



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

MODELADO DEL EFECTO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL
SOBRE EL COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO DE UNA
POBLACIÓN DE *Xenosaurus* (REPTILIA – SQUAMATA)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA

CLAUDIA MARINA MOLINA ZULUAGA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

COMITÉ TUTORAL: DOCTOR FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
DOCTORA MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

MÉXICO, D. F.

FEBRERO, 2010



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

CONSTANCIA DE
EXAMEN

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

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/078/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **MOLINA ZULUAGA CLAUDIA MARINA** con número de cuenta **508462432** con la tesis titulada **"MODELADO DEL EFECTO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL SOBRE EL COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO DE UNA POBLACIÓN DE *Xenosaurus* (REPTILIA: SQUAMATA)."**, realizada bajo la dirección del (la) :**DR. JOSÉ JAIME ZÚNIGA VEGA**

Presidente: DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ
Vocal: DR. HECTOR GADSDEN ESPARZA
Secretario: DR. JOSE JAIME ZÚNIGA VEGA
Suplente: DR. SALVADOR RODRIGUEZ ZARAGOZA
Suplente: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de febrero de 2010.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS
DE POSGRADO

JNF/DCRV/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por enriquecer y fortalecer mi formación académica y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el soporte económico que me permitió vivir en México.

A mi tutor principal el Doctor Jaime Zúñiga por permitirme venir a México y contagiarme con su entusiasmo por la biología de las poblaciones. A los miembros de mi comité tutorial Dr. Fausto Méndez de la Cruz y Dra. María Teresa Valverde por sus aportes y comentarios que enriquecieron este trabajo desde sus inicios. A los miembros de mi comité sinodal Dr. Salvador Rodríguez y Dr. Héctor Gadsden por sus comentarios que mejoraron en gran medida el contenido de este trabajo.

Agradezco también a Gastón Zamora Abrego por tomar y proporcionar los datos de marca y recaptura con los que se realizó este trabajo. A Yuri Quesnel, Fernanda Rodríguez y Monserrat Suárez por su compañía en campo durante la recolección de los datos de las grietas. Paul Doherty y sus estudiantes: Amy, Eric, Jacob, Phillip, Viviana y Adam hicieron grandes aportes y críticas constructivas a este trabajo.

A los miembros del laboratorio especializado de ecología y en especial a sus asistentes Pedro y Mariana por su acogida y apoyo en todas las etapas de este proceso.

A Flora por acogerme dentro de su familia y enseñarme la belleza del sur durante mi estancia en los Estados Unidos.

A mis compañeros del laboratorio Hibraim, Jonathan, Yuri, Mariana y Fernanda por las múltiples jornadas de discusión sobre diversos temas que no solamente enriquecieron este trabajo sino que también promovieron en mi un pensamiento crítico y fortalecieron mi formación académica.

A Daniel, Toño, Rosalía y toda la familia Velasco por acogerme como un miembro más de su familia, brindarme su amistad y hacer de mi estancia en México una gran experiencia.

A la familia Rivillas por su apoyo constante y desinteresado, las conversaciones, las risas, las comiditas colombianas y la amistad.



A mis actuales compañeritos de casa Camilo, Carolina y Julio por ser mi familia y mi apoyo en estos días. A todos mis anteriores compañeros de casa por tan importantes lecciones de vida.

A mis amigos en Colombia por acompañarme y abrazarme siempre sin importar las distancias ni los problemas de conexión (Skype por acortar las distancias y sin cobrar).

A mi familia por ser mi soporte en todos mis proyectos, por los abrazos, los besos, los consejos, la paciencia, los encarguitos, las foticos y por su amor que me fortalece en todo.

Gracias a todos aquellos que durante este tiempo se cruzaron por mi camino y dejaron su pedacito para hacer mi vida más bonita.



Tabla de contenido

RESUMEN	5
ABSTRACT	6
INTRODUCCIÓN	7
Objetivo General	13
Objetivos Específicos	13
Hipótesis	13
MÉTODOS	14
Sistema de estudio	14
Efecto de la densidad sobre las tasas vitales	15
Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional	18
Comparaciones entre proyecciones	22
RESULTADOS	22
Efecto de la densidad sobre las tasas vitales	22
Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional	26
Comparaciones entre proyecciones	31
DISCUSIÓN	32
Efecto de la densidad sobre las tasas vitales	32
Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional	34
Comparación entre proyecciones	36
CONCLUSIONES	37
LITERATURA CITADA	38
APÉNDICE: Uso de grietas por <i>Xenosaurus sp. nov.</i>	47
Introducción	47
Métodos	47
Resultados	48
Discusión	53



MODELADO DEL EFECTO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL SOBRE EL COMPORTAMIENTO DEMOGRÁFICO DE UNA POBLACIÓN DE *Xenosaurus* (REPTILIA – SQUAMATA)

RESUMEN

Las poblaciones naturales se ven afectadas por un gran número de factores que influyen tanto directa como indirectamente sobre su dinámica. Uno de ellos es la densidad poblacional, que a través de la competencia intraespecífica puede afectar la tasa de crecimiento poblacional y otros parámetros demográficos y, por lo tanto, juega un papel fundamental en la regulación de las poblaciones. A pesar de su importancia, la densidad poblacional ha sido pocas veces considerada dentro de los modelos demográficos tradicionales y existen muy pocos estudios que hayan puesto a prueba de manera empírica sus efectos en poblaciones de vertebrados. El objetivo de este trabajo fue modelar, analizar y comparar el efecto de la densidad poblacional sobre el comportamiento demográfico de una población de lagartijas de una especie aún no descrita del género *Xenosaurus*, con la finalidad de comprender la manera en la que este factor incide sobre su dinámica numérica. Las especies del género *Xenosaurus* son habitantes estrictas de grietas de rocas; estas grietas pueden constituir un recurso importante y limitado a partir del cual puede generarse competencia intraespecífica, lo que a su vez puede tener consecuencias en los procesos cuantitativos de sus poblaciones. Se encontró que existe un efecto importante de la densidad poblacional sobre algunas de las tasas vitales de la población. Este efecto se manifestó negativamente sobre la probabilidad de supervivencia y positivamente sobre la probabilidad de transición entre categorías de talla. Al trascender a la escala de la dinámica poblacional, también se observó un marcado efecto de la densidad que se manifestó con un comportamiento logístico donde la tasa de crecimiento de la población cambia con la densidad. Este comportamiento difiere mucho del proyectado cuando no se consideran los efectos de la densidad. En los años con condiciones relativamente desfavorables, los efectos negativos de la densidad son más drásticos si se comparan con los años en los que las condiciones ambientales son más favorables. Los resultados de esta investigación muestran que la densidad poblacional tiene un importante efecto sobre el comportamiento demográfico de la población estudiada y por lo tanto, es necesario incorporar este factor en evaluaciones poblacionales dirigidas a responder preguntas relacionadas con el manejo y la conservación de esta especie endémica de una pequeña región del centro de México.



ABSTRACT

Natural populations are affected by several factors that influence, both directly and indirectly, their quantitative dynamics. One of such factors is population density, which through intraspecific competition can affect the population growth rate and other demographic parameters and, therefore, plays a key role in population regulation. Despite its importance, population density has been rarely considered within traditional demographic models and studies that have tested empirically its effects on vertebrate populations are notably scarce. The main objective of this study was to model, analyze and compare the effect of population density on the demographic behavior of one population of lizards of a still undescribed species that belongs to the genus *Xenosaurus*, aiming to understand how this factor affects its population dynamics. All species in the genus *Xenosaurus* are obligate crevice-dwellers; such crevices might be an important and limited resource from which intraspecific competition may arise, affecting in turn the quantitative processes of their populations. I found a significant effect of population density on some vital rates of these lizards. This effect occurred negatively on the survival probability and positively on the transition probability between size categories. When analyzed at the population-dynamics level, I also found a marked effect of density, manifested through a logistic behavior in which the population growth rate changes according to density. This behavior is very different from that projected by a model that does not consider the effect of density. In years with relatively unfavorable conditions, the negative effects of density are more drastic in comparison with years in which environmental conditions are more favorable. The results of this research show that population density has an important effect on the demographic behavior of the studied population and, thus, it becomes necessary to incorporate this factor in future evaluations focused on the conservation and management of this species that is endemic to a small region in Central Mexico.



INTRODUCCIÓN

Una pregunta central en ecología consiste en determinar los factores y mecanismos que influyen sobre la dinámica de las poblaciones (Kohler & Hoiland 2001). En particular, ha existido un gran interés por determinar si las poblaciones naturales están sometidas a algún tipo de regulación y por entender cuáles son los factores que están involucrados en este proceso (Murdoch 1994, Hixon *et al.* 2002). Durante muchos años, el tema de la regulación poblacional recibió gran atención y se presentaron fuertes controversias acerca de los factores responsables de la estabilidad numérica relativa que se observa en muchas poblaciones silvestres (Hixon *et al.* 2002). El debate se centró en determinar si la dinámica de las poblaciones está bajo el control de las interacciones bióticas o de factores abióticos (Hixon *et al.* 2002). Por un lado, se defendía la idea de que la regulación poblacional ocurre a través de la densodependencia que se presenta como consecuencia de la competencia intraespecífica (Nicholson 1954, McIntosh 1985). En contraste, la otra escuela consideraba que la competencia no es un fenómeno evidente en la naturaleza y que la dinámica de las poblaciones podía explicarse completamente por la variación en los factores abióticos (Hixon *et al.* 2002). Actualmente, se reconoce que ambas posiciones son parcialmente correctas pues ambos tipos de factores pueden tener efectos importantes sobre la dinámica de las poblaciones (Previtali *et al.* 2009). Además, la densodependencia parece ser una condición necesaria pero no suficiente para que se presente regulación poblacional (Murdoch 1994, Previtali *et al.* 2009).

La densodependencia ocurre cuando el tamaño presente o pasado de la población afecta la tasa *per cápita* de crecimiento poblacional (Akçakaya *et al.* 1999, Hixon *et al.* 2002). Este efecto se observa como consecuencia de la influencia de la densidad poblacional sobre los parámetros demográficos básicos (fecundidad, crecimiento, supervivencia, migración; Royama 1977, Akçakaya *et al.* 1999, Hixon *et al.* 2002). Para que se considere verdadera densodependencia debe existir una relación causal entre los cambios en el tamaño poblacional y los cambios en las tasas demográficas (Hixon *et al.* 2002). En general, se plantea que este fenómeno se presenta como



producto de la competencia intraespecífica que se hace más intensa a medida que aumenta el número de individuos en la población y los recursos comienzan a ser limitantes (Begon *et al.* 2006).

Numerosos estudios demográficos en poblaciones animales han documentado una disminución en las tasas vitales como consecuencia del aumento en la densidad poblacional. Muchos de ellos han basado sus conclusiones en evaluaciones experimentales en las que se manipula la densidad y se estiman sus efectos sobre las tasas vitales. De este modo, se ha observado una disminución en la probabilidad de supervivencia cuando los individuos están sometidos a altas densidades poblacionales (Brockelman 1969, Semlitsch 1987A, Van Buskirk & Smith 1991, Loman 2004, Harper & Semlitsch 2007). De la misma manera, se ha demostrado que una alta abundancia de individuos en la población parece estar relacionada con una reducción en la tasa de crecimiento y desarrollo de los mismos (Semlitsch 1987B, Karlson *et al.* 1996, Altwegg 2003, Loman 2004, Harper & Semlitsch 2007). En algunas especies también se ha detectado una disminución en la tasa de fecundidad relacionada con este factor (Semlitsch 1987A, Charles *et al.* 1998, Harper & Semlitsch 2007). Esta disminución puede ocurrir como una respuesta directa (Harper & Semlitsch 2007) o como una consecuencia de la reducción en la tasa de desarrollo que impide que los organismos alcancen una talla que les permita maximizar su fecundidad (Semlitsch 1987A).

La tasa de dispersión y/o migración también puede verse afectada por las altas abundancias poblacionales. Se ha documentado que a medida que aumenta el número de individuos en la población se presenta una mayor incidencia de la migración de individuos hacia otros ambientes en los que hay una mayor disponibilidad de recursos (Charles *et al.* 1998, Tuda & Shima 2002, Mashanova *et al.* 2008). De manera que la densidad poblacional también puede tener incidencia sobre la distribución geográfica de las poblaciones y/o especies y sobre la composición de las comunidades (Best *et al.* 2007).



Dado que la densidad impacta directamente las tasas vitales de los organismos, sus efectos trascienden a la escala de la población generando modificaciones en su dinámica. A pesar de la importancia de este fenómeno, el impacto de la densidad sobre el comportamiento demográfico de las poblaciones ha sido relativamente poco estudiado, si se compara con el gran número de estudios demográficos que se realizan suponiendo que los cambios poblacionales son densoindependientes (Yearsley *et al.* 2003). La mayoría de factores tanto bióticos como abióticos que tienen efectos sobre la dinámica de las poblaciones pueden verse intensificados bajo condiciones de alta densidad poblacional (Kohler & Hoiland 2001, Barbraud & Weimerskirch 2003, Wang *et al.* 2009). De esta manera, la densidad es un factor que interactúa con otros y que tiene efectos sinérgicos sobre el comportamiento de las poblaciones, lo que permite que sus efectos se vean enmascarados por otros procesos y fenómenos. Por esta razón, los fenómenos densodependientes resultan sumamente difíciles de detectar y su influencia sobre la dinámica de las poblaciones silvestres ha sido pocas veces probada de manera empírica (Yearsley *et al.* 2003).

Se han propuesto algunos modelos de dinámica poblacional que permiten incorporar los efectos de la densidad. El primero y más destacado de ellos es el modelo logístico de crecimiento poblacional (Verhulst 1838). Este modelo supone que la tasa de crecimiento de la población cambia con la densidad al igual que las tasas de natalidad y mortalidad (Gotelli 2008). A partir de este supuesto, se propuso una ecuación que describe el comportamiento numérico de las poblaciones con el paso del tiempo. Básicamente se trata de una modificación del modelo de crecimiento exponencial que incluye un nuevo término que incorpora los efectos de la densidad (Gotelli 2008). Este nuevo término posee una constante conocida como la capacidad de carga (K) que representa el máximo tamaño poblacional que puede ser soportado por el ambiente de acuerdo a diferentes recursos limitantes potenciales (Verhulst 1838).

Aunque este modelo es una representación más realista del comportamiento poblacional, posee varios supuestos que no se cumplen en las poblaciones naturales. Uno de ellos es que la capacidad de carga es constante, de manera que la disponibilidad de recursos no varía a través del tiempo (Verhulst 1838). Evidentemente, este supuesto no se cumple en la naturaleza, pues por efecto de



diversos factores, la oferta de recursos fluctúa constantemente (Akçakaya *et al.* 1999); de modo que no es posible predecir los puntos en los que la población alcanzará el equilibrio numérico. Otro supuesto es que la densodependencia es lineal, es decir que cada individuo agregado a la población causa un decremento similar en la tasa *per cápita* de crecimiento poblacional (Gotelli 2008). A pesar de que es evidente el efecto negativo de la densidad sobre las tasas vitales, éste rara vez es lineal y puede presentarse como una compleja interacción con otros factores (Bellows 1981, Caswell 2001). Otro aspecto que no se considera en el modelo logístico es que para la mayoría de los organismos las tasas de nacimientos y muertes dependen de la edad, lo que potencialmente puede afectar la tasa de crecimiento de la población (Akçakaya *et al.* 1999). Estos aspectos hacen al modelo logístico poco predictivo, razón por la cual su aplicación empírica ha sido limitada.

Sin embargo, el modelo logístico constituye la línea base a partir de la cual se han formulado los modelos de cosecha óptima (Schaefer 1954, Gulland 1961). Estos modelos se basan en la idea de que las poblaciones que experimentan densodependencia y que han alcanzado su capacidad de carga, poseen un superávit de individuos que no podrán alcanzar suficientes recursos para sobrevivir. De manera que estos organismos, podrían ser cosechados o explotados comercialmente sin que esto tenga un efecto negativo sobre el tamaño de la población (Boyce *et al.* 1999). Al mismo tiempo, los modelos de cosecha óptima buscan mantener las poblaciones en densidades en las cuales la tasa de crecimiento poblacional sea máxima (por debajo de la capacidad de carga, donde las poblaciones experimentan un comportamiento exponencial), de modo que se pueda obtener la máxima cosecha posible (Begon *et al.* 2006). Estos modelos han sido amplia y efectivamente utilizados en la industria pesquera (Fox 1970, Garcia *et al.* 1989) y en la explotación de algunas especies forestales (Osho 1995, Holm *et al.* 2008) a pesar de que se basan en supuestos que se alejan de la realidad de las poblaciones y que ignoran la influencia que tienen factores como la estocasticidad ambiental y demográfica sobre el comportamiento numérico de las poblaciones (Begon *et al.* 2006).



Una aproximación más empírica al problema de la densodependencia en la dinámica de las poblaciones se ha hecho a través de los análisis de series de tiempo (Royama 1977, Brook & Bradshaw 2006, Previtali *et al.* 2009). Estos análisis utilizan colecciones de observaciones realizadas secuencialmente a lo largo del tiempo (Chatfield 1996), como por ejemplo las abundancias poblacionales obtenidas a partir de censos. Entre otras cosas, este tipo de análisis permiten determinar la existencia de dependencia serial entre los datos (Turnich 1990, Chatfield 1996, Coulson *et al.* 2008), lo que se considera un indicador de densodependencia. Varios estudios de este tipo han documentado la existencia de regulación poblacional densodependiente, que puede manifestarse en las tasas de mortalidad (Fromentin 2001) o en la ocurrencia de fluctuaciones cíclicas en la abundancia poblacional (Kohler & Hoiland 2001). Por lo general, los trabajos que han utilizado este enfoque han demostrado que un aumento en la densidad provoca una disminución en la tasa finita de incremento poblacional (Lande *et al.* 2002, Wang *et al.* 2009).

Se han propuesto otro tipo de herramientas teóricas que permiten evaluar la manera en la que cambian numéricamente las poblaciones a lo largo del tiempo teniendo en cuenta la estructura de edades o estadios de la población. Una de las más ampliamente utilizadas son las matrices de proyección poblacional. Éstas integran datos sobre la totalidad del ciclo de vida de los organismos y permiten proyectar una gran cantidad de variables poblacionales (*e.g.* tasa de crecimiento poblacional, valor reproductivo por categoría, estructura estable de edades, importancia relativa de las tasas vitales para el crecimiento poblacional, entre otras; Caswell 2001) que pueden ser utilizadas con fines de conservación, manejo, explotación, control de poblaciones, o bien, para comprender a nivel demográfico una gran variedad de procesos evolutivos (Franco & Silvertown 1996, Silvertown *et al.* 1996, Van Tienderen 2000, Govindarajulu *et al.* 2005, Metcalf & Pavard 2007). Sin embargo, el modelo matricial básico (que ha sido el más ampliamente utilizado) se basa, entre otros, en el supuesto de que las poblaciones crecen ilimitadamente, es decir que su dinámica es independiente de la densidad (Caswell 2001).

Recientemente se han propuesto modificaciones al modelo matricial básico que permiten relajar algunos de sus supuestos e incorporar factores más acordes con la realidad de las poblaciones



[e.g. variación temporal en las tasas vitales (Bierzychudek 1982, Caswell & Trevisan 1994), dinámicas metapoblacionales (Valverde & Silvertown 1997), entre otros]. Así, es posible construir matrices de proyección poblacional densodependientes en las que las tasas vitales varían en función del número de individuos presentes en la población en cada intervalo de tiempo (Cushing 1998). Cada una de las entradas de la matriz, en lugar de ser una constante, puede ser una función que describa los efectos que tiene la densidad sobre la tasa vital correspondiente a esa entrada. De esta manera, es posible incorporar efectos de la densidad que inciden únicamente sobre determinados estadios o sobre procesos demográficos específicos y analizar qué consecuencias tiene esto sobre la tendencia demográfica de toda la población (Caswell 2001). La aplicación empírica de este tipo de matrices ha sido muy escasa y usualmente se ha restringido a poblaciones de plantas (e.g. de Kroon *et al.* 1987, Alvarez-Buylla 1994, Silva Matos *et al.* 1999, Freckleton *et al.* 2003). En animales son notables los trabajos de Tanner (1999) y de Stephens *et al.* (2002). Sin embargo, hasta la fecha no existe ningún trabajo que incorpore los efectos de la densidad en la dinámica de poblaciones de reptiles mediante matrices de proyección poblacional.

La familia Xenosauridae (Reptilia: Squamata) está representada solamente por el género *Xenosaurus* conformado por seis especies que se distribuyen a lo largo de la Sierra Madre Oriental y de la Sierra Madre del Sur de México, con una subespecie cuya distribución se extiende hasta Guatemala (Zamora-Abrego *et al.* 2007). Tres de estas especies han sido estudiadas demográficamente utilizando matrices de proyección poblacional: *Xenosaurus grandis* (Zúñiga-Vega *et al.* 2007), *Xenosaurus platyceps* (Rojas-González *et al.* 2008) y *Xenosaurus sp. nov.* (Zamora-Abrego *et al.* en prensa). Sin embargo, ninguno de estos estudios tomó en cuenta los posibles efectos de la densidad poblacional sobre la dinámica de las poblaciones, que por el hábito estricto que tienen sus individuos de vivir en grietas de rocas, pueden experimentar fuertes limitaciones de recursos, particularmente del recurso espacio. Este tipo de limitantes densodependientes deben tener consecuencias notables en los procesos cuantitativos de sus poblaciones. De esta manera, es posible esperar que al incorporar densodependencia en el análisis de sus dinámicas poblacionales se obtengan proyecciones más aproximadas a las fluctuaciones numéricas observadas a través de los años.



Esta investigación pretende responder las siguientes preguntas: 1) ¿Es posible detectar un efecto negativo de la densidad poblacional sobre la supervivencia de los individuos de *Xenosaurus sp. nov.*? 2) ¿De qué manera éstas relaciones densodependientes afectan la dinámica de la población de *Xenosaurus sp. nov.*? 3) ¿Existe similitud en la estructura poblacional observada y la estructura proyectada por ambos modelos? Para responder a estas preguntas se utilizaron los datos demográficos de Zamora-Abrego *et al.* (en prensa) de tres periodos anuales y se construyeron matrices de proyección poblacional densodependientes incorporando funciones de densidad en las entradas que muestren claros efectos densodependientes.



Objetivo General

Modelar, analizar y comparar el efecto de la densidad poblacional sobre el comportamiento demográfico de una población de *Xensaurus sp. nov.* para comprender la manera en la que éste factor incide sobre la dinámica de la población.

Objetivos Específicos

1. Determinar si existe un efecto significativo de la densidad poblacional sobre las tasas de supervivencia de los individuos de diferentes categorías de talla de una población de *Xenosaurus sp. nov.*
2. Evaluar la manera en la que las posibles relaciones densodependientes afectan la dinámica de esta población.
3. Determinar el grado de similitud (bondad de ajuste) entre las estructuras poblacionales observadas y aquellas que proyectan ambos modelos demográficos.

Hipótesis

1. Debido a la fuerte dependencia que experimenta *Xenosaurus sp. nov.* con respecto al recurso espacio (*i.e.* grietas adecuadas para habitar), se observará un efecto significativo de la densidad poblacional sobre las tasas de supervivencia.



2. Si existen efectos densodependientes en la población estudiada, los modelos demográficos que incorporen tales efectos proyectarán estructuras poblacionales más similares a las observadas en campo que los modelos densoindependientes.



MÉTODOS

Sistema de estudio

Xenosaurus sp. nov. es una especie en proceso de descripción formal (Nieto-Montes de Oca com. pers; Zamora-Abrego *et al.* en prensa). Al igual que otros miembros de su familia estas lagartijas son habitantes estrictas de grietas de roca y poseen una morfología aplanada que parece estar asociada con ese hábito (Lemos-Espinal *et al.* 2004, Zamora-Abrego 2004). Se dispone de información demográfica de tres periodos anuales (2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004) para una población ubicada en una parcela de estudio de aproximadamente dos hectáreas, en Tilaco, estado de Querétaro a una elevación de 1184 m (21°10'N, 99°10'W). Se trata de una zona de transición entre bosque de encino y bosque tropical subperennifolio dominada por especies de encino como *Quercus aristata*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. laeta*, *Q. laurina* y *Q. mexicana* (Zamudio *et al.* 1992. Lemos-Espinal *et al.* 2004). La zona posee una precipitación promedio anual de 773 mm que se distribuye en una estación húmeda de junio a octubre (80% de la precipitación) y otra seca de noviembre a mayo (20% de la precipitación). La temperatura mensual promedio varía entre 16 y 24°C.

Los datos demográficos para esta población son el resultado de un experimento de marca y recaptura (Jolly 1965, Seber 1965) que se realizó entre julio de 2001 y octubre de 2004 con una frecuencia aproximadamente mensual, cubriendo ambas estaciones climáticas anuales (húmeda y seca). En cada visita las lagartijas se removieron de sus grietas y se marcaron individualmente mediante ectomización de falanges en su primera captura (Tinkle 1967). Para cada individuo capturado se registró su sexo y longitud hocico – cloaca (LHC). Posteriormente, las lagartijas se liberaron en la misma grieta donde se capturaron. Estos datos se analizaron a través de matrices



de proyección poblacional básicas en las que no se consideraron los efectos de la densidad (Zamora-Abrego *et al*, en revisión). Para esto, los individuos se clasificaron en cuatro categorías de talla de acuerdo con su longitud hocico – cloaca (LHC): 1) crías, donde se incluyeron los individuos entre 51.6 y 67 mm de LHC; 2) jóvenes, de acuerdo con su correspondiente talla a la madurez, entre 68 y 79 mm LHC para machos y entre 68 y 91 mm LHC para hembras (Zamora-Abrego 2004, Zamora-Abrego *et al*. 2007); 3) adultos 1, entre 80 y 103 mm LHC para machos y 92 y 103 mm para hembras; 4) adultos 2, con una longitud corporal mayor a 103 mm. Para detalles en torno a la toma de datos y la clasificación de categorías de tamaño, ver Zamora-Abrego (2004), Zamora-Abrego *et al*. (2007, en prensa).

Efecto de la densidad sobre las tasas vitales

A partir de los datos de marca y recaptura se estimó la tasa de supervivencia de los individuos de las diferentes categorías de talla a través del modelo estándar Cormack – Jolly – Seber (CJS) implementado en el programa MARK (White & Burnham 1999). Este programa está basado en procedimientos de máxima verosimilitud para estimar la probabilidad de supervivencia (ϕ) entre ocasiones de muestreo y la probabilidad de captura (p) en cada ocasión de muestreo (Lebreton *et al*. 1992). Utilizando métodos multi-estado, el programa también permite estimar la probabilidad de transición entre categorías de talla o de edad de una ocasión de captura a la siguiente (ψ) (Nichols *et al*. 1992, Cooch & White 2009).

Para realizar estas estimaciones, el programa utiliza modelos lineales donde los parámetros (ϕ , p y ψ) se calculan como una función lineal de algún(os) factor(es) de interés (que puede ser una variable continua o discreta), como por ejemplo, la categoría de talla, el sexo, el período de muestreo, la temperatura o la densidad poblacional, entre muchos otros. De esta manera, es posible construir diferentes modelos en los que los parámetros varíen en función de diferentes factores que reflejen las hipótesis biológicas que se quieren poner a prueba (Cooch & White 2009).



De esta forma, se construyeron 20 modelos lineales diferentes donde la probabilidad de supervivencia (ϕ), de captura (p) y de transición (ψ) podían variar en función de la ocasión de muestreo (t), la categoría de talla (g), la estación (lluvias o secas, e) y/o el número total de individuos capturados en la ocasión de captura inmediatamente anterior (densidad poblacional observada, D). Dentro de estos 20, se incluyeron modelos de tres tipos: (1) modelos simples, donde los parámetros de interés (ϕ , p y/o ψ) son función de un solo factor (e.g. ϕ_D = la supervivencia es función de la densidad). (2) Modelos aditivos, donde los parámetros son función del efecto de dos factores que no interactúan entre sí (e.g. ϕ_{g+D} = la supervivencia es función tanto de la categoría de tamaño como de la densidad) y (3) modelos saturados, donde los parámetros son función de dos factores que interactúan (e.g. $\phi_{g \times D}$ = la supervivencia es función de la categoría de tamaño, de la densidad y de su interacción).

MARK permite identificar el modelo que mejor se ajusta a los datos mediante una medida teórica de información sobre la parsimonia del modelo que se conoce como el criterio de información de Akaike (AIC, Burnham & Anderson 2002). Valores bajos de AIC indican un mejor ajuste del modelo a los datos observados (Johnson & Omland 2004). Cuando la diferencia en el AIC de dos modelos (ΔAIC) es menor a 2, se dice que ambos modelos tienen aproximadamente el mismo peso en los datos; si está entre 2 y 7 hay una diferencia considerable en el ajuste de ambos modelos a los datos y si el ΔAIC es mayor a 7 indica una diferencia real entre ambos modelos (Cooch & White 2009). Siguiendo estos criterios, se centró la atención en comparar modelos en los que la probabilidad de supervivencia (ϕ) y la probabilidad de transición (ψ) son función de la densidad poblacional (entre otros factores) con modelos en los que no existe tal efecto. Por ejemplo se comparó:

$$\phi = \beta_0 + \beta_1 g + \beta_2 D + \beta_3 g \times D$$

contra:
$$\phi = \beta_0 + \beta_1 D$$

donde: g representa el efecto de la categoría de talla
 D representa el efecto del número de individuos en la ocasión de captura inmediatamente anterior (Densidad)
 $g \times D$ representa la interacción entre ambas variables



Los parámetros β representan las pendientes del modelo lineal (*i.e.* los coeficientes parciales de regresión).

El primer modelo es uno donde la probabilidad de supervivencia es una función de la categoría de talla y de la densidad poblacional, mientras que en el segundo la supervivencia es función únicamente de la categoría de talla. De acuerdo con la hipótesis de esta investigación, cualquier modelo del primer tipo (que incluye el efecto de la densidad) se verá más apoyado por los datos de campo (menor valor del AIC) que cualquier modelo del segundo tipo. De esta manera, fue posible identificar la existencia de un efecto de la densidad poblacional sobre las probabilidades de supervivencia (ϕ) y de transición (ψ) entre ocasiones de captura para los individuos de las diferentes categorías de talla. Es así como MARK hace posible poner a prueba una multitud de hipótesis biológicas.

A partir de las estimaciones densodependientes de estos dos parámetros (ϕ y ψ) arrojadas por MARK, se calcularon las probabilidades de crecimiento (G) y permanencia (P) de los individuos de cada categoría entre ocasiones de muestreo (los muestreos se llevaron a cabo aproximadamente cada mes). Debido a que ψ representa la probabilidad de transitar de una categoría particular a otra en el intervalo de muestreo, la probabilidad de sobrevivir y transitar está dada por (Nichols *et al.* 1992):

$$G = \phi * \psi \quad (\text{Ecuación 1})$$

Similarmente, la probabilidad de sobrevivir y permanecer en la misma categoría de una ocasión de muestreo a la siguiente (de no transitar) está determinada por:

$$P = \phi * (1 - \psi) \quad (\text{Ecuación 2})$$

Con el fin de identificar la función matemática que mejor describe el efecto de la densidad sobre las tasas vitales (G y P) de los individuos de las diferentes categorías, se graficó el número total de individuos capturados en la ocasión de muestreo inmediatamente anterior (D) contra la probabilidad de crecimiento (G) y de permanencia (P) de los individuos de cada categoría de talla (Silva Matos *et al.* 1999). A partir de estas gráficas y utilizando el método de mínimos cuadrados,



se identificó la función matemática que mejor describe el efecto de la densidad sobre las tasas vitales de entre los siguientes tipos de funciones: lineal, exponencial, potencial, polinómica y logarítmica. Estas funciones se utilizaron para construir los modelos demográficos densodependientes que se describen en la siguiente sección.

Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional

Debido a que las estimaciones de las probabilidades de supervivencia (ϕ) y de transición entre categorías (ψ) (y por lo tanto las estimaciones de G y P) corresponden a intervalos de tiempo mensuales, se construyeron matrices poblacionales cuyo intervalo de proyección fue de un mes. Para efectos de simplicidad se utilizó una sola matriz mensual para cada año de estudio (2001-2002, 2002-2003 y 2003-2004) cuyas entradas fueron el promedio aritmético de las estimaciones de G y P para todos los meses incluidos en cada año (de aquí en adelante a dicha matriz se le denominará matriz promedio mensual). En general, las matrices de proyección poblacional resumen las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad de las diferentes fases del ciclo de vida durante un determinado periodo de tiempo (para el caso de esta investigación, este periodo fue un mes). Las entradas de la matriz (a_{ij}) representan la contribución promedio de un individuo de la categoría j (columnas) en el tiempo t (i.e. septiembre) a la categoría i (filas) en el tiempo $t+1$ (i.e. octubre; Caswell 2001).

Para las entradas correspondientes al crecimiento de los individuos a la siguiente categoría de talla (representadas por la subdiagonal de la matriz, G) y las correspondientes a la permanencia de los individuos en su misma categoría (en la diagonal principal de las matrices, P) se utilizaron las tasas de crecimiento (G) y permanencia (P) calculadas como se definió anteriormente en las ecuaciones (1) y (2). Las entradas de fecundidad (F) se estimaron multiplicando la tasa de supervivencia de los individuos de cada categoría adulta por el tamaño promedio de puesta (Zamora-Abrego *et al.* en prensa). Este último producto se multiplicó, a su vez, por la proporción de hembras observada en la población. La razón por la que se multiplica el tamaño promedio de puesta por la supervivencia de los adultos es porque las hembras deben sobrevivir durante un año entero antes de que puedan alcanzar la estación reproductiva, que ocurre a comienzos del verano (estimación de



fecundidad de tipo “post-reproductiva” de acuerdo con Caswell 2001). Dado que este valor de fecundidad corresponde a un periodo de tiempo anual, fue necesario dividirlo entre 12 para obtener la fecundidad promedio mensual para cada año. En adelante, este tipo de matrices se denominarán matrices densoindependientes (Fig. 1).

	<i>C</i>	<i>J</i>	<i>A</i>	<i>B</i>
<i>C</i>	P_{CC}	0	F_{CA}	F_{CB}
<i>J</i>	G_{JC}	P_{JJ}	0	0
<i>A</i>	0	G_{AJ}	P_{AA}	0
<i>B</i>	0	0	G_{BA}	P_{BB}

Figura 1. Matriz de proyección poblacional densoindependiente. Las columnas representan cada una de las categorías de talla en el tiempo *t* y las filas representan las mismas categorías en el tiempo *t+1*. **P** representa la probabilidad de permanecer en la misma categoría del tiempo *t* al tiempo *t+1*, **G** representa la probabilidad de transitar a la siguiente categoría y **F** representa la fecundidad. *C*, *J*, *A* y *B* corresponden a las categorías Crías, Jóvenes, Adultos 1 y Adultos 2, respectivamente.

Se construyeron también matrices mensuales promedio de proyección poblacional densodependientes para cada uno de los años de estudio. Estas matrices parten del supuesto de que las tasas vitales varían en función del número de individuos presentes en la población y para ello las entradas de la matriz se representan como funciones de la densidad poblacional (Caswell 2001). Para este fin se utilizaron las funciones obtenidas como se detalló anteriormente para las entradas de crecimiento (**G**) y permanencia (**P**). Debido a que no se cuenta con datos acerca del efecto de la densidad sobre la tasa de fecundidad (**F**), se utilizaron valores de fecundidad constantes, los mismos que en las matrices densoindependientes. Estos modelos demográficos que incorporan el efecto del número de organismos presentes en la población sobre las tasas vitales se denominarán en adelante matrices densodependientes (Fig. 2).



	<i>C</i>	<i>J</i>	<i>A</i>	<i>B</i>
<i>C</i>	fP_{CC}	0	F_{CA}	F_{CB}
<i>J</i>	fG_{JC}	fP_{JJ}	0	0
<i>A</i>	0	fG_{AJ}	fP_{AA}	0
<i>B</i>	0	0	fG_{BA}	fP_{BB}

Figura 2. Matriz de proyección poblacional densodependiente. Las columnas representan cada una de las categorías de talla en el tiempo t y las filas representan las mismas categorías en el tiempo $t+1$. fP representa la función densodependiente que describe el efecto de la densidad sobre la probabilidad de permanecer en la misma categoría del tiempo t al tiempo $t+1$, fG la función densodependiente que describe el efecto de la densidad sobre la probabilidad de transitar a la siguiente categoría y F representa la fecundidad. C, J, A y B corresponden a las categorías Crías, Jóvenes, Adultos 1 y Adultos 2, respectivamente.

La dinámica de la población se proyectó utilizando el método de iteración (Caswell 2001). Este método consiste en multiplicar la matriz por un vector de densidad (número de individuos en cada categoría de talla) para obtener un nuevo vector que describe la estructura y el tamaño que tendrá la población en el tiempo $t+1$. En la siguiente iteración, la multiplicación de la misma matriz por este último vector arroja la estructura y el tamaño que tendrá la población en el tiempo $t+2$ y así sucesivamente. Al iterar por este procedimiento las matrices densodependientes, se alcanza un punto en el que todas las clases de talla cambian a una proporción constante entre t y $t+1$. Esta proporción de cambio es un estimador de la tasa finita de incremento poblacional (λ) y la estructura poblacional resultante se conoce como estructura estable por estadios (w ; Caswell 2001).



En el caso de las matrices denso-dependientes, las entradas de crecimiento y permanencia son una función de la densidad poblacional y debido a que el número de individuos proyectados en cada iteración es distinto (i.e. la población crece o decrece), es necesario actualizar en cada iteración el valor de N en la función densodependiente (i.e. los valores de G y P). En otras palabras, para llevar a cabo el procedimiento iterativo se multiplica la matriz (cuyas entradas son funciones del vector de densidad) por el vector de densidad al tiempo t para obtener un nuevo vector que describe la estructura y tamaño de la población en el tiempo $t+1$. Este nuevo vector modifica a su vez el valor de las entradas de la matriz, antes de que esta última sea multiplicada por el vector de densidad del tiempo $t+1$, para dar como resultado la estructura y tamaño de la población en el tiempo $t+2$. Nuevamente se actualizan las funciones densodependientes y se modifica entonces la matriz antes de ser multiplicada por el vector del tiempo $t+2$ para obtener el vector del tiempo $t+3$ y así sucesivamente. Este tipo de iteración puede proyectar comportamientos demográficos cíclicos, caóticos o que tienden a un tamaño poblacional asintótico (Caswell 2001). En los casos en los que la población exhibe un comportamiento logístico, el valor de λ tiende a uno cuando el número de individuos de la población se acerca a la capacidad de carga (K) (estabilidad poblacional; Grant 1997, Caswell 2001). Se estimó también de estos modelos densodependientes la estructura poblacional proyectada (w_0) en la fase asintótica del crecimiento poblacional (i.e. cuando λ es muy cercana a 1).

Como un análisis complementario y considerando que el periodo reproductivo de estas lagartijas se restringe a una época particular del año (junio-agosto), se construyeron también dos tipos de matrices mensuales densodependientes para cada uno de los años de estudio. El primer tipo corresponde a una matriz que representa el ciclo de vida de estas lagartijas durante los meses en los que no se presentan nacimientos (agosto a junio), es decir, una matriz donde las tasas de fecundidad (F) son iguales a cero. El segundo tipo corresponde a una matriz reproductiva que representa los meses en los que ocurren los nacimientos (Julio de cada año). Para proyectar el comportamiento de la población a través del tiempo, cada iteración se llevó a cabo usando estas matrices de acuerdo a la frecuencia con la que éstas ocurren durante el año. Es decir, que la matriz de tipo no reproductiva se utilizó con una frecuencia de 0.92 (lo correspondiente a once meses del año) y la matriz de tipo reproductiva se usó con una frecuencia de 0.08 (que corresponde a un mes



del año). De esta manera, es posible proyectar el comportamiento de la población a lo largo del tiempo incorporando la reproducción a manera de pulsos, lo que representa de modo más realista la dinámica de la población.

Comparaciones entre proyecciones

Para determinar el grado de similitud entre la estructura poblacional observada y la proyectada tanto por el modelo densoindependiente como por el densodependiente se comparó la estructura de edades observada con los vectores correspondientes a la estructura estable por estadios generada por cada tipo de análisis (w y w_D , respectivamente) a través de una prueba χ^2 de bondad de ajuste.



RESULTADOS

En total, se marcaron 145 lagartijas durante el periodo de estudio, de las cuales 56 fueron machos y 89 fueron hembras (Zamora-Abrego *et al.* en prensa). Los tamaños poblacionales promedio mensuales observados para cada año de estudio fueron de 18.11 individuos para el año 2001-2002, 25.14 para el año 2002-2003 y de 34.80 para el año 2003-2004 a partir de los cuales se llevaron a cabo las proyecciones poblacionales aquí descritas. Las probabilidades de supervivencia mensuales promedio para cada año de estudio fueron de 0.971 para el año 2001-2002, 0.958 para el año 2002-2003 y de 0.931 para el año 2003-2004. Estas probabilidades de supervivencia fueron iguales para los individuos de todas las categorías de talla.

Efecto de la densidad sobre las tasas vitales

El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura fue uno en el cual tanto la tasa de supervivencia (ϕ) como la probabilidad de captura (p) están en función de la densidad poblacional y donde la probabilidad de transición entre categorías (ψ) está en función de la categoría de talla y de la densidad poblacional, pero sin que haya interacción entre ambos factores. Este modelo fue



el que tuvo el menor valor de AIC (Tabla 1). En otras palabras, el escenario más verosímil y parsimonioso indica que la densidad poblacional tiene un efecto importante sobre la tasa de supervivencia (ϕ), de recaptura (p) y de transición entre categorías (ψ) de los individuos de esta población. Esta idea está sustentada además por la diferencia en el valor de AIC entre cada uno de los modelos y el modelo más verosímil (Tabla 1). Dado que todos estos valores fueron mayores a 2, es posible decir que el modelo más verosímil posee un soporte en los datos considerablemente diferente al de los demás modelos.

TABLA 1. Modelos con el mayor soporte en los datos para las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y transición entre categorías (ψ) de una población de *Xenosaurus sp. nov.* **AICc** corresponde al valor del AIC para cada uno de los modelos, **Δ AICc** corresponde a la diferencia en el valor de AIC de cada uno de los modelos con respecto al primer modelo, **Peso AICc** es una medida del apoyo relativo que cada modelo tiene en los datos y **# Param** representa el número de parámetros calculados por el modelo. Los subíndices *D, g, t, e* corresponden a las variables consideradas en el modelo: densidad, categoría de talla, ocasión de captura y estación, respectivamente, además de su combinación aditiva o multiplicativa.

Modelo	AICc	ΔAICc	Peso AICc	# Param
$\phi_D P_D \psi_{g \times D}$	1811.434	0	0.702	8
$\phi_D P_D \psi_{g \times D}$	1814.842	3.408	0.128	10
$\phi_D P_D \psi_D$	1815.027	3.593	0.116	6
$\phi_D P_D \psi_g$	1816.744	5.309	0.049	7
$\phi_D P_{g \times D} \psi_g$	1821.582	10.147	0.004	13
$\phi_e P_{t \times D} \psi_g$	1826.675	15.241	0.0003	25
$\phi_{g \times D} P_{g \times D} \psi_g$	1830.457	19.023	0.00005	19
$\phi_D P_{t \times D} \psi_g$	1831.485	20.051	0.00003	26

La densidad poblacional tuvo un efecto importante y negativo sobre la tasa de supervivencia de los individuos de esta población, tal como lo indica el valor negativo de la pendiente del modelo lineal que describe esta relación (β_1 , Tabla 2). Sin embargo, los efectos de la densidad sobre la probabilidad de captura y sobre la probabilidad de transición entre categorías de talla fueron positivos (Tabla 2).



Tabla 2. Parámetros de las funciones lineales (coeficientes beta) que describen el efecto de las variables de interés sobre las probabilidades de supervivencia (Φ), recaptura (P) y transición entre categorías (Ψ) de los individuos de una población de *Xenosaurus sp. nov.* de acuerdo con el modelo que recibió un mayor soporte en los datos. Densidad se refiere al número de individuos observados en la ocasión de captura inmediata anterior y categoría a las clases de tamaño. Se muestra también el error estándar de cada parámetro (EE).

	Parámetro	Variable	Beta	EE
Φ (Supervivencia)	β_0	Intercepto	4,433	1,022
	β_1	Densidad	-0,050	0,035
P (Recaptura)	β_2	Intercepto	-1,238	0,302
	β_3	Densidad	0,013	0,011
Ψ (Transición)	β_4	Intercepto	-5,355	0,927
	β_5	Densidad	1,523	0,734
	β_6	Categoría	1,319	0,551
	β_7	Interacción	0,078	0,026

De la misma manera, se encontró un efecto negativo de la densidad poblacional sobre la probabilidad de permanecer en la misma categoría de talla (P , Figura 3). Este efecto estuvo mejor representado por diferentes funciones polinómicas para cada una de las categorías de talla (Figura 3).



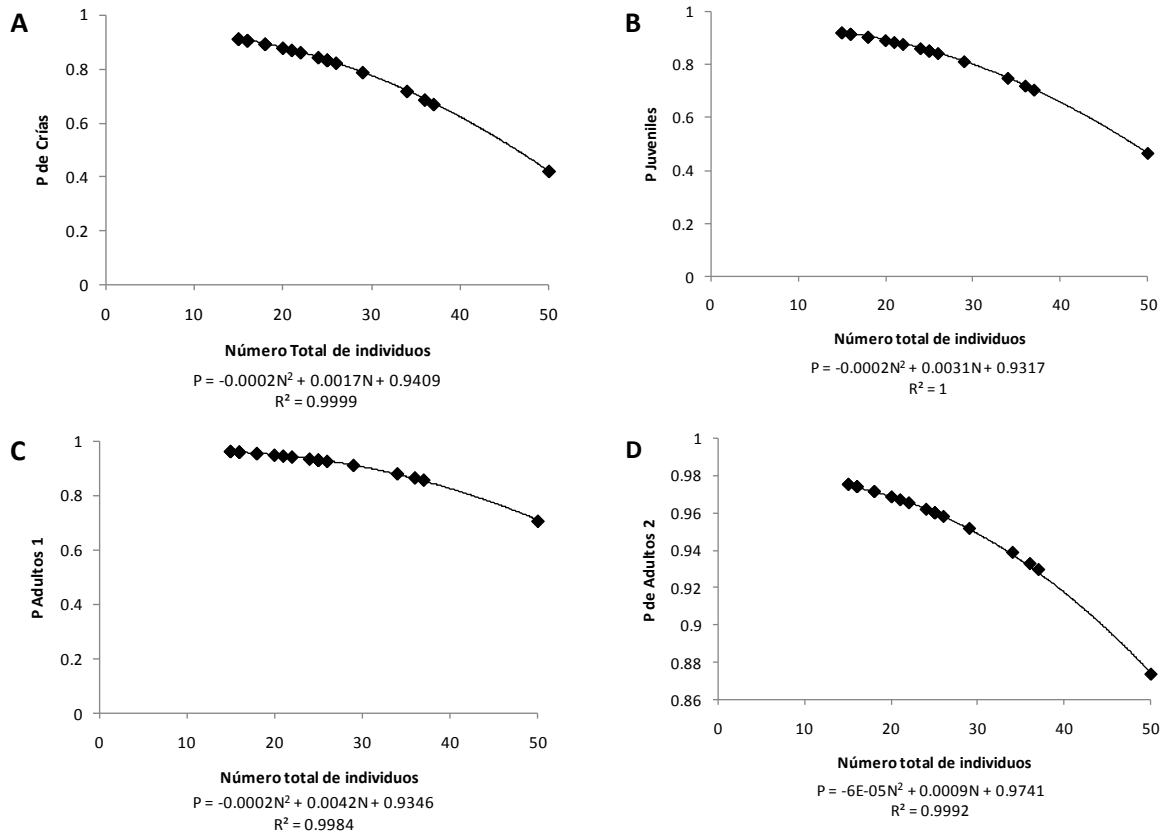


Figura 3. Funciones polinómicas que describen el efecto de la densidad poblacional (N) sobre la probabilidad de permanencia (P) para los individuos de cada categoría de talla de una ocasión de captura a la siguiente. Efecto sobre la P de las crías (A), de los jóvenes (B), de los adultos 1 (C) y de los adultos 2 (D). Se muestran para todos los casos las ecuaciones y el coeficiente de determinación (R^2).

Por el contrario, se presentó un efecto positivo de la densidad poblacional sobre la probabilidad de crecimiento (G) de los individuos de las diferentes categorías de talla. Es decir, a medida que aumenta el número de individuos en la población se presenta una mayor probabilidad de crecer a la siguiente categoría de un mes al siguiente (Figura 4). Este efecto fue mejor descrito por diferentes funciones polinómicas para los individuos de las categorías crías y jóvenes, mientras que una función exponencial fue la que mejor describió el efecto de la densidad sobre el crecimiento de los adultos 1 (Figura 4).



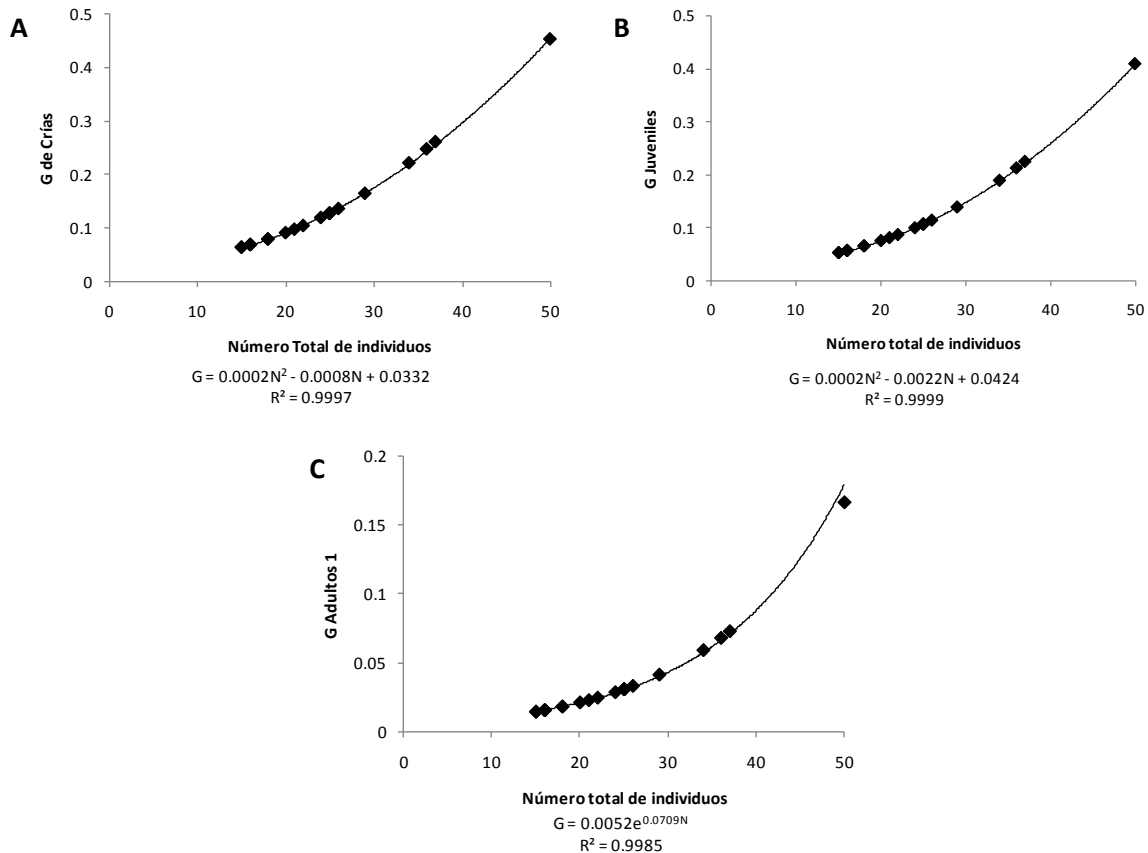


Figura 4. Funciones que describen el efecto de la densidad poblacional (N) sobre la probabilidad de crecimiento (G) de los individuos de cada categoría de talla. Efecto sobre la G de las crías (A), de los jóvenes (B) y de los adultos 1 (C). Se muestran para todos los casos las ecuaciones y el coeficiente de determinación (R^2).

Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional

La tasa finita de incremento poblacional (λ) proyectada por las matrices promedio mensuales densoindependientes presentó poca variación a través de los años ($\lambda_{2001-2002}=1.007 \pm 0.382$, $\lambda_{2002-2003}=1.003 \pm 0.396$, $\lambda_{2003-2004}=0.977 \pm 0.445$; Tabla 3). La matriz promedio proyectó una tasa finita de incremento poblacional $\lambda= 0.997 \pm 0.432$. Sin embargo, de acuerdo con los intervalos de confianza del 95% para el valor de λ , ninguno de estos valores fue significativamente diferente de la unidad. Estas matrices sugieren entonces, que la población presenta una tendencia a mantenerse numéricamente estable a través del tiempo. La Figura 5 representa la proyección poblacional densoindependiente correspondiente a uno de los tres años de estudio (2002-2003). No se muestran los otros dos años debido a que el comportamiento fue similar para todas las transiciones anuales.



Tabla 3. Matrices de proyección poblacional mensuales promedio densoindependientes para cada uno de los años de estudio y principales resultados demográficos derivados de las mismas para una población de *Xenosaurus sp. nov.* C, J, A y B corresponden a las categorías crías, jóvenes, adultos 1 y adultos 2, respectivamente. w corresponde a la estructura estable por categorías proyectada por la matriz, v representa los valores reproductivos específicos para cada categoría de talla. Las λ correspondientes se presentan arriba de cada matriz (\pm intervalo de confianza del 95%).

	C	J	A	B	w	v
2001 – 2002 ($\lambda=1.007 \pm 0.382$)						
C	0.889	0.000	0.078	0.078	0.305	0.148
J	0.081	0.903	0.000	0.000	0.240	0.212
A	0.000	0.068	0.952	0.000	0.281	0.322
B	0.000	0.000	0.019	0.971	0.174	0.318
2002-2003 ($\lambda=1.003 \pm 0.396$)						
C	0.823	0.000	0.083	0.083	0.248	0.166
J	0.135	0.844	0.000	0.000	0.211	0.221
A	0.000	0.114	0.924	0.000	0.301	0.307
B	0.000	0.000	0.034	0.958	0.238	0.306
2003-2004 ($\lambda=0.977 \pm 0.445$)						
C	0.689	0.000	0.065	0.065	0.157	0.197
J	0.243	0.720	0.000	0.000	0.149	0.234
A	0.000	0.211	0.858	0.000	0.265	0.284
B	0.000	0.000	0.073	0.931	0.429	0.284
Promedio ($\lambda=0.997 \pm 0.432$)						
C	0.800	0.000	0.075	0.075	0.223	0.175
J	0.153	0.823	0.000	0.000	0.195	0.225
A	0.000	0.131	0.911	0.000	0.294	0.300
B	0.000	0.000	0.042	0.954	0.287	0.299

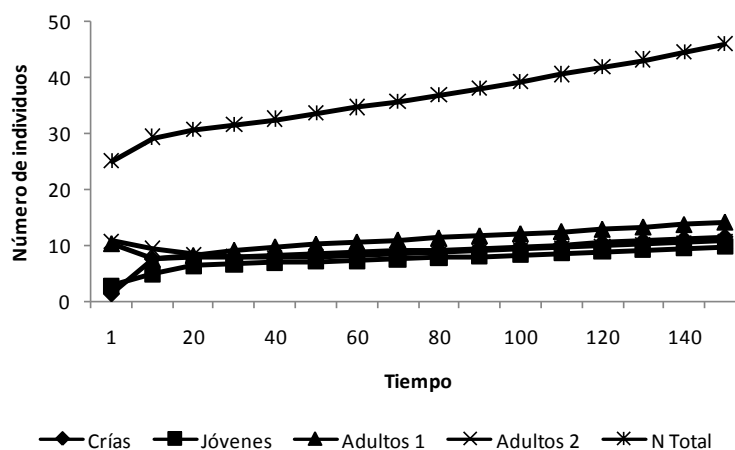


Figura 5. Proyección del cambio a través del tiempo (meses) en el número de individuos de una población de *Xenosaurus sp. nov.* de acuerdo con la matriz de transición poblacional densoindependiente del periodo 2002-2003.



Por su parte, las matrices promedio mensuales densodependientes proyectaron que la población tiende a alcanzar un tamaño poblacional particular, en el cual se mantiene. De esta manera, la tasa finita de incremento poblacional cambia a través del tiempo hasta alcanzar la unidad. En otras palabras, los modelos densodependientes proyectan que la tasa de crecimiento poblacional va cambiando a través del tiempo de acuerdo a la densidad (Figura 6).

La matriz promedio mensual densodependiente para el año 2001-2002 proyecta que la población crece hasta alcanzar un tamaño total aproximado de 34 individuos. A partir de este umbral, el tamaño de la población permanece constante a través de tiempo (Figura 6A). Por su parte, para este año, la tasa finita de incremento poblacional disminuye hasta alcanzar un valor asintótico de 1.00 (Figura 6B). El mismo comportamiento se observa en la proyección de la matriz promedio mensual densodependiente para el año 2002-2003 que proyecta un aumento en el tamaño poblacional hasta alcanzar un valor aproximado de 35 individuos (Figuras 6C y 6D). Sin embargo, la matriz densodependiente para el año 2003-2004 proyecta una disminución inicial en el tamaño total de la población hasta un límite aproximado de 30 individuos. A partir de este límite, al igual que en las proyecciones de los años 2001-2002 y 2002-2003, el tamaño de la población permanece constante a través del tiempo (Figura 6E). Esta matriz proyecta que la tasa finita de incremento poblacional aumenta hasta alcanzar un valor de 0.999 (Figura 6F).



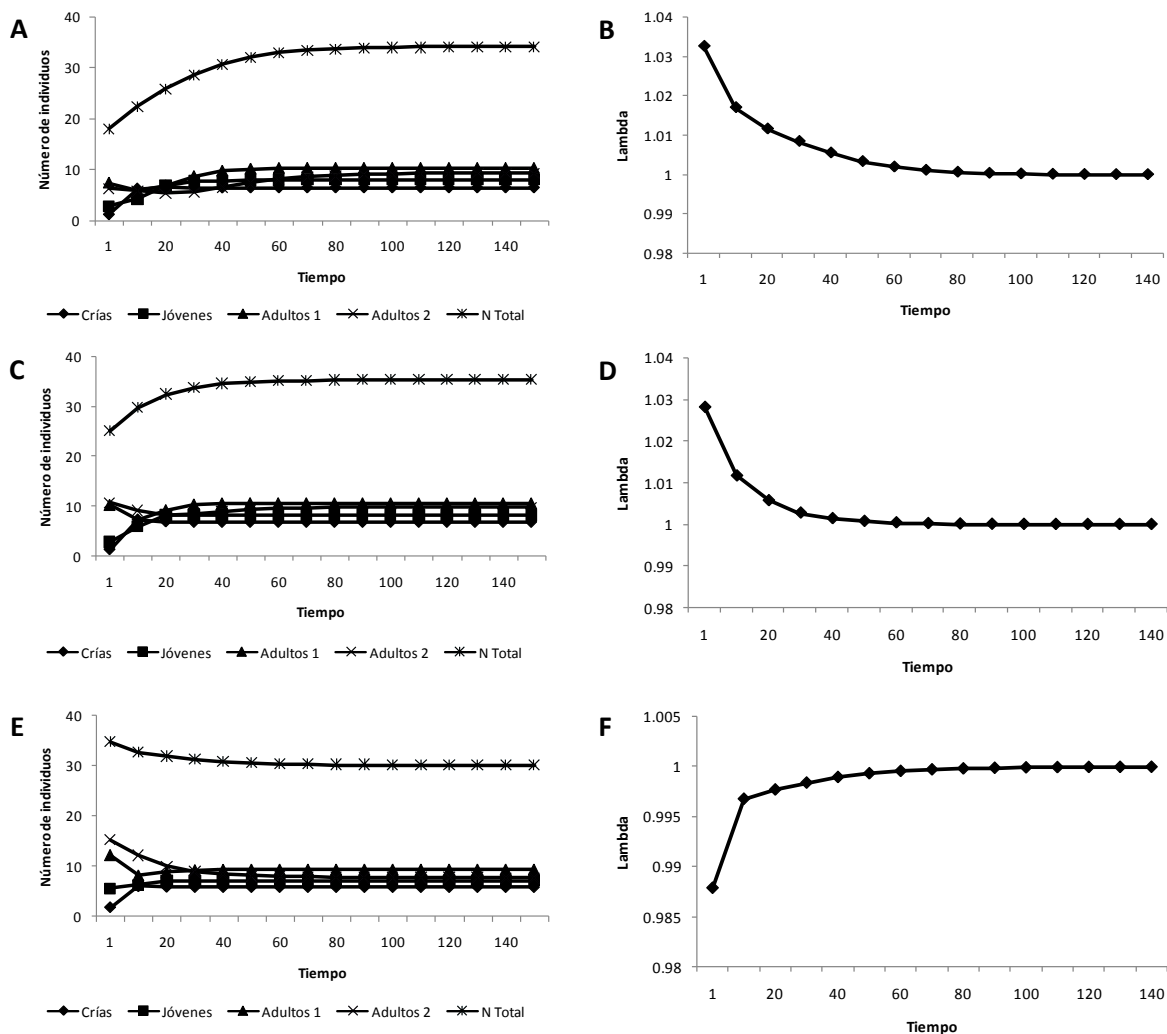


Figura 6. Proyección del cambio a través del tiempo (meses) en el número de individuos de una población de *Xenosaurus sp. nov.* y en el valor de la tasa finita de incremento poblacional (λ) de acuerdo con las matrices de transición poblacional densodependientes para los años 2001-2002 (A y B), 2002-2003 (C y D) y 2003-2004 (E y F).

Las matrices densodependientes en las que se incluyeron los pulsos reproductivos proyectaron un comportamiento en el que la abundancia poblacional fluctúa alrededor de unos valores particulares. El análisis matricial para el año 2001-2002 proyecta que con el paso del tiempo y por efecto de la densidad poblacional, la población disminuye hasta alcanzar un tamaño mínimo de aproximadamente 24 individuos. Inmediatamente después se presenta el pulso reproductivo, lo que ocasiona un aumento en el número de individuos de la población hasta un valor aproximado



de 43 individuos, a partir del cual la población comienza a disminuir nuevamente (Figura 7A). El mismo comportamiento es proyectado para el año 2002-2003 con un tamaño poblacional mínimo de aproximadamente 25 individuos y uno máximo de 45 (Figura 7B). De igual manera, el análisis para el año 2003-2004 proyecta un número mínimo de aproximadamente 24 individuos y un valor máximo de aproximadamente 37 (Figura 7C). El efecto que se observa en estas tres proyecciones es que la población decrece en los meses no reproductivos, debido a la mortalidad natural y crece en el mes en el que se producen crías. Los comportamientos promedio y a largo plazo de estas proyecciones para cada uno de los años de estudio se asemejan a los arrojados por el análisis matricial densodependiente en el que no se consideraron los pulsos reproductivos (Figura 7). En otras palabras, la población tiende a valores constantes del número de organismos (los estimados de K).

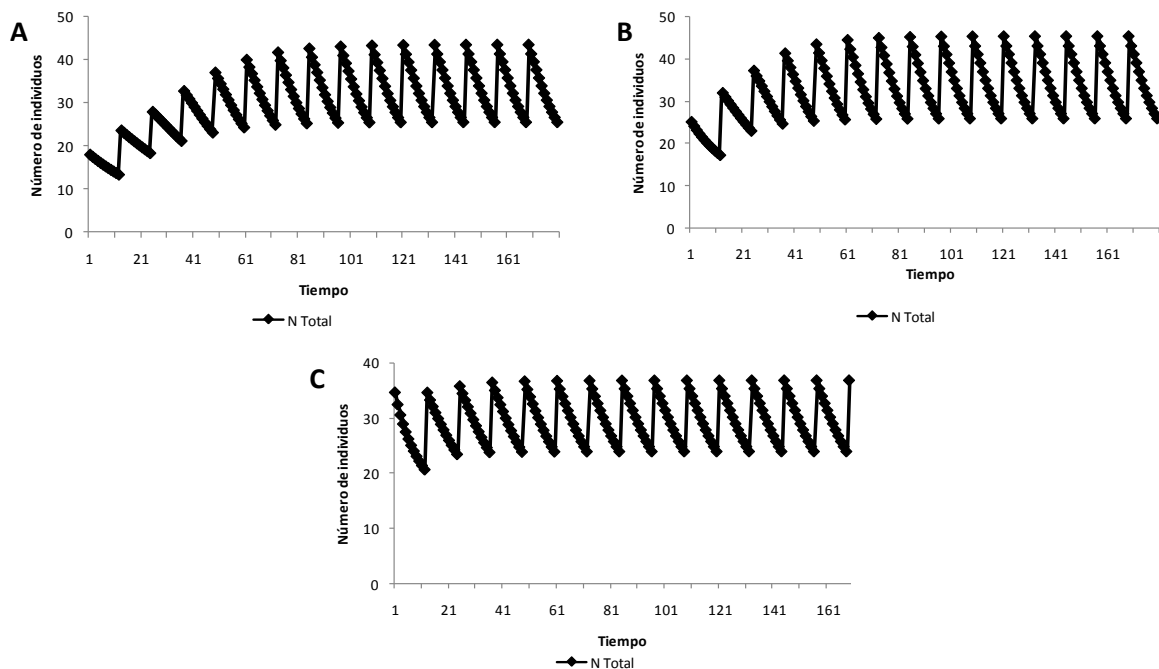


Figura 7. Proyección del cambio a través del tiempo (meses) en el número total de individuos de una población de *Xenosaurus sp. nov.* de acuerdo con las matrices de transición poblacional densodependientes que incluyen los pulsos reproductivos para los años 2001-2002 (A), 2002-2003 (B) y 2003-2004 (C).



Comparaciones entre proyecciones

Al comparar la estructura promedio mensual observada en cada año de estudio con la estructura proyectada por el modelo densoindependiente, se observaron diferencias significativas para los años 2001-2002 y 2002-2003 ($\chi^2_{2001-2002} = 8.900$, $gl = 3$, $p = 0.031$, $\chi^2_{2002-2003} = 9.947$, $gl = 3$, $p = 0.019$, Figuras 8A y 8B). Sin embargo, para el año 2003-2004 no se encontraron diferencias significativas ($\chi^2_{2003-2004} = 5.549$, $gl = 3$, $p = 0.136$, Figura 8C).

Por su parte, al comparar la estructura observada con la proyectada por los modelos densodependientes no se observaron diferencias significativas para los años 2001-2002 y 2002-2003 ($\chi^2_{2001-2002} = 2.920$, $gl = 3$, $p = 0.404$, $\chi^2_{2002-2003} = 7.134$, $gl = 3$, $p = 0.068$, Figura 8A y 8B), mientras que para el año 2003-2004 sí se observaron diferencias significativas ($\chi^2_{2003-2004} = 8.354$, $gl = 3$, $p = 0.039$, Figura 8C).

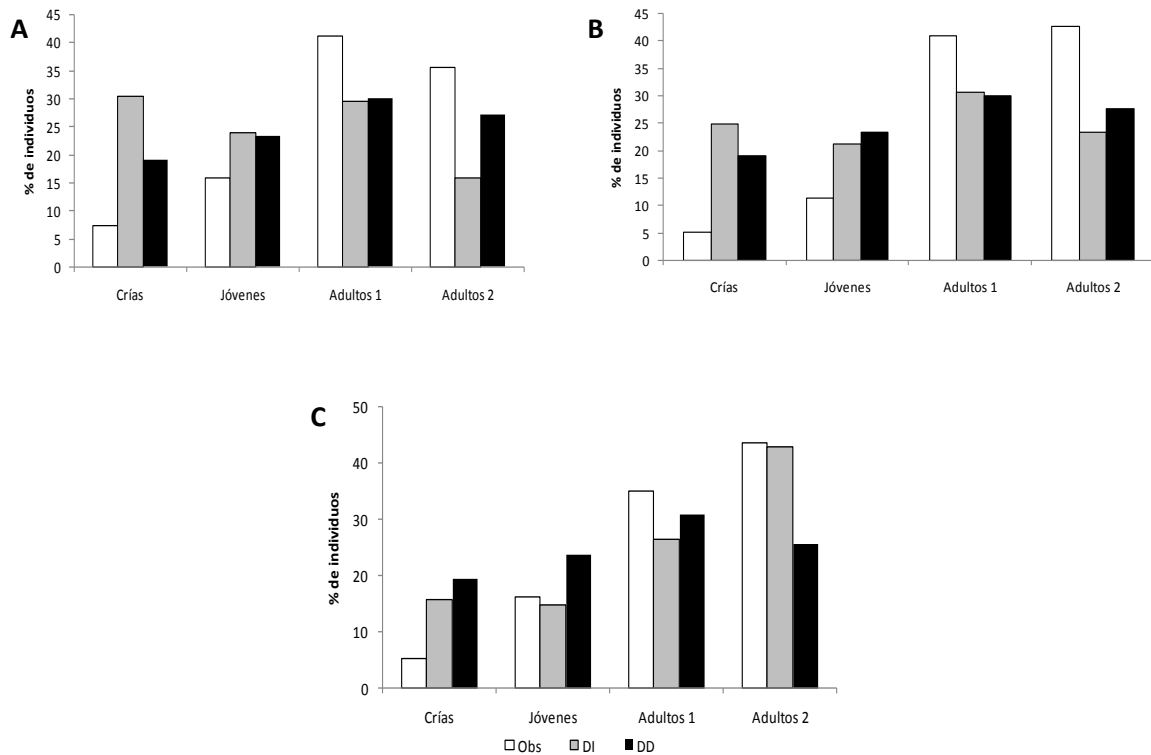


Figura 8. Porcentaje de individuos en cada categoría de talla. Las barras claras representan la estructura poblacional observada (Obs), las barras grises la estructura proyectada por los modelos densoindependientes (DI) y las oscuras aquella proyectada por los modelos densodependientes (DD) para los años 2001-2002 (A), 2002-2003 (B) y 2003-2004 (C).



DISCUSIÓN

Efecto de la densidad sobre las tasas vitales

La hipótesis de que existe un efecto importante de la densidad poblacional sobre las tasas vitales de la población estudiada de *Xenosaurus sp. nov.* fue claramente demostrada en este trabajo. Este efecto incluye una reducción en la probabilidad de supervivencia de los individuos de todas las categorías de talla a medida que aumenta el número de individuos de la población (efecto negativo). No se pudo documentar el posible efecto que la densidad podría tener sobre la fecundidad, por lo que dichos efectos potenciales no se tomaron en cuenta.

Numerosos estudios han documentado la incidencia de este fenómeno en poblaciones de animales, cuya causa principal es el aumento en la intensidad de la competencia intraespecífica por algún(os) recurso(s) limitado(s). Bajo alta densidad, los organismos deben invertir más tiempo y energía para conseguir alimento, pareja, entre otros recursos. Además, disminuye la disponibilidad de territorios adecuados, entre otras consecuencias (Nicholson 1954, Lebreton 2009). Estos estudios han consistido principalmente en evaluaciones experimentales en las que, ya sea en el laboratorio o en el campo, se manipulan los tamaños poblacionales a fin de determinar el efecto que esto tiene sobre las tasas demográficas (Van Buskirk & Smith 1991, Massot *et al.* 1992, Tinkle *et al.* 1993, Loman 2004, Harper & Semlitsch 2007, Manteuffel & Eiblmaier en prensa). Sin embargo, no existen estudios que hayan abordado este fenómeno desde la perspectiva de los experimentos de marca y recaptura en poblaciones de vertebrados y mucho menos en poblaciones de reptiles (sin embargo ver Pérez-Mendoza 2009).

Se observó también un aumento en la probabilidad de transición entre categorías de talla cuando incrementó el tamaño de la población (efecto positivo de la densidad sobre la probabilidad de transitar de una categoría a otra). Este tipo de comportamiento pocas veces ha sido documentado en la literatura (*e.g.* Pérez-Mendoza 2009). Lo que se ha observado con mayor frecuencia en estudios experimentales, ha sido una disminución en la tasa de crecimiento y desarrollo de los



individuos, asociada con un aumento en la densidad poblacional (Semlitsch 1987B, Tinkle *et al.* 1993, Karlson *et al.* 1996, Altwegg 2003, Loman 2004, Harper & Semlitsch 2007). Sin embargo, estas evaluaciones experimentales consideran los efectos que tiene la densidad a una escala individual (*i.e.* los individuos crecen a tasas bajas cuando la densidad poblacional es alta). En contraste, los resultados basados en datos de marca y recaptura reflejan lo que ocurre a una escala poblacional y no se refieren a tasas individuales de crecimiento corporal, sino a la proporción de individuos que transitan a categorías de mayor tamaño.

A escala poblacional, los fenómenos densodependientes causan una reducción en la probabilidad de supervivencia de los individuos, de manera que muchos de ellos mueren cuando hay una alta densidad. Sin embargo, sobreviven precisamente los individuos con una mayor capacidad competitiva, lo que probablemente está asociado con una mayor tasa de crecimiento (Nicholson 1954, Van Buskirk & Smith 1991). Este fenómeno ha sido descrito como un tipo particular de competencia intraespecífica conocida como competencia “contest” (Nicholson 1954), que consiste en que cuando se presentan altas densidades poblacionales, solamente algunos individuos obtienen suficientes recursos para sobrevivir, mientras que otros no. Así, los individuos pueden ser completamente exitosos o simplemente excluidos de la población a través de la muerte o de la emigración (Nicholson 1954, Hassell 1975, Bellows 1981). Bajo este marco de referencia, puede explicarse el hecho de que a medida que aumenta el tamaño de la población, también aumenta la probabilidad de crecer y transitar entre categorías, debido a que los individuos que sobreviven son aquellos capaces de obtener suficientes recursos para crecer.

Resulta de particular interés identificar los recursos por los que compiten los individuos de esta población de *Xenosaurus sp. nov.* Uno de los escenarios más probables es que las lagartijas compitan por las grietas en las que habitan. Algunos trabajos han mostrado que las especies de *Xenosaurus* suelen pasar la mayor parte del tiempo completamente dentro de las grietas (Lemos-Espinal *et al.* 2003, 2004). También se ha observado que las grietas en las que habitan poseen características particulares y diferentes a las de las grietas que aparentemente no han sido habitadas (*e.g.*, son más estrechas, de menor longitud y más profundas; Molina-Zuluaga *et al.*



datos no publicados, ver apéndice). Esta preferencia por un tipo particular de grietas sugiere que puede tratarse de un recurso limitante a partir del cual se genera competencia. Se ha sugerido que los sitios de refugio pueden constituir elementos fundamentales en los fenómenos de regulación poblacional de animales (Berryman & Hawkins 2006). Dado que este recurso no puede ser distribuido de manera homogénea entre los individuos de la población cuando es escaso, sino que más bien se distribuye de manera binaria, algunos individuos logran mantenerse protegidos en sus refugios (grietas) mientras que otros no, lo que precisamente es equivalente a una situación de competencia tipo “contest” (Berryman & Hawkins 2006). De manera que parece probable que las grietas constituyan el principal recurso que genera densodependencia en esta población.

Efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional

Los modelos demográficos densoindependientes proyectan tendencias numéricas completamente diferentes a las proyectadas por los modelos densodependientes para esta población. Estas diferencias se deben a los supuestos particulares que subyacen a ambos tipos de modelos. Los modelos densoindependientes operan bajo ciertos supuestos muy básicos, que difícilmente se cumplen en la naturaleza, por ejemplo, que las poblaciones son cerradas, que todos los individuos de un estadio particular tienen la misma probabilidad de reproducirse, que no hay supervivencia y reproducción diferencial entre genotipos, que las tasas vitales son invariables a través del tiempo y que no existen limitantes para el crecimiento poblacional (Caswell 2001).

Por otro lado, los modelos densodependientes permiten relajar algunos de los supuestos del modelo básico, pues consideran que las probabilidades de permanencia, crecimiento y fecundidad pueden variar en función del tamaño de la población, de modo que pueden existir limitaciones para el crecimiento poblacional (Caswell 2001). Esto permite construir modelos de dinámica poblacional que se acerquen más a la realidad de las poblaciones y que, por lo tanto, tengan un mayor poder predictivo.



Bajo estos supuestos, los modelos de proyección poblacional densoindependientes se comportan de manera similar al modelo exponencial de crecimiento poblacional, donde la población crece a una tasa constante sin que nada limite su tamaño, tal como se observa en los resultados de este trabajo (Figura 5). Sin embargo, los modelos densodependientes proyectan un comportamiento demográfico más parecido al sugerido por el modelo logístico de crecimiento poblacional (Verhulst 1838). Este modelo asume que la tasa de crecimiento de la población cambia con la densidad y además introduce una nueva variable conocida como la capacidad de carga (K) que representa, en términos biológicos, el máximo tamaño poblacional que el ambiente puede sostener (incluyendo recursos limitantes potenciales, como la disponibilidad de espacio, alimento y refugio, entre otros, Gotelli 2008). Matemáticamente, la capacidad de carga actúa como un atractor, de manera que cuando el tamaño de la población es inferior a K , ésta tiende a crecer acercándose a la capacidad de carga, mientras que cuando lo excede, la tasa de crecimiento poblacional se hace menor que 1.0 y en consecuencia, el tamaño de la población disminuye tendiendo de nuevo hacia K (Gotelli 2008).

El comportamiento descrito en el párrafo anterior corresponde a lo observado en los resultados de este trabajo, donde las matrices promedio mensuales densodependientes para los años 2001-2002 y 2002-2003 proyectaron un aumento en el tamaño de la población hasta alcanzar un total aproximado de 34 individuos (Figuras 6A y 6C). A partir de este tamaño, la proyección numérica de la población tendió a permanecer estable con una tasa finita de incremento poblacional igual a la unidad (Figuras 6B y 6D). De manera que para estos años (“favorables”), puede considerarse que la capacidad de carga (K) es aproximadamente igual a 34 individuos. Sin embargo, la matriz promedio mensual para el año 2003-2004 proyectó una disminución en el tamaño de la población hasta alcanzar un tamaño aproximado de 30 individuos a partir del cual tendió a permanecer constante (Figura 6E). De modo que la capacidad de carga para este año (“desfavorable”) fue de aproximadamente 30 individuos.

La variación que se observa en el comportamiento demográfico de la población a través de los años y en su capacidad de carga, puede ser un reflejo de las condiciones ambientales



predominantes en cada uno de los años de estudio. Aparentemente, los años 2001-2002 y 2002-2003 fueron relativamente buenos, en los que hubo suficientes recursos para que la población mostrara un cierto potencial de crecimiento (Figura 6A y 6C, Zamora-Abrego *et al.* en prensa). Sin embargo, el año 2003-2004 fue un año caracterizado por condiciones relativamente secas y cálidas (Zamora-Abrego *et al.* en presa); estas condiciones particulares suelen tener efectos negativos sobre la disponibilidad de alimento y sobre la temperatura del microhábitat (Sears & Angilletta 2004, Marquis *et al.* 2008), al igual que sobre la tasa metabólica de las lagartijas (Adolph & Porter 1993, 1996, Shine 2005). Es así como este año presentó condiciones desfavorables para los individuos de esta población, lo que a su vez generó una disminución en el tamaño poblacional máximo que puede ser soportado por el ambiente (*i.e.* la capacidad de carga K). Adicionalmente, este año se observó una mayor densidad promedio mensual (34.80 individuos), lo que pudo intensificar la competencia intraespecífica debido a una posible interacción entre las condiciones desfavorables y la densidad poblacional. El resultado final fue que para este año, el modelo proyectara una disminución en el tamaño poblacional hasta alcanzar una capacidad de carga menor que la de los años anteriores (Figura 6E).

Comparación entre proyecciones

Los modelos densoindependientes para los años 2001-2002 y 2002-2003 proyectaron estructuras estables por estadio que no se parecen a las estructuras observadas en esos años en la población (Figura 8), mientras que el modelo para el año 2003-2004 proyectó una estructura similar a la observada. El resultado opuesto se presentó cuando se compararon las estructuras observadas con las proyectadas por los modelos densodependientes. Los años 2001-2002 y 2002-2003 proyectaron estructuras estables por categorías similares a las observadas en la población mientras que las proyecciones para el año 2003-2004 fueron significativamente diferentes. Los resultados para los dos primeros años de este estudio (2001-2002 y 2002-2003) concuerdan con la hipótesis propuesta en este trabajo donde se esperaba que las proyecciones densodependientes se parecieran más a la estructura observada en la población. Sin embargo, los resultados para el año 2003-2004 no coinciden con esta hipótesis.



Los pocos estudios que han aplicado empíricamente matrices de proyección poblacional densodependientes han encontrado que las estructuras estables por estadios (w) proyectadas por estos modelos son más similares a las observadas en las poblaciones que las proyectadas por los modelos matriciales que no consideran los efectos de la densidad (Silva Matos *et al.* 1999, Tanner 1999, Stephens *et al.* 2002). Sin embargo, en ninguno de estos estudios se ha proyectado un comportamiento poblacional como el que se proyecta en este trabajo para el año 2003-2004 donde el tamaño inicial de la población excede a la capacidad de carga. Este periodo presentó características muy particulares, pues además de ser un año con una densidad promedio mayor, presentó condiciones climáticas desfavorables. De manera que probablemente se dio una importante interacción entre estas condiciones, lo que podría explicar una dinámica poblacional diferente. Varios estudios han mostrado que la intensidad y las consecuencias de los efectos densodependientes pueden verse modificados por condiciones climáticas adversas para la población (Lima *et al.* 2002, Brarbraud & Weimerskirch 2003, Coulson *et al.* 2008, Previtalli *et al.* 2009). Dado que los modelos matriciales densodependientes únicamente consideran los efectos de la densidad, puede ocurrir que sus proyecciones se alejen de la realidad de las poblaciones naturales, especialmente cuando existen otras variables interactuando con la densidad dando lugar a dinámicas complejas.



CONCLUSIONES

- En este estudio se demuestra que existe un efecto de la densidad poblacional sobre algunas de las tasas vitales de una población de la lagartija *Xenosaurus sp. nov.* Este efecto ocurre negativamente sobre la probabilidad de supervivencia y positivamente sobre la probabilidad de transición entre categorías de talla.
- Cuando se trasciende a la escala de la dinámica poblacional, también se observa un marcado efecto de la densidad que se manifiesta en un comportamiento poblacional muy diferente al proyectado por los modelos demográficos que no incorporan tales efectos. Los modelos densoindependientes proyectan crecimiento o decrecimiento exponencial e ilimitado, lo cual es un escenario irreal. En contraste, en los modelos densodependientes



la población tiende a una capacidad de carga de entre 30 y 34 individuos por cada 2 hectáreas.

- En ciertos años relativamente desfavorables los efectos negativos de incrementos en la densidad se vuelven más drásticos en comparación con años en los que las condiciones ambientales para estas lagartijas son mejores.
- Resulta necesario explorar cuáles son los recursos cuya disponibilidad en el sitio de estudio genera el fenómeno observado de competencia intraespecífica. Una hipótesis preliminar es que las grietas en las que habitan son el principal recurso limitante.
- Los resultados de esta investigación muestran que la densidad poblacional tiene un importante efecto sobre el comportamiento demográfico de esta población de *Xenosaurus sp nov.* y por lo tanto, es necesario incorporar este factor en evaluaciones poblacionales dirigidas a responder preguntas relacionadas con el manejo y la conservación de esta especie endémica de una pequeña región del centro de México.



LITERATURA CITADA

Adolph, S.C. & W.P. Porter. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273 – 295.

Adolph, S.C. & W.P. Porter. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267 – 278.

Akcakaya, H.R., M.A. Burgman & L.R. Ginzburg. 1999. Applied population Ecology: Principles and computer exercises using RAMAS[®] EcoLab 2.0. Sinauer Associates. Massachusetts. 285p.

Altwegg, R. 2003. Multistage density dependence in an amphibian. *Oecologia* 136: 46 - 50.

Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: Matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155 – 191.



Barbraud, C. & H. Weimerskirch. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 2111 – 2116.

Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology: From individuals to ecosystems. Fourth edition. Blackwell Publishing. 738p.

Bellows, T.S. 1981. The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology* 50: 139 – 156.

Berryman, A.A. & B.A. Hawkins. 2006. The refuge as an integrating concept in ecology and evolution. *Oikos* 115: 192 – 196.

Best, A.S., J.T. Münkemüller & J.M.J. Travis. 2007. Which species will successfully track climate change? The influence of intraspecific competition and density dependent dispersal on range shifting dynamics. *Oikos* 116: 1531 – 1539.

Bierzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that change sex. *Ecological Monographs* 52: 336 – 351.

Boyce, M.S., A.R.E. Sinclair & G. C. White. 1999. Seasonal compensation of predation and harvesting. *Oikos* 87: 419 – 426.

Brockelman, W.Y. 1969. An analysis of Density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology* 50: 632 – 644.

Brook, B.W. & C.J.A. Bradshaw. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology* 87: 1445 – 1451.

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information – theoretic approach. Second Edition. Springer – Verlag, New York.

Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. 528p.

Caswell, H. & M.C. Trevisan. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299 – 1303.

Charles, S., R. Bravo de la Parra, J.P. Mallet, H. Persat, & P. Auger. 1998. A density dependent model describing *Salmo trutta* population dynamics in an arborescent river network. Effects of dams and channelling. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences*. 321: 979 – 990.



Chatfield, C. 1996. The analysis of time series: An introduction. Fifth edition. Chapman & Hall/CRC. 333p.

Cooch, E. & G. White. 2009. Program MARK: "A gentle introduction". 7th Edition. Colorado State University.

Coulson, T., T.H.G. Ezard, F. Pelletier, G. Tavecchia, N.C. Stenseth, D.Z. Childs, J.G. Pilkington, J.M. Pemberton, L.E.B. Kruuk, T.H. Clutton-Brock & M.J. Crawley. 2008. Estimating the functional form for the density dependence from life history data. *Ecology* 89: 1661 - 1674.

Cushing, J.M. 1998. An introduction to structured population dynamics. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, Pennsylvania, USA.

de Kroon, H., A. Plaisier & J. van Groenendael. 1987. Density dependent simulation of the population dynamics of a perennial grassland species. *Hypochaeris radicata*. *Oikos* 50: 3 – 12.

Fox, W.W. 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Transactions of the American fisheries Society* 99:80 – 88.

Franco, M. & J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: An exploration of the fast- slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B.* 351:1341-1348.

Freckleton, P.P., D.M. Silva Matos, M.L.A. Bovi & A.R. Watkinson. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: The importance of density – dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846 – 858.

Fromentin, J.M. 2001. Effects of density dependent and stochastic processes on the regulation of cod populations. *Ecology* 82: 567 – 579.

Garcia, S., P. Sparre & J. Csirke. 1989. Estimating surplus production and maximum sustainable yield from biomass data when catch and effort time series are not available. *Fisheries Research* 8:13 – 23.

Garshelis, D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. In: Boitani, L. & T.K. Fuller (Eds.). *Research techniques in animal ecology, controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, pp. 111 – 164.



- Gotelli, N.J.** 2008. A primer of ecology. Cuarta edición. Sinauer. 236p.
- Govindarajulu, P., R. Altwegg & B.R. Anholt.** 2005. Matrix model investigation of invasive species control: bullfrogs on Vancouver Island. *Ecology Applied* 15: 2161 – 2170.
- Grant, A.** 1997. Selection pressures on vital rates in density-dependent populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 303 – 306.
- Gulland, J.A.** 1961. Fishing and the stocks of fish at Iceland. *Fishery investigations of London series* 2 23: 1 - 52.
- Harper, E.B. & R.D. Semlitsch.** 2007. Density dependence in the terrestrial life history stage in two anurans. *Oecología*. 153: 879 – 889.
- Hassell, M.P.** 1975. Density dependence in single species populations. *Journal of Animal Ecology* 44: 283 – 295.
- Hixon, M.A., S.W. Pacala & S.A. Sandin.** 2002. Population regulation: historical and contemporary challenges of open Vs. closed systems. *Ecology* 83: 1490 – 1508.
- Holm, J.A., C.J. Miller & W.P. Cropper Jr.** 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvest. *Biotropica* 40: 550 – 558.
- Johnson, J.B. & K.S. Omland.** 2004. Model selection in ecology and evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 101 – 108.
- Jolly, G.M.** 1965. Explicit estimates from capture – recapture data whit both death and immigration – stochastic model. *Biometrika* 52: 225 – 247.
- Karlson, R.H., T.P. Hughes, S.R. Karlson.** 1996. Density – dependent dynamics of soft coral aggregations: the significance of clonal growth and form. *Ecology*. 77: 1592 – 1599.
- King, W. & F.G. Thompson.** 1968. A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 12: 93 – 123.
- Kohler, S.L. & W.K. Hoiland.** 2001. Population regulation in an aquatic insect: The role of disease. *Ecology* 82: 2294 – 2305.



- Lande, R. S. Engen & B.-E. Saether.** 2002. Estimating density dependence in time series of age-structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*: 357: 1179 – 1184.
- Lebreton, J.D.** 2009. Assessing density – dependence: where are we left?. En: Thomson, D.L., E.G. Cooch & M.J. Conroy (Eds.). Modeling demographic processes in marked populations. Springer US. pp 19 – 13.
- Lebreton, J.D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson.** 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with cases studies. *Ecological Monographs* 62: 67 – 118.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith & R.E. Ballinger.** 2003. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob scaled lizard from Oaxaca, México. *Journal of Herpetology* 37: 192 – 196.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, & R. E. Ballinger.** 2004. Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* 25: 204–210.
- Lima, M., N.C. Stenseth & F.M. Jaksic.** 2002. Population dynamics of a South American rodent: Seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2579 – 2586.
- Loman, R.** 2004. Density regulation in tadpoles of *Rana temporaria*: a full pond field experiment. *Ecology* 85: 1611 – 1618.
- Manteuffel, V.M. & M. Eiblmaier.** Density dependent processes during the juvenile stage in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology*, En prensa.
- Marquis, O., M. Massot & J.F. Le Galliard.** 2008. Intergenerational effects in climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology* 89: 2575 – 2583.
- Mashanova, A., A.C. Gange & V.A.A. Jansen.** 2008. Density dependent dispersal may explain the mid-season crash in some aphid populations. *Population Ecology* 50: 285 – 292.
- Massot, M., J. Clobert, T. Pilorge, J. Lecomte & R. Barbault.** 1992. Density dependence in the common lizard: Demographic consequences of a density manipulation. *Ecology* 73: 1742 – 1756.



McIntosh, R.P. 1985. The background of ecology: concept and theory. Cambridge University Press. Cambridge. UK.

Metcalf, C.J.E. & S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. *TRENDS in Ecology & Evolution* 22: 205 – 212.

Murdoch, W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271 – 287.

Nichols, J.D., J.R. Sauer, K.H. Pollock & J.B. Hestbeck. 1992. Estimating transition probabilities for stage – based population projection matrices using capture – recapture data. *Ecology* 73: 306 – 312.

Nicholson, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9 – 65.

Osho, J.S.A. 1995. Optimal sustainable harvest models for a Nigerian tropical rain forest. *Journal of environmental management* 45: 101 – 108.

Pérez-Mendoza, H.A. 2009. Demografía comparada de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: Integrando la densidad en la dinámica poblacional mediante un enfoque matricial. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Previtali, M.A., M. Lima, P.L. Meserve, D.A. Kelt & J.R. Gutiérrez. 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90: 1996 – 2006.

Rojas-González, R.I., C.P. Jones, J.J. Zúñiga-Vega & J.A. Lemos-Espinal. 2008. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): A comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* 29: 245 – 256.

Royama, T. 1977. Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs* 47:1 – 35.

Schaefer, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission* 1: 27 – 56.



- Sears, M.W. & M.J. Angilletta.** 2004. Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. *Integrative and Comparative Biology* 44: 433 – 442.
- Seber, G.A.F.** 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 13 – 26.
- Semlitsch, R.D.** 1987A. Density – dependent growth and fecundity in the paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*. 68: 1003 – 1008.
- Semlitsch, R.D.** 1987B. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: effects of density, food and pond drying. *Ecology*. 68: 994 – 1002.
- Shine, R.** 2005. Life – history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 23 – 46.
- Silva Matos, D.M., R.P. Freckleton & A.R. Watkinson.** 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635 – 2650.
- Silvertown, J., M. Franco & E. Menges.** 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591 – 597.
- Stephens, P.A., F. Frey-Roos, W. Arnold y W.J. Sutherland.** 2002. Model complexity and population predictions. The alpine marmot as a case study. *Journal of Animal Ecology* 71:343 – 361.
- Tanner, J.E.** 1999. Density dependent population dynamics in clonal organisms: A modeling approach. *Journal of Animal Ecology* 68: 390 – 399.
- Tinkle, D.W.** 1967. The life and demography of the sideblotched lizard. *University of Michigan Museum Zoology Miscellaneous Publications* 132: 1 – 182.
- Tinkle, D.W., A.E. Dunham & J.D. Congdon.** 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long term study. *Ecology* 74: 2413 – 2429.
- Tuda, M. & K. Shima.** 2002. Relative importance of weather and density dependence on the dispersal and on-plant activity of the predator *Orius minutus*. *Population Ecology* 44: 251 – 257.



Turnich, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*: 344: 660 – 663.

Valverde, T. & J. Silvertown. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology* 85: 193 – 210.

Van Buskirk, J. & D.C. Smith. 1991. Density-dependent population regulation in a Salamander. *Ecology* 72: 1747 – 1756.

Van Tienderen, P. H. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology* 81: 666 – 679.

Verhulst, P.F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques* 10: 113 – 121.

Wang, G., N.T. Hobbs, S. Twombly, R.B. Boone, A.W. Illius, I.J. Gordon & J.E. Gross. 2009. Density dependence in northern ungulates: Interactions with predation and resources. *Population Ecology* 51: 123 – 132.

White, G.C. & K.P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120 – S138.

Yearsley, J.M., D. Fletcher & C. Hunter. 2003. Sensitivity analysis of equilibrium population size in a density – dependent model for short – tailed shearwaters. *Ecological Modelling* 163: 119 – 129.

Zamora-Abrego, J. G. 2004. Historia Natural, Biología Reproductiva, Hábitos Alimentarios y Área de Actividad de una Población de *Xenosaurus platyceps*, al Noreste del Estado de Querétaro, México. M.Sc. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, 604 Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México.

Zamora-Abrego, J.G., J.J. Zúñiga-Vega & A. Nieto-Montes de Oca. 2007. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41: 630 – 637.

Zamora-Abrego, J.G., Y. Chang, J.J. Zúñiga-Vega, A. Nieto-Montes de Oca & J.B. Johnson. Demography of a knob-scaled lizard in northeastern Querétaro, México. *Herpetologica*, En prensa.



Zamudio, R.S., J. Rzedowski, E. Carranza, & G.C. De Rzedowski. 1992. La Vegetación del Estado de Querétaro (Panorama Preliminar). Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.

Zúñiga-Vega, J.J., T. Valverde, R.I. Rojas-González & J.A. Lemos-Espinal. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2007: 324 – 335.



APÉNDICE:

DIFERENCIAS EN EL USO DE GRIETAS POR *Xenosaurus sp. nov.* EN CUATRO ZONAS DE LA LOCALIDAD DE TILACO EN EL ESTADO DE QUERÉTARO

Introducción

La selección de hábitat es un proceso en el que los organismos eligen recursos espaciales de entre los que se encuentran disponibles en el ambiente. Este proceso depende de numerosos factores relacionados con la estructura física del ambiente y también de aspectos relacionados con la fisiología del organismo y la presencia de otros recursos importantes para el mismo (Garshelis 2000). La familia Xenosauridae (Reptilia: Squamata) cuenta solamente con un género (*Xenosaurus*) cuyas especies se distribuyen a lo largo de la Sierra Madre Oriental y de la Sierra Madre Sur de México con una subespecie que se extiende hasta Guatemala (Zamora-Abrego *et al.* 2007). Todas las especies de este género son habitantes estrictas de grietas de rocas y rara vez son encontradas fuera de las mismas (King & Thompson 1968). Sin embargo, existe poca información con respecto a las características particulares de las grietas que las lagartijas prefieren habitar. El objetivo de este trabajo es caracterizar las grietas usadas por la lagartija *Xenosaurus sp. nov.* en cuatro zonas de la localidad de Tilaco en el estado de Querétaro. Se busca responder las siguientes preguntas: 1) ¿Existen diferencias entre las grietas de las diferentes zonas de la localidad? 2) ¿Existen diferencias entre las grietas habitadas y no habitadas por las lagartijas? 3) ¿Qué características de las grietas están generando esas diferencias?

Métodos

El estudio se realizó en una parcela de dos hectáreas en la localidad de Tilaco que se encuentra al NE del estado de Querétaro en una zona de transición entre bosque de encino y bosque tropical subperennifolio a 1180 msnm (21°10'N, 99°10'W). En esta localidad se encuentra una población de *Xenosaurus sp. nov.*, una especie aún no descrita para la que se cuenta con datos de marca y recaptura por un periodo de tres años (julio de 2001 a octubre de 2004). La parcela de estudio se



dividió en cuatro zonas que exhibían cierta independencia y dentro de las cuales no se presentaba intercambio de individuos. Dentro de cada zona se eligió un número representativo de grietas considerando si eran habitadas o no habitadas por las lagartijas. A cada grieta se le midió la profundidad (cm), la altura con respecto al suelo (cm), el ancho de la abertura (cm), la longitud de la misma (cm), la pendiente con respecto a la horizontal (°) y el porcentaje de cobertura del dosel (%).

Con el fin de determinar si existían diferencias significativas entre las zonas y los tipos de grietas se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA). Donde se tuvieron dos factores: la zona y el tipo de grieta (habitada o no habitada) además de seis variables respuesta: profundidad, altura, ancho, longitud, pendiente y porcentaje de cobertura del dosel. Para caracterizar las grietas de cada una de las zonas de la parcela y de los diferentes tipos de grietas (habitadas y no habitadas) se realizó un análisis discriminante (DA) para cada uno de los factores por separado.

Resultados

En total se registraron datos para 133 grietas, 65 estuvieron habitadas por lagartijas y 68 fueron no habitadas. El MANOVA mostró que existen diferencias significativas en el conjunto de características que describen las grietas de las diferentes zonas de la parcela al igual que en el conjunto de características que describen las grietas habitadas y no habitadas (Tabla I).

Tabla I. Resultados del análisis de varianza multivariado (MANOVA) para posibles diferencias en el conjunto de características que describen las grietas habitadas y no habitadas por *Xenosaurus sp. nov.* y las grietas de las diferentes zonas de una parcela ubicada en la localidad de Tilaco.

Efecto	Test	Valor	F	GL Efecto	GL Error	p
Zona	Wilks	0.7231	2.29	18	339.8965	0.0022
Tipo grieta	Wilks	0.6269	11.90	6	120.0000	0.0000
Zona*Tipo grieta	Wilks	0.7940	1.60	18	339.8965	0.0568

Para determinar cuáles son las características que están causando esas diferencias se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para cada una de las variables respuesta. Estos análisis mostraron



que existen diferencias significativas en el ancho de la grieta entre las zonas y entre los tipos de grietas. También se observaron diferencias significativas en el ancho de la grieta en al menos una de las combinaciones entre zona y tipo de grieta y las demás (Tabla II). De igual manera, se observaron diferencias significativas en la longitud de las grietas habitadas y las no habitadas por *Xenosaurus sp. nov.* (Tabla III). Las grietas no habitadas por las lagartijas poseen aberturas más anchas y son más largas que las grietas habitadas (Figura I). No se observaron diferencias significativas entre las zonas ni entre los tipos de grieta para las otras variables respuesta.

Tabla II. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) para las posibles diferencias en el ancho de la abertura entre las grietas habitadas y no habitadas por *Xenosaurus sp. nov.* y entre las grietas de las diferentes zonas de una parcela en la localidad de Tilaco.

<i>Efecto</i>	<i>GL</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Zona	3	17.5119	5.8373	2.9585	0.0350
Tipo grieta	1	64.1984	64.1984	32.5377	0.0000
Zona*Tipo grieta	3	26.6115	8.8705	4.4959	0.0049
Error	125	246.6304	1.9730		
Total	132	356.3956			

Tabla III. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) para las posibles diferencias en la longitud entre las grietas habitadas y no habitadas por *Xenosaurus sp. nov.* y entre las grietas de las diferentes zonas de una parcela en la localidad de Tilaco.

<i>Efecto</i>	<i>GL</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Zona	3	1302.96	434.32	1.7216	0.1659
Tipo grieta	1	5534.20	5534.20	21.9365	0.000007
Zona*Tipo grieta	3	1350.71	450.24	1.7847	0.153501
Error	125	31535.32	252.28		
Total	132	40577.23			



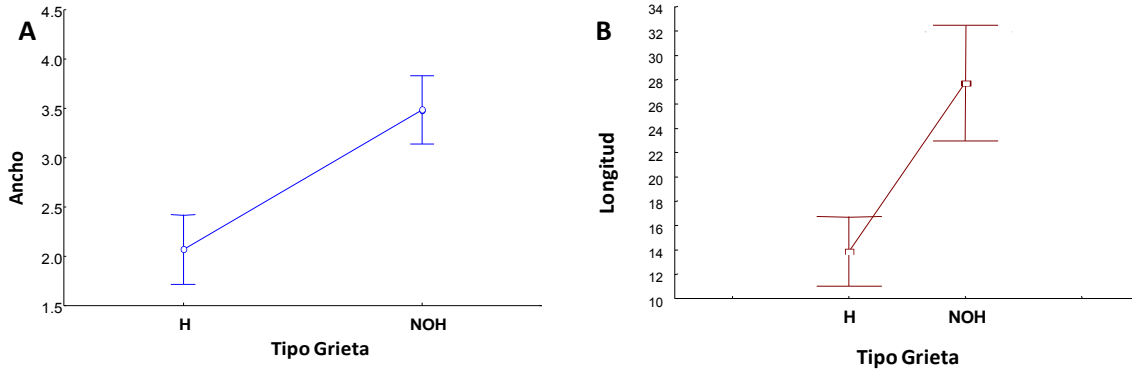


Figura 1. Diferencia de medias en el ancho de la abertura (A) y en la longitud de la grieta (B) entre las grietas habitadas (H) y las grietas no habitadas (NOH) por *Xenosaurus sp. nov.* en una parcela en la localidad de Tilaco.

El análisis discriminante (DA) para cada uno de los factores de interés (zona y tipo de grieta) permitió identificar las características que mejor discriminan las grietas entre las zonas y los tipos de grieta. El análisis mostró que la altura de la grieta es una variable importante a partir de la cual podría discriminarse entre las diferentes zonas (Tabla IV). Se obtuvieron tres raíces canónicas, pero únicamente la primera fue significativa. Los coeficientes estandarizados muestran que la primera raíz canónica está cargada positivamente por la altura y la longitud y negativamente por la profundidad de las grietas (Tabla V).

Tabla IV. Resultados del análisis discriminante (DA) donde se muestran las características que mejor discriminan las grietas entre las diferentes zonas de una parcela en la localidad de Tilaco.

	Wilks Lambda	Partial Lambda	F-remove (3.124)	P level	Toler	1-Toler
Profundidad	0.7982	0.9503	2.1624	0.0958	0.7922	0.2078
Altura	0.8225	0.9222	3.4866	0.0179	0.8893	0.1107
Ancho	0.7894	0.9608	1.6841	0.1738	0.9121	0.0879
Longitud	0.8003	0.9478	2.2773	0.0829	0.8838	0.1162
Pendiente	0.7850	0.9663	1.4430	0.2335	0.9650	0.0350
% Cobertura	0.8025	0.9452	2.3945	0.0715	0.9958	0.00141



Tabla V. Coeficientes estandarizados de las raíces canónicas producto del análisis discriminante de las grietas entre las diferentes zonas de una parcela en la localidad de Tilaco.

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3
Profundidad	-0.6089	-0.0434	-0.1474
Altura	0.7202	-0.0017	-0.1149
Ancho	-0.4655	-0.2245	0.5875
Longitud	0.5087	-0.3908	0.6738
Pendiente	-0.3824	0.3440	0.3129
% Cobertura	0.1845	0.7653	0.4628
Eigenvalue	0.2026	0.0889	0.0067
Cum. Prop.	0.6794	0.9775	1.0000

Al graficar el promedio de los scores de las dos primeras variables canónicas para cada zona obtuvimos que las zonas 2, 3 y 4 tienden a tener grietas con mayores alturas, mayores longitudes y menores profundidades que las zona 1 (Figura II).

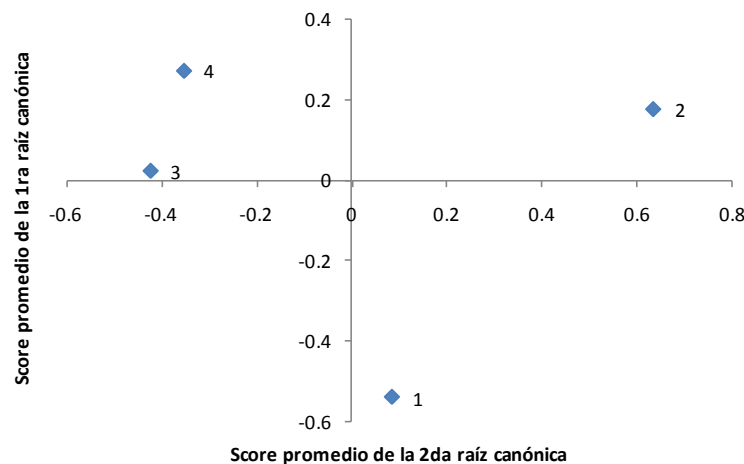


Figura II. Promedio de los scores de las dos primeras variables canónicas para cada una de las zonas en una parcela en la localidad de Tilaco.

El análisis discriminante (DA) para los diferentes tipos de grieta mostró que la profundidad, el ancho y la longitud son variables importantes a partir de las cuales es posible discriminar entre las grietas habitadas y no habitadas por las lagartijas (Tabla VI). Se obtuvo una sola raíz canónica que explica significativamente las diferencias entre las grietas habitadas y las no habitadas. Sus



coeficientes estandarizados muestran que está cargada positivamente por el ancho y la longitud de las grietas (Tabla VII).

Tabla VI. Resultados del análisis discriminante (DA) donde se muestran las características que mejor discriminan entre las grietas habitadas y no habitadas por *Xenosaurus sp. nov.* en una parcela en la localidad de Tilaco.

	<i>Wilks Lambda</i>	<i>Partial Lambda</i>	<i>F-remove (1.126)</i>	<i>P level</i>	<i>Toler</i>	<i>1-Toler</i>
<i>Profundidad</i>	0.6697	0.9572	5.6303	0.0192	0.7822	0.2177
<i>Altura</i>	0.6415	0.9992	0.0906	0.7638	0.9213	0.0787
<i>Ancho</i>	0.8155	0.7860	34.3043	0.0000	0.8823	0.1176
<i>Longitud</i>	0.7929	0.8084	29.8496	0.0000	0.8555	0.1445
<i>Pendiente</i>	0.6449	0.9939	0.7738	0.3807	0.9622	0.0378
<i>% Cobertura</i>	0.6537	0.9806	2.4912	0.1170	0.9961	0.0039

Tabla VII. Coeficientes estandarizados de la raíz canónica producto del análisis discriminante de los diferentes tipos de grietas en una parcela en la localidad de Tilaco.

	Raíz 1
<i>Profundidad</i>	-0.3903
<i>Altura</i>	-0.0466
<i>Ancho</i>	0.8219
<i>Longitud</i>	0.7897
<i>Pendiente</i>	0.1329
<i>% Cobertura</i>	-0.2328
<i>Eigenvalue</i>	0.5600
<i>Cum. Prop.</i>	1.0000

Con el fin de determinar de manera más clara las características de ambos tipos de grietas, se realizó una prueba de *t* utilizando los scores tanto de las grietas habitadas como de las no habitadas. Se encontraron diferencias significativas entre los scores de ambos tipos de grietas ($t = -8.5651$, $gl = 131$, $p = 2.5673 \times 10^{-14}$, Figura III). Dado que las grietas habitadas presentan scores más bajos y considerando que la primera raíz canónica está cargada positivamente por el ancho y la longitud es posible concluir que las grietas habitadas presentan anchos y longitudes menores a los de las grietas no habitadas. Del mismo modo, dado que la primera raíz canónica está cargada por



la profundidad, se puede concluir que las grietas habitadas son más profundas que las no habitadas.

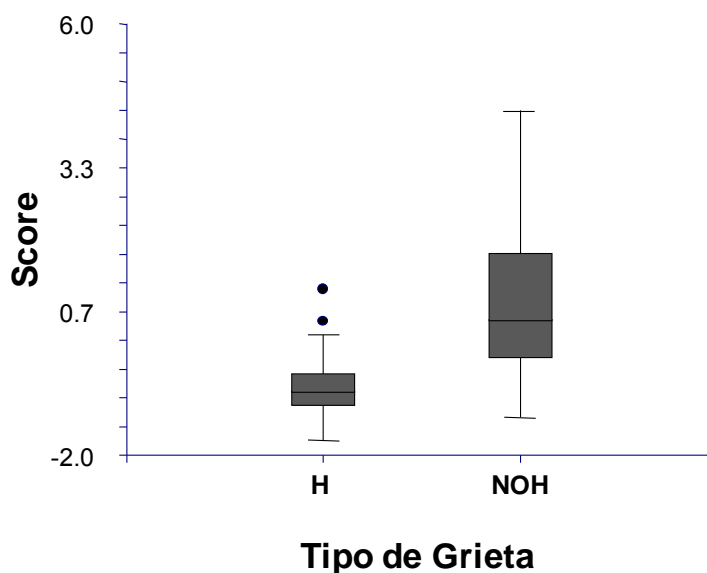


Figura III. Scores de la primera variable canónica tanto para las grietas habitadas (H) y no habitadas (NOH) por *Xensoaurus sp. nov.* en una parcela en la localidad de Tilaco.

Discusión

Estos resultados sugieren que existen diferencias entre las grietas disponibles en las diferentes zonas de la localidad de Tilaco. Estas diferencias se deben principalmente a la altura, la longitud y la profundidad de las grietas, aunque únicamente la altura está variando significativamente. Las grietas de la zona 1 tienden a diferir de las demás zonas en altura, longitud y profundidad. Esto puede deberse a la topografía particular del terreno y puede además verse reflejado en el uso de las grietas por las lagartijas en esta zona.

De la misma manera, se encontraron diferencias significativas entre las grietas habitadas y las grietas no habitadas. Estas diferencias se ven representadas principalmente en diferentes profundidades, longitudes y anchos de grietas. De acuerdo a esto, la lagartijas de *Xensoaurus sp. nov.* prefieren habitar en grietas con anchos y longitudes menores y con mayores profundidades.



Estas características pueden estar relacionadas con una mayor capacidad de termorregulación para los organismos que habitan en ellas o también con una mayor habilidad para escapar de los depredadores. Dado que las grietas de la zona 1 tienden a ser más profundas y a tener menor longitud, es probable que en esta zona haya una mayor disponibilidad de grietas habitables por las lagartijas que en las otras zonas.

