que la selección natural está operando con mayor intensidad sobre la tasa de crecimiento de las iguanas desde el nacimiento hasta que alcanzan los 25 cm de LHC. Las permanencias de las clases 2 a la 5 también tuvieron una contribución importante, pero en menor grado que el crecimiento (Cuadros 9 y 11).

Los valores de elasticidad pueden ser interpretados como los porcentajes con que contribuye cada uno de los elementos de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional. En las matrices con cacería se observa que los valores más altos de elasticidad se registraron en el crecimiento de las primeras cuatro clases seguidos por la fecundidad de los individuos de la clase 5 (Cuadro 10). Por otro lado, los valores más altos de elasticidad en las matrices sin cacería se registraron en el crecimiento de las crías y de los juveniles hasta la quinta clase, contribuyendo éstas con 57-59% (Cuadro 12). Este patrón en donde el crecimiento presenta mayor valor es común en las poblaciones con un valor de λ por arriba de 1 y puede estar relacionado con la presión de selección hacia una mayor tasa de incremento de talla hasta alcanzar la madurez (Zuñiga-Vega, 2005). Los valores más bajos de elasticidades en las matrices con cacería se registran en las permanencias, mientras que en las matrices sin cacería observamos que los valores más bajos se encuentran en las fecundidades. Todo lo anterior sugiere, que la conservación de los individuos jóvenes y de la primera clase reproductiva es especialmente importante para el mantenimiento de las poblaciones. Los individuos que se reproducen por primera vez son los que contribuyen de manera más importante al reclutamiento de iguanas a la población.

Al comparar los resultados del análisis demográfico matricial sin cacería y con cacería para los dos años, podemos ver que las diferencias entre los valores de λ obtenidos fueron determinados principalmente por la variación de las supervivencias y las permanencias entre los años. Los valores de λ fueron parecidos en las matrices sin cacería ($\lambda_{2000}=1.1$ $\lambda_{2001}=1.13$) y en las matrices con cacería ($\lambda_{2000}=1.05$ $\lambda_{2001}=1.08$). En la matriz de elasticidad por edades que se obtuvo en un análisis anterior el crecimiento en las primeras tres categorías de edad así como la fecundidad de los individuos jóvenes fueron las categorías ante las cuales λ fue más sensible al cambio (Ver Anexo 1) (Medina-Mantecón, 2005). Sin embargo, en las matrices de elasticidades por tamaños fueron las cinco primeras clases las que determinaron en mayor medida la dinámica poblacional.

A partir de diversos estudios de análisis matriciales en plantas (Silvertown *et al.*, 1996; Franco y Silvertown, 1996; 2004), se ha propuesto un gradiente sucesional de las historias de vida que muestran diversas plantas, dependiendo de su cercanía a los vértices del triángulo demográfico (Figura 1). Partiendo de esta premisa Rodríguez-Romero (2004) propuso un modelo similar para reptiles. Lo relevante de este modelo demográfico es su capacidad para determinar globalmente tendencias en las estrategias de historia de vida de los reptiles para ver si estos también muestran un gradiente análogo al de las plantas.

La ordenación de las especies en el triángulo demográfico da la posibilidad de establecer comparaciones con respecto a los parámetros demográficos que más contribuyen al crecimiento de la población. Como se ha mostrado antes, este triángulo demográfico puede ser útil para hacer comparaciones entre distintas poblaciones de un mismo taxón o entre especies que presenten estrategias similares o diferentes de historias de vida. Zuñiga-Vega *et al.* (2007) realizaron un trabajo con *Xenosaurus grandis*, una lagartija de vida larga

en la que el parámetro demográfico con la mayor contribución relativa era el crecimiento, como ocurrió con los resultados obtenidos en este estudio. Por esto, se puede decir que *X. grandis* se comporta de manera similar a la iguana negra. Zuñiga-Vega (2005) realizó un ordenamiento de 22 especies de lagartijas en el triángulo demográfico con respecto a los valores de las elasticidades del crecimiento, las permanencias y las fecundidades y estableció una analogía con el continuo rápido-lento de historias de vida (Charnov, 1990). Según ese trabajo, el género *Ctenosaura* cae en el extremo lento, que corresponde a organismos con una madurez tardía, baja fecundidad, tasas de crecimiento lentas y pocos eventos reproductivos. La especie *Ctenosaura pectinata* también presenta una madurez tardía, pero por lo contrario presenta altas tasas de fecundidad, una tasa de crecimiento relativamente rápida y eventos reproductivos anuales. Sin embargo, dentro del género *Ctenosaura* también existen especies con madurez temprana y bajas tasas de fecundidad (*C. oaxacana* o *C. clarki*), lo que indica que existe una amplia variación de historias de vida en el género (Aguirre-Hidalgo, 2005). Las elasticidades de los tres procesos demográficos básicos ubicaron a la población de iguanas negras de Nizanda en el vértice del crecimiento. La iguana negra es una especie que habita ambientes con baja severidad de condiciones y con poca perturbación, por lo que se favorece una historia de vida ligeramente más tendiente hacia el extremo rápido, en comparación con otras especies del género.

7. 2 Simulaciones numéricas de los efectos de la cacería y sus implicaciones para la conservación

Uno de los principales objetivos de los estudios ecológicos es analizar la abundancia de las especies, así como los factores que regulan. La demografía resulta ser una herramienta útil para tal efecto, pues permite hacer simulaciones teóricas del impacto potencial de diferentes

fenómenos demográficos sobre el comportamiento numérico de una población. Puede brindar recomendaciones para su conservación y para establecer planes de manejo que contribuyan a la utilización de las poblaciones y se mantengan viables.

Los resultados obtenidos a partir de las simulaciones numéricas realizadas modificando directamente los elementos de las matrices de transición sin cacería refuerzan la observación realizada en el estudio por categorías de edad, en el que se concluye que un aumento significativo en la mortalidad de los individuos jóvenes repercutiría negativamente al crecimiento poblacional (Medina-Mantecón, 2005). Por otro lado, cuando los valores de supervivencia se aumentaron, λ se incrementó de manera substancial; sin embargo, disminuye de la misma manera si los valores de supervivencia se reducen. Las modificaciones en las supervivencias fueron el tipo de simulación numérica que más afectó a λ . No obstante, es importante tomar en cuenta que estos componentes demográficos no actúan de manera aislada en la naturaleza, pues el efecto sobre la tasa de crecimiento de los tres parámetros demográficos puede variar según las condiciones del medio y la intensidad de perturbación antropogénica.

Los resultados de las simulaciones modificando los elementos de las matrices para la población de iguanas negras suponiendo diferentes tipos de manejo revelaron tasas de crecimiento poblacional mayores a la unidad (Figuras 21 y 22). Lo anterior hace suponer que la población no se ve seriamente afectada por el manejo y de seguir las condiciones actuales de aprovechamiento se podría mantener una cosecha similar a la observada durante los años de estudio sin generar daños significativos para la población. Es importante enfatizar, sin embargo, que los modelos demográficos suponen constancia en los factores que afectan a las poblaciones aunque en la realidad esto no ocurra. Dado lo anterior, la

interpretación de los resultados debe de ser cuidadosa y considerar que los valores de λ deben de ser evaluados y leídos como tendencias actuales y no como predicciones a largo plazo.

Los escenarios de cacería sugieren que no se deben cazar más del 40% de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40 cm) porque la población tendería a la baja (Figura 24). Lo anterior indica que las diferentes formas de manejo tradicional de las iguanas son suficientes para mantener la población estable bajo las condiciones de la demanda local en la actualidad, pero no permiten un crecimiento de la misma. En Nizanda la demanda de iguanas es relativamente alta. Así, se ha observado un desplazamiento de la cacería hacia zonas en donde antes no se cazaban iguanas, ya que encontrar iguanas cada vez resulta más difícil para los cazadores. Esto sugiere que, a pesar de que el modelo demográfico parece indicar una población robusta, en la realidad no lo es tanto.

El implementar criaderos o establecer zonas de cero cacería podrían ser estrategias dirigidas a optimizar la disponibilidad de este recurso, dada la creciente demanda. La comparación entre la demanda y las formas de manejo del recurso en Nizanda sugiere que las distintas estrategias simuladas son igualmente eficientes para satisfacer la demanda local y que representan una situación de equilibrio o adecuación entre las posibilidades y limitaciones que presenta el medio natural. La población de iguanas negras puede ser manejada, sobre todo en vista de que a lo largo de muchas investigaciones se ha obtenido una gran cantidad de información tanto fisiológica como demográfica de la especie (Aguirre-Hidalgo y Reynoso, 2000; Reynoso-Rosales, 2000a; Aguirre-Hidalgo, 2002; González-Monfil *et al.*, 2004; Rueda-Zozaya *et al.*, 2005; Arcos *et al.*, 2005; Díaz-Juárez,

2008). Toda esta información puede ayudar a lograr un manejo exitoso de las iguanas que permita utilizarlas como recurso y a la vez mantener sus poblaciones viables.

En la actualidad el gobierno ha implementado la cría de iguanas en cautiverio a través de la creación de UMA con modalidad extensiva, debido a que la protección de una especie contribuye a la protección de muchas otras. Una UMA extensiva es una forma de manejo que consiste en la protección del área en donde habita cierta población, tomando en cuenta que dicha área es apta para que la especie a proteger pueda completar su ciclo de vida, esto es, que incluya sitios de reproducción, sitios de anidación y sitios de alimentación. Lo anterior permite reducir al mínimo los cuidados que requiere la población a conservar, así como el costo del manejo, y protege a la población siempre y cuando la explotación se haga de manera correcta.

7.3 Tasas de cacería para diseñar estrategias de aprovechamiento sustentable

Olmsted y Álvarez-Buylla (1995) realizaron un estudio en donde simularon tasas de cosecha de una especie de palma utilizada como recurso en la península de Yucatán. Las autoras demostraron que la extracción se puede simular a través de cambios en los vectores iniciales con los que se multiplica la matriz, lo cual repercute directamente en el crecimiento de la población. Bajo esta premisa, en este estudio se simularon tasas de extracción sobre los vectores poblacionales para evaluar su efecto sobre el tamaño poblacional y sobre λ (Figura 25). Estas simulaciones revelaron en su mayoría tasas de crecimiento poblacional positivas (Figuras 27b, 27c, 27d, 28a, 28b, 28c y 28d). Lo anterior hace suponer que las poblaciones no se verían seriamente afectadas por la extracción de iguanas de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25.1 a 40 cm) cada dos, tres o cuatro años, por lo

que estas frecuencias de extracción se pueden considerar como un aprovechamiento sustentable. Sin embargo, es importante notar que se observaron dos formas de extracción que sí llevarían a las poblaciones al declive o en el peor de los casos a la extinción: en primer lugar, una extracción de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40 cm) para cualquiera de las frecuencias de caza (Figuras 26a, 26b, 26c y 26d); y en segundo lugar, extracciones anuales para el grupo de clases extraídas (grupo 6 y 7; y el grupo 6, 7 y 8) (Figuras 26a y 27a). La explicación de la extinción local proyectada en estas extracciones radica en que el modelo supone que se cazan todas las iguanas reproductivas en el primer caso, y en el segundo caso, se debe a que las tasas de extracción rebasan las tasas de crecimiento poblacional (Figuras 25 a la 27).

Los resultados de las simulaciones son útiles para entender las consecuencias de diversas condiciones ambientales naturales y de diferentes regímenes de aprovechamiento en la población de iguanas estudiada. Estos resultados se pueden utilizar para la planeación de acciones de manejo para ayudar a la conservación de dicha población.

Es importante acentuar que las clases de tamaño de iguanas que pueden cazarse de manera sustentable pueden ser distintas de las mostradas en este trabajo si los tamaños y las estructuras de la población cambiaran. Las diferencias encontradas entre los dos años de estudio para la población de iguanas de Nizanda proveen indicaciones de qué tan grandes son las diferencias en el comportamiento demográfico a través del tiempo. Con estas variaciones se puede esperar que el tamaño poblacional cambie año con año y que las tasas de extracción, así como los parámetros demográficos, varíen con el tiempo. Existen variaciones temporales que limitan la aplicación de los resultados obtenidos. La variación año tras año en tasas demográficas tiene dos consecuencias importantes. Primero, las tasas de crecimiento en ambientes que varían son más pequeñas que en ambientes constantes, por

lo que los tamaños poblacionales dependen de la variabilidad en las probabilidades de crecimiento, de permanencia y de fecundidad (Caswell, 2001). En segundo lugar, la matriz de transición observada puede ser distinta de la que se presenta a largo plazo. Por lo tanto, las tasas de extracción sugeridas deben de ser consideradas con cautela. En la práctica, se recomendaría la extracción de menos iguanas de las sugeridas por las simulaciones, para asegurar su sustentabilidad; por ejemplo, se podría capturar sólo el 50 o el 30% de las iguanas. Una sugerencia podría ser evaluar cambios numéricos en estos modelos en un futuro cercano para así poder proponer un plan de manejo intentando su aprobación legal.

7.4 Modelo de estocasticidad ambiental

La persistencia de las especies se basa en la de sus poblaciones, por lo que no es posible desarrollar un plan de manejo adecuado de las poblaciones sin tener una idea de su demografía, su dinámica poblacional y su evolución temporal. Los modelos analíticos demuestran que la probabilidad de extinción aumenta con la reducción del tamaño poblacional y sus fluctuaciones ambientales o en el tiempo (Lande y Orzack, 1988; Menges, 1992). Por ello, es interesante explorar la variabilidad temporal y ambiental a la que están sometidas las especies catalogadas como amenazadas y los tamaños poblacionales que permitan considerar a una población como viable. Bierzychudek (1982) realizó simulaciones estocásticas utilizando la información demográfica de dos poblaciones de una hierba perenne, *Arisaema triphyllum*, suponiendo que existe una dinámica estocástica. La importancia de estas simulaciones radica en su capacidad para evaluar la probabilidad de persistencia de la población bajo diferentes disturbios potenciales (Bierzychudek, 1982; Mandujano *et al.* 2001; Valverde *et al.*, 2004).

Los resultados en los dos años de estudio para la población de iguanas de Nizanda indican que no hay diferencias importantes, ni en el crecimiento de la población, ni en los resultados de las simulaciones, por lo que puede decirse que no existen variaciones temporales (por lo menos para estos dos años consecutivos). El modelo estocástico indicó que la población está creciendo, sin embargo, es necesario aumentar los años de estudio para poder asegurar que exista un incremento poblacional, ya que existe la posibilidad de que los años de estudio correspondan a años buenos para la población y si acaso no se han evaluado años malos podemos estar subestimando la tasa finita de crecimiento poblacional, λ . Por esto se simularon dos escenarios adicionales: el primero de ellos utilizando una matriz sin cacería y una que incorpora el 90% de cacería de las iguanas de las clases 6, 7 y 8 (iguanas de 25.1 a 40 cm). Los resultados de este escenario indicaron que la población se mantiene en equilibrio (aunque podría presentar cierto potencial de crecimiento $\lambda= 1.06$). El segundo escenario simuló un caso en el que se aumentaría la probabilidad de que se presenten años malos, para lo cual se empleó la matriz de transición sin cacería del año 2000 y una matriz de transición en donde se presenta una cacería del 90% de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40cm) con una $\lambda=0.904$ (Ver Anexo 2). Este último escenario no solo generó fluctuaciones numéricas drásticas, sino que al aumentarse la tasa de captura, la tasa finita de crecimiento poblacional resultó menor que la unidad ($\lambda = 0.992$) sugiriendo una cierta probabilidad de extinción.

8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas para la población de *C. pectinata* no fueron diferentes de 1, por lo que la población se mantendría estable si se mantuviera el comportamiento demográfico observado.
2. Para los dos años de estudio los mayores valores de elasticidad se registraron en el crecimiento de las iguanas juveniles y en la reproducción de la primera clase de tamaño reproductiva. Por lo tanto es importante proteger a estos individuos y generar las condiciones que permitan un incremento en su tasa de supervivencia.
3. Las simulaciones numéricas que se hicieron modificando el vector inicial indican que el número de iguanas adultas cosechadas sustentablemente aumenta al aumentar el número de años entre cosechas. No se recomienda que las poblaciones sean cazadas anualmente. Si la caza se realiza cada tres o cada cuatro años, el número de iguanas cazadas aumenta considerablemente, lo que sugiere que podría ser una buena estrategia de aprovechamiento de la población.
4. A lo largo de este estudio, tanto las simulaciones como los modelos de explotación muestran lo vulnerables de los estadios tempranos y sus efectos sobre la dinámica poblacional. Lo anterior, sumado al efecto de los diferentes disturbios tales como la destrucción de hábitat y el saqueo desmedido, puede llevar al decaimiento del número de iguanas. Por otro lado, las características de la población de iguanas de Nizanda sugieren que su capacidad de regeneración natural es buena.
5. En la zona de estudio muchas iguanas grávidas son extraídas por los pobladores de la zona, ya sea para autoconsumo o para su venta. Esta es la primera causa importante de mortalidad de adultos, la cual podría ser controlada si se limitara la

cacería de iguanas sólo a ciertos ponederos, o si se establecieran días de veda o zonas de cero cacería. Por está razón, para solucionar los problemas de conservación de las poblaciones de iguanas es necesario contar con el apoyo de los pobladores de la región.

9. REFERENCIAS

- Abts, M. L. 1987. Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs* 57: 215-232.
- Aguirre-Hidalgo, V., Reynoso, V. H. y Pérez, G. E. 1998. Análisis poblacional e implementación de criaderos con el fin de diseñar estrategias de conservación de la iguana negra *Ctenosaura pectinata* en una población sujeta a una alta incidencia de caza. En: Primer taller nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio. Pátzcuaro, Michoacán. Dirección General de Vida Silvestre y Delegación Federal de la SEMARNAT.
- 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. Pp. 130.
- Aguirre-Hidalgo, V. y Reynoso, 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. Pp. 68.
- Andrews, R. M. 1983. Patterns of growth in Reptiles. En: Biology of the Reptilia. Vol. 13. C. Gans y F. H. Pough (eds.) Academic Press, London.
- Arcos, J. L., Reynoso, V. H., Mendoza, G., Sánchez, F., Tarango, L. y Crosby, M. 2005. Efecto del tipo de dieta y temperatura sobre el crecimiento y eficiencia alimenticia de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) Revista Científica, FCV-LUZ XV(4): 338-344.
- 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.
- Barajas, C. N. y Ortega, R. G. 1998. Criadero en semicautiverio de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) e iguana verde (*Iguana iguana*) en el centro de conservación

- de tortuga marina y desarrollo o costero. El Chupadero, Municipio de Tecomán, Colima. En: Primer Taller Nacional Sobre Manejo de Iguanas en Cautiverio. Pátzcuaro, Michoacán. Dirección General de Vida Silvestre y Delegación Federal de la SEMARNAP Pp. 8-11.
- Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. J. 1996. Population ecology : a unified study of animals and plants 3rd Ed., Blackwell Science, Oxford.
- 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. En: Proceedings: Conservation, restoration, and management of tortoises and turtles an international conference. New York Turtle and Tortoise Society. Pp. 430-440.
- Bierzychudek, P. 1982. The demography of Jack in the pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52: 335-351.
- Blomberg, S., y Shine, R. 2001. Modeling life history strategies with capture-recapture data: Evolutionary demography of the water skink *Eulamprus tympanum*. *Austral Ecology* 26: 349-359.
- Brault, S. y Caswell, H. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74: 1444-1454.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.
- 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. Pp. 19-58.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.

- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
Segunda edición.
- Charnov, E. L. 1990. On evolution of age of maturity and the adult lifespan. *Journal of evolutionary biology* 3: 139-144.
- Contreras, C., y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- 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.
- Delgadillo de Montes, A. M. 1998. Producción y crianza de la iguana verde *Iguana iguana* en cautiverio. En: Primer taller nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio. Pátzcuaro Michoacán. Dirección General de Vida Silvestre y Delegación Federal de la SEMARNAP. Pp. 24-25.
- 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.
- De Kroon, H., Van Groenendael, J., y Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Díaz-Juárez, G. 2008. Desarrollo de las gónadas en crías de *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Iguanidae) aspectos histológicos y ultraestructurales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 79 pp.
- 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 158: 62.
- Flores Villeda, O. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna en México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Fox, G. A., y J. Gurevitch. 2000. Population numbers count: Tools for near-term demographic analysis. *American Naturalist* 156: 242-256.
- 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.
- Franco, M. y Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.
- 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.
- González-Monfil, G., Rueda-Zozaya, P. y Reynoso, V. H. 2004. Efecto de la temperatura de incubación en el crecimiento de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) ¿más iguanas o iguanas más grandes? Resúmenes en extenso en: VII Reunión Nacional Sobre Iguanas Puerto Escondido, Oaxaca. Pp. 42-47.
- Gotelli, N.J. 1995. A primer of ecology. Sinauer Associates, Sunderland. 206 pp.
- 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.
- Heppell, S. S., H. Caswell y L. B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81(3):654-665.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T. y Purata, S. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.

- Kareiva, P., Marvier, M. y McClure, M. 2000. Recovery and management options for spring/summer chinook salmon in the Columbia river basin. *Science* 290: 977-979.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology* 65(6): 1874-1884.
- Lande, R. y Orzack, S. H. 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 7418-7421.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leslie, P. H. 1945. On the uses of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 33: 183-212.
- Mandujano, M., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Medina-Mantecón, W. 2005. Demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) de la región Nizanda-Zapote, Oaxaca y sus implicaciones en la conservación y manejo. Facultad de Ciencias, UNAM. 76 pp.
- Menges, E. S. 1992. Habitat preferences and response to disturbance for *Dicerandra frutescens*, a Lake Wales Ridge (Florida) endemic plant. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119(3): 308-313.
- NOM-059-SEMARNAT-2001-MOD. 2008. Norma Oficial Mexicana 2001 Modificada. 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, 5 de diciembre de 2008.
- Olmsted, I. y Álvarez-Buylla, E. R. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Ortega-León, A., Smith, E., Zúñiga-Vega, J. y Méndez de la Cruz, F. 2007. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67: 492-502.

- Pease, C. y Mattson, M. 1999. Demography of the Yellowstone grizzly bears. *Ecology* 80(3): 957-975.
- Pérez-García, E. A., Gallardo, C. y Meave, J. 1998. Heterogeneidad vegetacional en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca. UNAM 6 pp.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. y Gallardo, C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana*, 56: 19-88.
- Reynoso, V. H. 2000a. 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. (Informe técnico). Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza A. C.
- Reynoso, V. H. 2000b. Cazando iguana negra: un problema mayor del que parece. Memorias de la 6a. Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez, p. 1.
- Rodríguez-Romero, F. J. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rojas-González, I., Jones, C., Zúñiga-Vega, J. y Lemos-Espinal, J. 2008. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* 29: 245-256.
- Rueda-Zozaya, P., González-Monfil, G., Mendoza, G. y Reynoso, V. H. 2005. Digestibilidad y crecimiento en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) con dos tipos de alimento comercial. En: Programa y Resúmenes en extenso en VIII Reunión Nacional sobre Iguanas, Lázaro Cárdenas, Michoacán. Pp. 61-66.
- Rueda-Zozaya, P. 2006. Crecimiento y digestibilidad en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) como consecuencia del tipo de alimento, temperatura de incubación y sexo. Facultad de Ciencias, UNAM. 112 pp.
- 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*). En: Memorias de la 6a. Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez. Pp. 51.
- Saldaña de la Riva, L. y Pérez-Ramos, E. 1987. Herpetofauna del estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 389 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.
- SEMARNAP. 1998. Manual de Procedimientos para autorizaciones, permisos, registros, informes y avisos relacionados con la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de la flora y fauna silvestres y otros recursos biológicos. Diario Oficial de la Federación, 10 de agosto de 1998.
- Schoener, T. W. y Schoener, A. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 3:390-405.
- 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.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.
- 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.
- Solbrig, O. T. 1980. Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. Nueva York. 248 pp.

- Suazo, I. y Alvarado, J. 1994. Iguana negra. Notas sobre su historia natural. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en colaboración con el Fish and Wildlife Service y Ecotonia A. C. México. 40 pp.
- Tinkle, D. W. y Dunham A. E. 1983. Demography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*, in central Arizona. *Copeia* 1983: 585-598.
- Valenzuela López, G. 1981. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (reptiles: iguanidae) en la costa de Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. D.F. 67 pp.
- Valverde, T. y Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Valverde, T., Quijas, S., Lopez-Villavicencio, M. y Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170(2): 167-184.
- Valverde, T., Hernández-Apolinar, M. y Mendoza-Amarom, S. 2006. Effect of leaf harvesting on the demography of the tropical palm *Chamaedorea elegans* in South-Eastern Mexico. *Journal of Sustainable Forestry* 23: 85-105.
- Vandermeer, J. 1978. Choosing Category Size in a Stage Projection Matrix, *Oecologia* 32: 79-84.
- Van Devender, R. W. 1982. Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica* 38: 189-208.
- Van Tienderen, P. H. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology* 81: 666-679.
- Von Bertalanffy, L. 1955. An essay on the relativity of categories. *Philosophy of Science* 22: 243-263.
- Werner, P. A. y Caswell, H. 1977. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.
- 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.

- Zambrano, L., Herrera, G., Prado, E. y Reynoso, V. H. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. *Animal conservation* 10: 297-301.
- Zuñiga-Vega, J. J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Tesis de Doctor en Ciencias. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 218 pp.
- Zuñiga-Vega, J. J., Valverde, T., Rojas-González, R. I. y Lemos-Espinal, J. A. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2: 324-335.

10. ANEXO

Anexo 1

Matriz de transición por edades (2000)

Cuadro 1. Matriz de transición de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca por edades (Tomado de Medina-Mantecón, 2005).

$$\lambda = 1.17 \pm 0.264$$

Categorías de edad	categorías infértiles				categorías fértiles					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0	0	0	14.8478	15.4188	15.898	16.0659	17.1088	15.9967	16.8724
2	0.5879	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0.3681	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0.3681	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0.3458	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0.8062	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0.3831	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0.1694	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0

Cuadro 2. Matriz de elasticidad de la población de iguanas negras de Nizanda-Zapote, Oaxaca por edades.

Categorías de edad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0	0	0	0.1344	0.0411	0.029	0.0096	0.0014	0.0002	0.0001
2	0.2156	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0.2161	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0.2161	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0.0817	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0405	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0114	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0018	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0.0003	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0001	0

Anexo 2

Matriz de transición al simular una cacería del 90% de las iguanas de las clases 5, 6, 7 y 8 (iguanas de 20.1 a 40 cm).

Cuadro 3. Matriz de transición al simular una cacería del 90% de las clases 5, 6, 7 y 8.

2000		$\lambda = 0.9042$						
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	9.5765	13.682	16.5579	18.0521
2	0.4839	0.0143	0	0	0	0	0	0
3	0	0.3836	0.146	0	0	0	0	0
4	0	0	0.4304	0.2312	0	0	0	0
5	0	0	0	0.4296	0.03283	0	0	0
6	0	0	0	0	0.05294	0.0087	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0349	0.0505	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0108	0.03636
Mortalidad	0.5161	0.6021	0.4236	0.3392	0.91423	0.95638	0.93864	0.96364

Anexo 3

Matriz promedio sin cacería

Cuadro 4. Matriz promedio (2000-2001) sin cacería.

		$\lambda = 1.11$						
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	9.5765	13.682	16.5579	18.0521
2	0.4737	0.0158	0	0	0	0	0	0
3	0	0.4148	0.1516	0	0	0	0	0
4	0	0	0.4469	0.2403	0	0	0	0
5	0	0	0	0.4463	0.3151	0	0	0
6	0	0	0	0	0.5080	0.0985	0	0
7	0	0	0	0	0	0.395	0.3355	0
8	0	0	0	0	0	0	0.1545	0.378
SUMAS	0.4737	0.43065	0.59855	0.68665	0.82315	0.4935	0.49	0.378

Anexo 4

Simulaciones modificando los elementos de las matrices por tamaños

Al modificar las elementos correspondientes a la fecundidad de la categorías reproductivas (Figura 1), observamos que al aumentar o al disminuir el valor original de la fecundidad el valor de λ original ($\lambda=1.06$ con caza y $\lambda=1.11$ sin caza) aumenta o disminuye lentamente (de 0.95 a 1.14 con caza y de 1.01 a 1.18 sin caza). Sólo se pone en riesgo a la población al disminuir la fecundidad un 40-50% en la matriz con caza. Sin embargo, al aumentar la fecundidad, el valor de λ se incrementa lentamente.

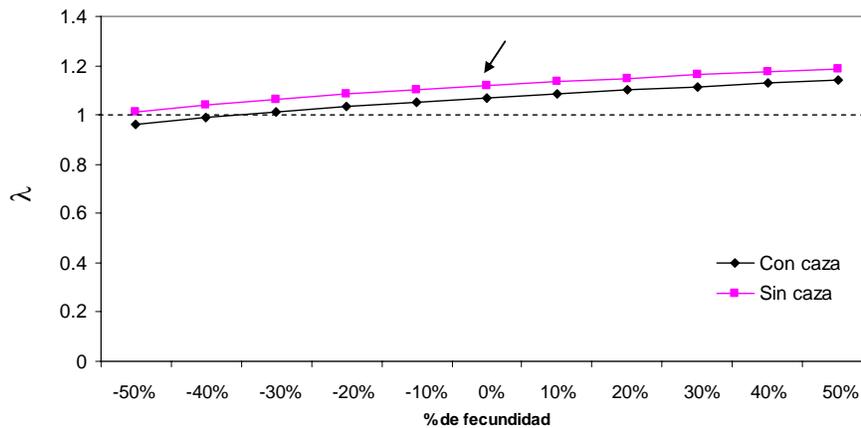


Figura 1. Variación de λ modificando las fecundidades por clases de tamaños (Matrices promedio). La línea punteada muestra una λ en equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

Al modificar las entradas correspondientes a la permanencia se observan cambios un poco mayores que con modificaciones en la fecundidad (Figura 2), observamos que al aumentar un 50% el valor original de la permanencia el valor de λ aumenta un 8% aproximadamente tanto en la matriz con caza y la matriz sin caza. En cambio al disminuirlo un 50% λ toma el valor de 0.99 lo que llevaría a la población a un pequeño decremento en la matriz con caza.

Se observa que al modificar las entradas correspondientes al crecimiento los cambios en el valor de λ son mayores o tienen una repercusión mucho más significativa para ambas matrices (Figura 3). Al aumentar un 10% el valor original del crecimiento el valor de λ aumenta en un 8% aproximadamente y al aumentar un 50% los valores del crecimiento λ aumenta un 40% aproximadamente para ambas matrices. Sin embargo, al disminuirlo un 20% el valor de λ toma el valor de 0.91 lo que llevaría a un decrecimiento poblacional del 9% para la matriz con caza y un valor de λ igual a 0.95 para la matriz sin caza.

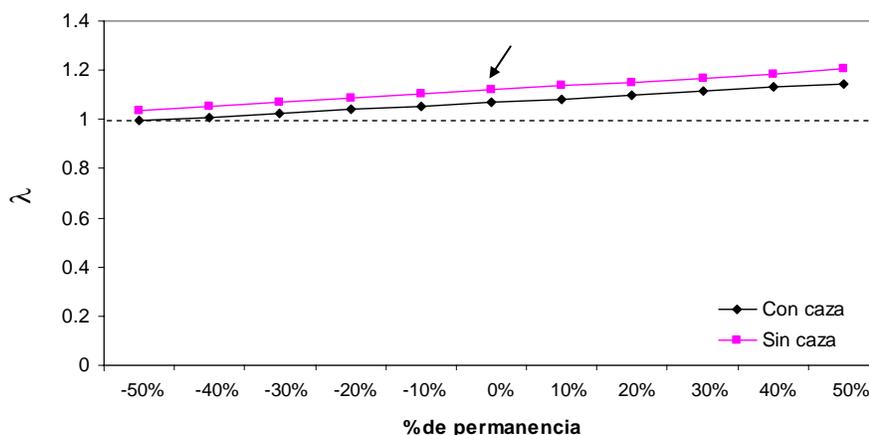


Figura 2. Variación de λ modificando las permanencias por clases de tamaños (Matrices promedio). La línea punteada muestra una λ en equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

De manera conjunta se hicieron modificaciones en los valores del crecimiento, la fecundidad y la permanencia, para ver bajo que circunstancias se obtendría una tasa de crecimiento negativa. En matriz sin cacería si está disminución ocurre hasta en un 20 % el valor de la tasa finita de crecimiento es menor a la unidad ($\lambda = 0.89$) lo que implicaría un decremento del 11% anualmente. Sin embargo, en la matriz con cacería si la disminución se

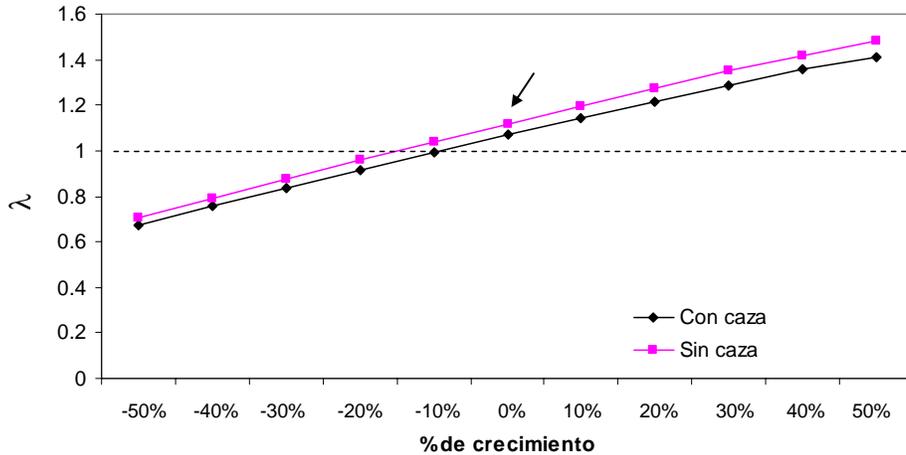


Figura 3. Variación de λ modificando el crecimiento por clases de tamaños (Matrices promedio). La línea punteada muestra una λ en equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

da en un 10% ($\lambda = 0.96$) lo que implica un desequilibrio. Si suponemos que las condiciones mejoran podríamos al aumentar la supervivencia y la fecundidad, en la matriz sin cacería λ aumentaría un 11% y en la matriz con cacería un 10%.

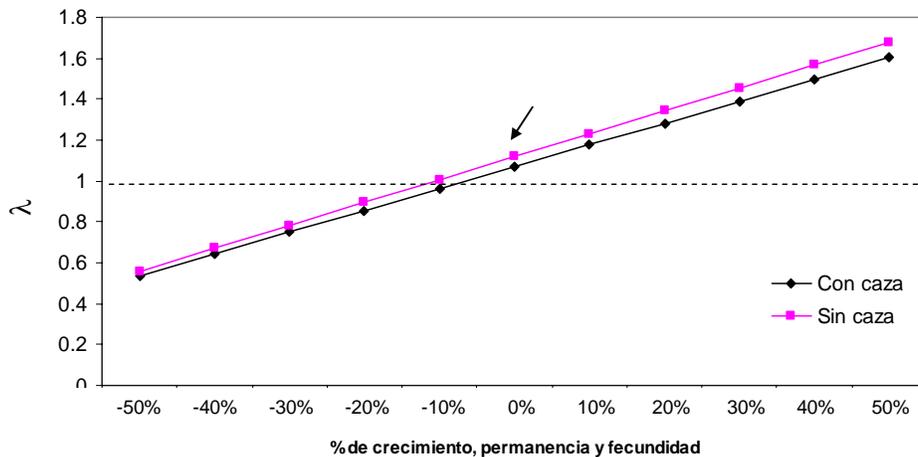


Figura 4. Variación de λ modificando el crecimiento, las permanencias y las fecundidades por clases de tamaño (Matrices promedio). La línea punteada muestra una λ en equilibrio numérico. La flecha muestra el valor original de λ .

Anexo 5

Simulaciones modificando las entradas directamente de la matriz por edades

Por otro lado se hicieron simulaciones con la matriz de elasticidad por edades sin cacería $\lambda=1.17$ (Medina-Mantecón, 2005). Las elasticidades de λ con respecto a la fecundidad y a la supervivencia por categorías de edad son mostradas en la matriz de elasticidad por edades (ANEXO 1). 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 contribuyen en el crecimiento de la población, sugiriendo que es probable que cualquier política de manejo deba estar dirigida hacia estas 3 categorías de edad.

Las simulaciones en cuanto a disminuir o incrementar las tasas de supervivencia y fecundidad por categorías de edad coinciden con los parámetros demográficos más sensibles a perturbaciones. Incrementando o disminuyendo la fecundidad se tiene un pequeño efecto en λ mientras que cambios en la probabilidad de supervivencia son más importantes. Si anulamos las probabilidades de transición y las fecundidades de la categoría de edad 5 en adelante la λ disminuye de 1.17 a 1.04 pero la población se mantiene en equilibrio. Cambios en las categorías de edad de la 5 en adelante (adultas) tiene un menor impacto en λ que en cambios en las categorías primeras categorías (crías y juveniles).

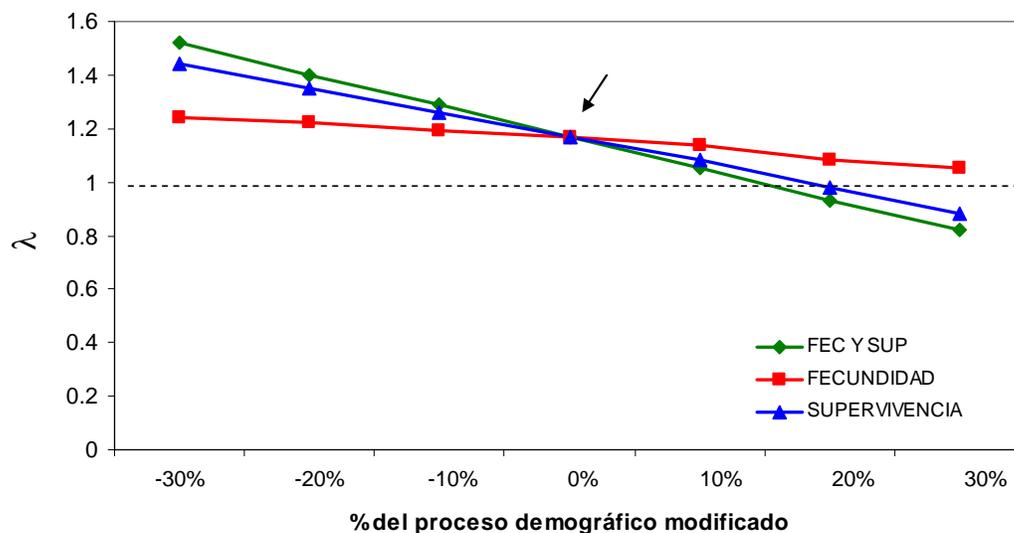


Figura 5. Variación de λ modificando las supervivencias y fecundidades por categorías de edad. La línea punteada muestra una λ en equilibrio numérico. La flecha muestra el valor de λ original.

Anexo 6

Matriz promedio con cacería

Cuadro 5. Matriz promedio (2000-2001) con cacería.

$\lambda = 1.06$								
Clases de tamaño	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0	0	9.5765	13.682	16.5579	18.0521
2	0.4737	0.0158	0	0	0	0	0	0
3	0	0.4148	0.1516	0	0	0	0	0
4	0	0	0.4469	0.2403	0	0	0	0
5	0	0	0	0.4463	0.3151	0	0	0
6	0	0	0	0	0.5080	0.0098	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0395	0.0335	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0154	0.0378
SUMAS	0.4737	0.43065	0.59855	0.68665	0.82315	0.04935	0.049	0.0378

Anexo 7

Simulaciones por edades modificando el vector inicial

También se hicieron simulaciones de cosecha para el modelo matricial por edades para el año 2000. Si cosechamos iguanas de cinco años en adelante se observa un crecimiento poblacional a pesar de los años entre las cosechas. Lento anualmente y conforme aumentamos el número de años entre cosechas un crecimiento más rápido (Figura 6).

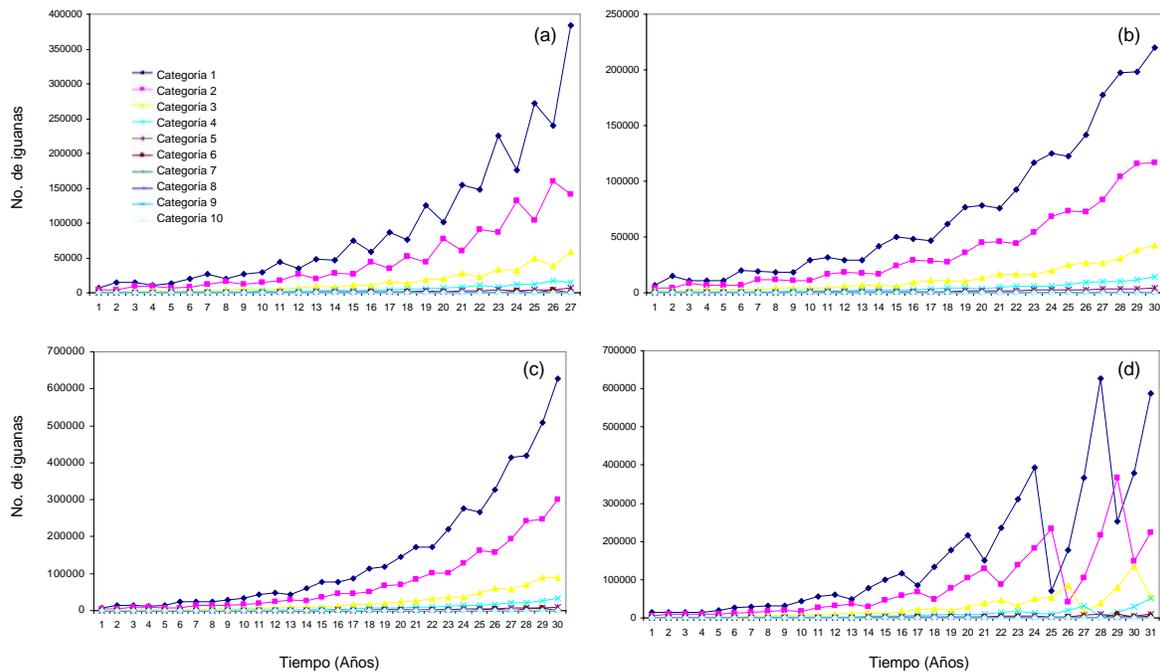


Figura 6. Tamaño poblacional proyectado (subdividido en categorías de edad) a lo largo del tiempo al incluir la cacería de todas las iguanas de las categorías de edad 6, 7, 8, 9 y 10 (2000): (a) cada año, (b) cada dos años, (c) cada tres años y (d) cada cuatro años.