



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

ANÁLISIS DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE
DOS ESPECIES DE LAGARTIJAS SIMPÁTRIDAS
(*ASPIDOSCELIS TIGRIS* Y *UTA STANSBURIANA*)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

ROLANDO JONATHAN MACEDA CRUZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

COMITÉ TUTORAL: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

MÉXICO, D.F.

MARZO, 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

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

OFICIO FCIE/DEP/095/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de septiembre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **MACEDA CRUZ ROLANDO JONATHAN** con número de cuenta **508010741** con la tesis titulada "**Análisis de la dinámica poblacional de dos especies de lagartijas simpátricas (*Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA:**

Presidente: DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ
Vocal: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER
Secretario: DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA
Suplente: DRA. NORMA LETICIA MANRIQUEZ MORAN
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 22 de febrero de 2010.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/grf*

Agradecimientos

Este trabajo de investigación se realizó gracias al apoyo del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al financiamiento económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Agradezco profundamente la paciencia, amistad, enseñanza y grata compañía del Dr. José Jaime Zúñiga Vega, quien dirigió esta tesis. Gracias por hacer de las cosas incomprensibles cosas ordinarias, y gracias por ser un equipo con nosotros.

Mil gracias a la Dra. María Teresa Valverde Valdés, por el seguimiento y crítica constructiva de esta tesis. Sin duda tus conocimientos nos guiaron en momentos críticos y extendieron el alcance de esta tesis. Gracias por combinar tan maravillosamente la severidad con la gentileza.

Gracias especiales al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por la confianza depositada en nosotros para el análisis de los datos. Gracias también por contribuir con tu experiencia a la realización de este trabajo.

Agradezco también a la Dra. Norma Leticia Manríquez Morán y al Dr. Enrique Martínez Meyer, quienes revisaron y enriquecieron el manuscrito de este trabajo. Gracias por su tiempo e interés.

El Dr. Orlando Cuellar Q. P .D., merece un reconocimiento especial por el constante trabajo de campo del cual se originaron los valiosos datos utilizados en este y otros trabajos.

Quiero expresar mi gratitud a todo el equipo de alumnos de Jaime: Claus O, Fernanda, Mariana, Ana Laura, Yazmín, Alejandro, Leti, Jimena, Yuri y en especial a Hibra y Claus M, porque sin su apoyo, camaradería y comentarios el camino hubiera sido más pesado. Junto a todos ustedes he pasado momentos divertidos y muy gratos.

Gracias a todo el personal del Laboratorio Especializado de Ecología y Recursos Naturales, Tere, Irene, Consuelo, Jaime, Mariana y Pedro, por las facilidades y apoyo brindados durante mi formación.

Gracias al Dr. Jack Sites Jr. por recibirme y otorgarme todo el respaldo necesario para examinar el material herpetológico de Universidad Brigham Young, Utah, E.U. y de Bean Life Science Museum. Gracias también al Dr. Dan G. Mulcahy por su apoyo incondicional y grata compañía.

Un agradecimiento especial a la Universidad de Utah, Universidad Berkley California, Universidad de Kansas, Universidad Brigham Young, al Museo de Historia Natural de Utah, por permitirme el acceso y revisión de ejemplares de *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*.

De manera muy especial quiero agradecer la amabilidad y el afecto que mostraron desde el primer minuto los integrantes de la Familia Lee: Jared, Heather, Emily y los pequeños Amber, Nathan y Kira, quienes sin conocernos, nos abrieron las puertas de su

hogar (a Hibra y a mi) durante nuestra estancia en Utah. Ustedes nos ofrecieron su amistad de manera incondicional y estoy muy agradecido por ello.

Sin nombrarlos individualmente, agradezco a todos mis compañeros y amigos de tiempo atrás quienes de muchas maneras fueron y siguen siendo inspiración y aliento en muchos aspectos de mi vida, a pesar de la distancia, gracias a todos.

Uri, Anahí, Christopher, Bere, Tona, Alberto, Iván, Anilú, Laura, Cyntia y Carlos, gracias por las cenas y charlas nocturnas que sirvieron miles de veces como momentos gratos de relajación y/o reventón.

Oscar y Juan, mis amigos de toda la vida. Juntos aprendimos, algunas veces por la buena y algunas por la mala. Gracias porque mi formación personal repercute directamente en mi formación académica.

Gracias infinitas a mis suegros, quienes en todo momento han visto por mi familia cuando estoy presente, y sobre todo, cuando por razones de trabajo me encuentro lejos. Su apoyo merece el más grande de los reconocimientos.

Gracias a mis hermanos Gonzalo, Elizabeth y Christian, por los buenos y malos momentos, por su compañía y su apoyo, Dios los bendiga.

Es imposible expresar por este medio mi gratitud hacia las personas que me han dado la vida. Ustedes son la razón por la cual yo he alcanzado esta meta. Gracias por dejarme levantar con mis propios medios cuando pude, y por tenderme la mano cuando mis esfuerzos fueron insuficientes. Gracias papá, gracias mamá.

Con todo mi amor agradezco y dedico este logro a mi pequeña familia:

A pesar de la multitud de gente que ha contribuido a este trabajo, no hay nadie más importante que tú Sandra. Con cada detalle, desde el grano de sal extra en mi plato hasta la oración de los viajes nocturnos, has transformado mi vida. Con tu infinito apoyo y ternura, guías mi vida, cuidas de mí y con tu amor le das un nuevo significado a mi concepto de felicidad. Eres el medio que me convierte de un hombre ordinario a un hombre increíblemente afortunado.

Danna Paola Maceda Reyes, a pesar de tu corta edad, eres el pilar que sostiene mi existir. Mi mundo gira, sufre, goza y se me voltea sólo por ti. Ser tu papá es el más hermoso de los privilegios, te amaré y protegeré por siempre, sin abrazo de oso, lo juro.

El único que pudo hacer que todo lo anterior ocurriera es Dios. Gracias Señor, por el camino, por la gente, por el amor... Gracias.

“No hay nadie menos afortunado que el hombre a quien la adversidad olvida,
pues no tiene oportunidad de ponerse a prueba”

Lucio Anneo Séneca

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	4
Antecedentes	6
Demografía	6
Estudios Demográficos en Animales	9
Estudios Demográficos en Reptiles	12
Modelos Poblacionales Matriciales	17
Objetivos	22
Objetivo General	22
Objetivos Particulares	22
Hipótesis	22
Especies Estudiadas	24
Área de Estudio	25
Métodos	29
Sección 1. Experimentos de Marcaje y Recaptura	29
Sección 2. Modelaje de la Dinámica Poblacional	30
Estimaciones de Fecundidad	31
Estimaciones de Supervivencia	34
Matrices Anuales de Proyección Poblacional	37

Simulaciones Estocásticas	42
Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida	44
Resultados	46
Estimaciones de Fecundidad	46
Estimaciones de Supervivencia	47
Matrices Anuales de Proyección Poblacional	50
Simulaciones Estocásticas	62
Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida	63
Discusión	68
Fecundidad	68
Supervivencia	70
Dinámica Poblacional	73
Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de vida	74
Variación Temporal en λ	76
Matrices Promedio y Simulaciones Estocásticas	77
Estrategias Demográficas	80
Limitantes Inherentes a los Métodos	82
Conclusiones	84
Literatura Citada	85

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Sitio de estudio	27
Figura 2. Paisaje de zona de estudio	27
Figura 3. Variación interanual en precipitación y temperatura	28
Figura 4. Variación mensual de temperatura promedio	28
Figura 5. Diagrama de ciclo de vida de <i>Aspidoscelis tigris</i>	37
Figura 6. Diagrama de ciclo de vida de <i>Uta stansburiana</i>	38
Figura 7. Relación longitud hocico-cloaca (LHC) –número de huevos en <i>A. tigris</i>	46
Figura 8. Relación longitud hocico-cloaca (LHC) –número de huevos en <i>U. stansburiana</i>	47
Figura 9. Variación interanual en la supervivencia de <i>Aspidoscelis tigris</i>	49
Figura 10. Variación interanual en la supervivencia de <i>Uta stansburiana</i>	50
Figura 11. Variación interanual de λ en <i>Aspidoscelis tigris</i>	53
Figura 12. Variación interanual de λ en <i>Uta stansburiana</i>	53
Figura 13. Gráfica de elasticidades por proceso demográfico en <i>Aspidoscelis tigris</i>	58
Figura 14. Gráfica de elasticidades por categoría de talla en <i>Aspidoscelis tigris</i>	58
Figura 15. Gráfica de elasticidades por proceso demográfico en <i>Uta stansburiana</i>	59

Figura 16. Gráfica de elasticidades por categoría de talla en <i>Uta stansburiana</i>	59
Figura 17. Triángulo demográfico	61
Figura 18. Gráfica de contribuciones de los procesos demográficos a la variación interanual en λ en <i>Aspidoscelis tigris</i>	64
Figura 19. Gráfica de contribuciones de las fases del ciclo de vida a la variación interanual en λ en <i>Aspidoscelis tigris</i>	64
Figura 20. Gráfica de contribuciones de los procesos demográficos a la variación interanual en λ en <i>Uta stansburiana</i>	65
Figura 21. Gráfica de contribuciones de las fases del ciclo de vida a la variación interanual en λ en <i>Uta stansburiana</i>	65
Figura 22. Contribuciones de cada categoría y cada proceso demográfico a la variación interanual en λ en <i>Aspidoscelis tigris</i>	66
Figura 23. Contribuciones de cada categoría y cada proceso demográfico a la variación interanual en λ en <i>Uta stansburiana</i>	67
Tabla 1. Modelos de supervivencia	48
Tabla 2. Matrices de proyección poblacional de <i>Aspidoscelis tigris</i>	51
Tabla 3. Matrices de proyección poblacional de <i>Uta stansburiana</i>	52
Tabla 4. Matrices de elasticidad de <i>Aspidoscelis tigris</i>	56
Tabla 5. Matrices de elasticidad de <i>Uta stansburiana</i>	57
Apéndice A. Matrices anuales de sensibilidad de <i>A. tigris</i>	104
Apéndice B. Matrices anuales de sensibilidad de <i>U. stansburiana</i>	105



RESUMEN

Las características demográficas de las poblaciones en la naturaleza pueden ser drásticamente diferentes entre especies que coexisten en un mismo ambiente. El objetivo general de esta investigación fue modelar de manera comparada la dinámica poblacional de dos especies de lagartijas filogenéticamente distantes (*Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*) y que sin embargo viven en simpatria en una región montañosa al oeste del estado de Utah, E.U. Se analizaron datos de captura, marcaje y recaptura, obtenidos en un intervalo de tiempo de diez años (1976-1986). Se utilizaron procedimientos de máxima verosimilitud y matrices de proyección poblacional. La variabilidad interanual en la precipitación y temperatura se correlacionó con la variación temporal en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de ambas especies. Adicionalmente, se realizaron simulaciones que integraron la variabilidad demográfica observada y que proyectaron numéricamente a las poblaciones a largo plazo para estimar su potencial de permanencia bajo un escenario estocástico.

Se registró variación interanual en el potencial de crecimiento poblacional de ambas especies. El escenario más verosímil para la población de *A. tigris* fue aquel en el que existe variación entre años solamente en la supervivencia de la categoría de adultos de mayor tamaño. Por otro lado, para el caso de la población de *U. stansburiana*, la supervivencia varía en el tiempo únicamente en la categoría de los adultos pequeños. Los valores de λ de *A. tigris* fueron significativamente distintos de uno cuando la temperatura media anual fue demasiado alta. Para *U. stansburiana* los valores de λ difirieron de la unidad en años con mucha precipitación y baja temperatura. El comportamiento poblacional estuvo estrechamente relacionado con la supervivencia de los adultos en ambas especies. En *A. tigris* el proceso demográfico con mayor impacto sobre λ fue la permanencia (supervivencia sin crecimiento), mientras que en *U. stansburiana* fue la reproducción. Las simulaciones estocásticas proyectan decrementos



poblacionales para *A. tigris* e incrementos para *U. stansburiana*. En general, los resultados de esta investigación indican claramente que *A. tigris* y *U. stansburiana* responden demográficamente de manera diferente a las variaciones ambientales interanuales, tal como podría esperarse de dos especies muy lejanas filogenéticamente.

**ABSTRACT**

Demographic traits of populations in nature might be drastically different between species that coexist in a single environment. The main objective of this research was to model, in a comparative framework, the population dynamics of two distantly-related lizard species (*Aspidoscelis tigris* and *Uta stansburiana*) that occur in sympatry in a mountain region in western Utah, USA. I analyzed capture-mark-recapture data that were obtained during a ten-year period (1976-1986). Maximum likelihood procedures and population projection matrices were used. Interannual variability in rainfall and temperature was correlated with temporal variation in the finite rate of population growth (λ) of both species. Additionally, I conducted simulations that integrated the observed demographic variation into long-term population projections, in order to estimate their persistence probabilities under stochastic scenarios.

Interannual variation in the potential for population growth of both species was registered. For *A. tigris* the scenario with the strongest support in the capture-mark-recapture data suggested temporal variation only in the survival of large adults. In contrast, survival of *U. stansburiana* varied through time only in small adults. λ values for *A. tigris* were significantly different from unity when yearly temperature was notably high. For *U. stansburiana* λ values differed from unity in those years with increased rainfall and relatively low temperature. The demographic behavior was strongly related to the survival of adults in both species. For *A. tigris* the demographic process with the greatest impact on λ was permanence (survival without growth), whereas for *U. stansburiana* fecundity made the greatest contribution to population growth rate. Stochastic simulations projected population decrease for *A. tigris* and population increase for *U. stansburiana*. My results clearly indicate that *A. tigris* and *U. stansburiana* exhibit distinct demographic responses to the temporal variation in the environmental conditions, such as can be expected for two distantly-related species.



INTRODUCCIÓN

Las poblaciones en la naturaleza experimentan variaciones temporales considerables en sus dinámicas cuantitativas, cuyo entendimiento es indispensable para proponer medidas de conservación, aprovechamiento y control (Williams et al., 2002).

Los estudios demográficos contribuyen al conocimiento ecológico de poblaciones naturales a diferentes niveles y en distintas formas que pueden ir desde simples descripciones de estructuras poblacionales o procesos demográficos hasta robustas proyecciones numéricas a futuro. Aunque estas proyecciones siempre están irremediabilmente ligadas a un cierto margen de error, los demógrafos a través de las herramientas de las que disponen pueden proyectar con una alta confiabilidad el comportamiento de las poblaciones (Bierzychudek, 1982; Caswell y Trevisan, 1994; Xie, 2000).

La variación en los parámetros ambientales de un ecosistema puede tener efectos determinantes en las dinámicas poblacionales (Dunham, 1981, 1982). Esta variabilidad puede seleccionar estrategias demográficas particulares a lo largo de la evolución (Stearns, 1992) y tener efectos diferenciales entre especies (Schluter, 2000; Jenouvrier et al., 2005b). En algunos casos drásticos los cambios en los factores ambientales pueden ocasionar extinciones locales y en otros casos cambios en los patrones o áreas de distribución de las especies (Hastings y Turner, 1965; Dunham, 1981, McLaughlin et al., 2002; Stenseth et al., 2002). Por estas razones es relevante la comprensión del comportamiento demográfico de las poblaciones naturales y sus respuestas a la heterogeneidad ambiental. Además, a través del análisis a largo plazo de la relación entre la variación ambiental y la variación demográfica pueden conocerse los cambios en las presiones selectivas sobre las poblaciones y estimar sus probabilidades de persistencia (Goldberg y Turner, 1986; Horvitz y Schemske, 1995). Esto resulta particularmente importante en especies que habitan ambientes con heterogeneidad



ambiental relativamente impredecible, como los son los ecosistemas áridos (Noy-Meir, 1973).

Los modelos matriciales de proyección poblacional (Caswell, 2001) son herramientas de análisis que se están utilizando actualmente en una gran cantidad de sistemas vegetales y animales para analizar dinámicas poblacionales a corto y largo plazo (e.g., Jenouvrier et al., 2005b; Hansen y Wilson, 2006; Ripley y Caswell, 2006). De ellos es posible obtener parámetros demográficos importantes como la tasa de crecimiento poblacional, la estructura estable por edades o estadios, el valor reproductivo y las fases del ciclo de vida que hacen las mayores contribuciones a la persistencia de las poblaciones (de Kroon et al., 1986, 2000; van Groenendael et al., 1988; Caswell, 2001).

Aún a pesar de que el modelo matricial básico asume crecimiento poblacional ilimitado y tasas vitales constantes (i.e., las tasas de crecimiento, supervivencia y reproducción específicas para cada edad o estadio), existen también herramientas matriciales que permiten integrar la variabilidad temporal y los efectos de la densidad en proyecciones poblacionales a largo plazo (Bierzychudek, 1982, 1999; Caswell y Trevisan, 1994; Zúñiga-Vega et al., 2008). Al considerar este tipo de fenómenos en los modelos demográficos de las poblaciones de interés, es posible obtener conclusiones más realistas con respecto a su comportamiento demográfico y entender más claramente los efectos de su variación, sobre todo en ambientes en los que la variación temporal de las condiciones ambientales es significativa.

El objetivo general de este proyecto, es modelar, de manera comparada, la dinámica poblacional de dos especies de lagartijas simpátridas (*Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*), para las que se cuenta con datos de un experimento de marcaje y recaptura de diez años de duración en una región desértica y templada en el estado de Utah, E.U.A. Las dos preguntas principales que dieron origen a este objetivo fueron:



¿de qué manera la variabilidad ambiental afecta el comportamiento demográfico de estas poblaciones? y ¿cómo difiere la respuesta demográfica de estas dos lagartijas ante la variación temporal? Para responderlas y abordar el objetivo general se plantea caracterizar e integrar la variabilidad anual observada en la dinámica poblacional de ambas especies, analizando comparativamente su comportamiento cuantitativo a largo plazo, desde un enfoque matricial y bajo un contexto ecológico y conservacionista.



ANTECEDENTES

Demografía

La demografía centra su atención en conocer el tamaño y la estructura de las poblaciones, así como en analizar de manera cuantitativa cómo es que estas características cambian a través del tiempo. En consecuencia, los estudios demográficos también estudian las variables que directa o indirectamente influyen sobre la dinámica de las poblaciones (Caswell, 2001; Williams et al., 2002; Dahlgren y Ehrlén, 2009). Estas variables pueden ser tanto intrínsecas como extrínsecas. Las primeras (intrínsecas) son aquellas que, desde el seno mismo de las poblaciones, promueven los cambios demográficos, por ejemplo, densodependencia, competencia intraespecífica, efecto Allee, comportamiento reproductivo, etc (Allee, 1949; Grant y Benton, 2000). Las segundas (extrínsecas) se refieren a los diversos factores ambientales que pueden influir fuertemente sobre el comportamiento demográfico. Entre las más importantes pueden destacarse la temperatura, la precipitación, la humedad, la competencia y la depredación (Aichinger, 1987; Beebee, 1995, e.g. Satish et al., 1990; Baskauf, 2003; Andreo et al., 2009).

La demografía se basa en una gama amplia de herramientas numéricas como las tablas de vida, los modelos de crecimiento poblacional y las matrices de proyección (Williams et al., 2002; Musick y Bonfil, 2005). Algunos modelos matemáticos también incluyen procesos estocásticos y efectos denso-dependientes (Xie, 2000, Turchin, 2003, Vandermeer y Goldberg, 2003). Con base en este conjunto de instrumentos analíticos los estudios demográficos pueden realizar proyecciones poblacionales detalladas a futuro que son particularmente útiles para programas de aprovechamiento, control y conservación de poblaciones naturales.



De acuerdo con Stearns (1992), la demografía es uno de los cuatro elementos conceptuales que se deben tomar en cuenta dentro de un análisis integral de la historia de vida de cualquier especie (además de la genética cuantitativa, la estimación de “conflictos” entre caracteres y la evaluación de los efectos filogenéticos). El argumento que apoya su propuesta es que la demografía es la herramienta que permite caracterizar cuantitativamente una historia de vida, a través de las estimaciones poblacionales básicas (i.e., tasas de mortalidad y de natalidad, edad y tamaño a la primera reproducción, longevidad, esperanza de vida, etc.). Como dato importante, uno de los parámetros demográficos fundamentales, la tasa de crecimiento poblacional, se ha considerado un buen estimador de la adecuación promedio de las poblaciones, que no es otra cosa que la principal medida del “éxito evolutivo” de una población (Benton y Grant, 1999). De hecho, la interpretación evolutiva de las características demográficas de una población es uno de los puntos centrales de la teoría de historias de vida (Roff, 1992, 2002), y la herramienta de las sensibilidades aporta una interpretación interesante para la cuantificación de presiones de selección sobre caracteres específicos de historia de vida (Van Groenendael et al., 1988).

Las características demográficas pueden presentar una gran variabilidad tanto inter como intraespecífica (Semlitsch et al., 1996; Meyer et al., 1998; Chidumayo, 2008; Tanaka et al., 2008; Gamble et al., 2009). A las covariaciones particulares de rasgos demográficos, tales como alta mortalidad, madurez temprana y alta fecundidad, se les ha denominado estrategias demográficas (Grime, 2002; Reich, et al., 2003). Estas estrategias suelen variar entre especies, entre poblaciones de una misma especie y a lo largo del tiempo (Russo et al., 2008; Zúñiga-Vega et al., 2008). De hecho, los ecólogos evolutivos las denominan también estrategias de historias de vida (Stearns, 1992; Roff, 1992, 2002). Para los ecólogos de poblaciones es fundamental comprender qué ambientes favorecen la presencia de determinadas estrategias de historias de vida.



Las diferencias inter e intraespecíficas en características demográficas y de historias de vida usualmente están relacionadas, al menos en cierto grado, con la variabilidad ambiental inherente a cualquier ecosistema (Reznick, 1990; Caswell, 2001). El reconocimiento de la importancia de esta heterogeneidad ambiental y sus consecuencias en el comportamiento demográfico ha propiciado un aumento en la frecuencia de estudios que analizan esta variación ambiental y temporal a través de nuevas herramientas analíticas como son las matrices periódicas y estocásticas (Bierzychudek 1982, 1999; Caswell y Trevisan, 1994; Mandujano et al., 2001; Zúñiga-Vega et al., 2008).

La comprensión de las variaciones en la estructura y tamaño de poblaciones naturales, y de las causas y consecuencias de esta variabilidad son fundamentales para evaluar las probabilidades de persistencia de las poblaciones (Kalisz y McPeck, 1995; Lande, 1988; Menges, 2000; Levine y Rees, 2004). Los resultados derivados de investigaciones a largo plazo que estudian los cambios temporales en la dinámica de las poblaciones, brindan un panorama general de la importancia y susceptibilidad de los diferentes parámetros demográficos. Estos datos son guías fundamentales en la toma de decisiones para la preservación de especies de interés (Williams et al., 2002; Musick y Bonfil, 2005). De hecho, una parte fundamental de los análisis de viabilidad poblacional se basa en la evaluación de las tendencias demográficas de las poblaciones (Beissinger y McCullough, 2002). Similarmente, la demografía ha sido una herramienta básica para diseñar planes de conservación y manejo, así como para proponer categorías de conservación (e.g. Mandujano, et al., 2001; Zúñiga-Vega, 2005; Twinomugisha, et al., 2003; Hoffman, et al., 1998; García, et al., 2002; Penn, et al., 2000; Contreras y Valverde, 2002; Crooks et al., 1998).

Estudios demográficos en animales



En ecología animal, numerosos trabajos se han enfocado a estimar y analizar los principales parámetros demográficos de especies animales. Hasta antes de la década de los 90's la herramienta más utilizada para modelar el comportamiento demográfico de las poblaciones animales eran las tablas de vida. Los principales objetivos de estos estudios eran estimar tamaños poblacionales, tasas de supervivencia y tasas de crecimiento poblacional. Se llevaron a cabo numerosos estudios de este tipo con insectos (Mahmood y Nayar, 1990; Vonarx y Gebhardt, 1990), peces (Grossman, 1979; Sinnott y Ringler, 1987), anfibios (Bruce, 1988; Breden, 1988), reptiles (Plummer, 1985; Ruby y Dunham, 1984), aves (Butler, 1988; Asensio, 1989) y mamíferos (Luo y Fox, 1990; Jiang et al., 1989). Los usos e interpretaciones que se les daba a esta información demográfica eran generalmente descriptivos, aunque también se usaban como base para programas de aprovechamiento. Por ejemplo, Vonarx y Gebhardt, (1990) realizaron un estudio para determinar los efectos de agentes infecciosos sobre la polilla de la papa *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera). Stark y Wennergren, (1995), utilizan una tabla de vida para evaluar los efectos de dosis letales y sub-letales de ciertos pesticidas sobre la supervivencia de *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera). Otro ejemplo es el trabajo publicado por Lowe, (1969), en donde se utilizan tablas de vida para abordar problemas específicos de manejo de la población del venado *Cervus elaphus*.

Las tablas de vida, sin embargo, arrojan información limitada y, al ser tradicionalmente estructuradas con base en categorías de edad, tienen una fuerte debilidad (Lemos-Espinal et al., 2005), pues la edad de los animales no es fácil de calcular y sus estimaciones tienen un margen de error bastante alto (Patnaik y Behera, 1981; Hochschild, 1989; Campana, 2001, Cailliet et al., 2001). Por estas razones, las tablas de vida comenzaron a ser reemplazadas por matrices de proyección poblacional a partir de 1989, año en el que se publicó la primera edición del libro "Matrix Population Models" del demógrafo Hal Caswell. Como se mencionará más adelante, estas matrices



poblacionales permiten estructurar a las poblaciones en categorías de tamaño, estadio de desarrollo ó edad, lo cual las hace muy versátiles para modelar la dinámica poblacional de organismos con ciclos de vida complejos a los que es difícil calcular la edad o bien en los que ésta es irrelevante en términos de su comportamiento demográfico.

A partir de 1990 se han publicado un gran número de trabajos demográficos con animales en los que se usan modelos matriciales. Existen ejemplos en insectos (Jarry et al., 1996; Benjamin et al., 2009), crustáceos (Punt et al., 1997; Billoir, 2007), moluscos (Katsanevakis y Verriopoulos, 2006; Katsanevakis, 2009), peces (Ferreri y Taylor, 1996; Pertierra et al., 1997), anfibios (Lowe, 2003; Harper et al., 2008), reptiles (Altwegg et al., 2005; Zúñiga-Vega et al., 2008), aves (Klok, et al., 2009; Schamber et al., 2009) y mamíferos (Carter et al., 1999; Ozgul et al., 2009). La información generada por estas investigaciones se ha utilizado (1) como base para proponer planes de control y aprovechamiento de fauna silvestre, (2) como guía para implementar acciones de conservación, (3) para comprender procesos ecológicos y (4) para explorar las causas de patrones evolutivos particulares.

Por ejemplo, González-Olivares et al. (2009) utilizaron modelos de proyección poblacional para determinar que la extracción del pez *Genypterus blacodes* debe disminuir a fin de evitar la extinción de las poblaciones que se encuentran bajo aprovechamiento. Govindarajulu et al. (2005) partieron de un modelo demográfico detallado para sugerir acciones específicas de control para la rana toro (*Lithobates catesbeianus*, antes *Rana catesbeiana*), un anfibio que se ha extendido desmedidamente en diversas partes del mundo y que está desplazando a otros anfibios nativos. Crouse et al. (1987) usaron matrices de proyección poblacional y análisis de perturbación prospectiva (detallados más adelante) en lo que ahora se considera un trabajo clásico de demografía y conservación de tortugas marinas (*Caretta caretta*). Estos autores identificaron que los organismos jóvenes, así como los adultos remigrantes, son las



fases del ciclo de vida que hacen la mayor contribución a la tasa de crecimiento de la población y, por lo tanto, sugieren que para revertir la tendencia decreciente de esta población las acciones de conservación deben centrarse precisamente en estas fases. Utilizando al ave marina *Fulmarus glacialisoides* como modelo, Jenouvrier et al. (2005a), emplearon matrices de proyección poblacional para entender de qué manera las características ambientales determinan la variación en su comportamiento demográfico. Los resultados demuestran que la dinámica poblacional está relacionada con cambios en la cantidad de hielo presente que a su vez determina la cantidad de presas disponibles para esta población de aves marinas.

Diversos autores han hecho uso de modelos matriciales para tratar de comprender la evolución de las estrategias demográficas y de historias de vida. Por ejemplo, con aves y mamíferos (Heppell et al., 2000; Sæther y Bakke, 2000) se ha encontrado que una alta mortalidad favorece la evolución de estrategias demográficas en las que la fecundidad es el proceso más relevante para la adecuación promedio de la población. En especies que experimentan baja mortalidad se favorecen estrategias demográficas en las que la supervivencia sin crecimiento es el proceso que más contribuye a la persistencia de las poblaciones. Esta conclusión también se ha verificado con especies de lagartijas (Zúñiga-Vega et al., en revisión).



Estudios demográficos en reptiles

En tortugas, los escasos trabajos demográficos formales que existen, por lo general documentan un patrón de disminución de las poblaciones (Mitro, 2003; Litzgus y Mousseau, 2004; Dorcas et al., 2007). Evidentemente este grupo es muy diverso; hay tortugas dulceacuícolas, marinas, terrestres y dentro de estas últimas hay desde las que habitan ambientes tropicales, hasta las que ocupan ambientes muy secos (Wyneken, et al., 2007). Por lo tanto son necesarios aún muchos más trabajos demográficos para comprender los patrones ecológicos y evolutivos que subyacen a las poblaciones de estos organismos. Los trabajos de Crouse et al. (1987) con la tortuga marina *Caretta caretta* y de Doak et al. (1994) con la tortuga de desierto *Gopherus agassizii* han servido para proponer acciones específicas de conservación de estas especies con base en información cuantitativa.

Con serpientes, los estudios demográficos que se han realizado son muy escasos, considerando la gran diversidad de estos organismos (Green, 2000). Esta escasez de trabajos se debe principalmente a su baja abundancia natural y consecuentemente no se conocen sus tendencias poblacionales. Sin embargo, los pocos trabajos que existen documentan datos relevantes sobre estructuras y densidades poblacionales, tasas de supervivencia y variación geográfica en estos parámetros (Blouin-Demers et al., 2002; Stanford y King, 2004; Altwegg et al., 2005; Whiting, et al., 2008). Entre las especies que han sido estudiadas demográficamente se encuentran *Elaphe obsoleta*, *Thamnophis radix*, *Vipera aspis* y *Nerodia harteri*.

Los cocodrilos han sido muy estudiados desde el punto de vista de su manejo y aprovechamiento, sobre todo en poblaciones en cautiverio (Yadav, 1979; Ramo et al., 1992; Pérez y Escobedo-Galván, 2007). También hay diversos trabajos enfocados en su reproducción y crecimiento (Magill, 1982; Thorbjarnarson y Hernández, 1993; Pérez y Escobedo-Galván, 2009). Sin embargo, no existen trabajos que analicen la dinámica



poblacional de especies de este grupo de reptiles, aún a pesar de que se reconocen ampliamente las amenazas a las que están sujetas sus poblaciones debido a la creciente influencia humana en sus áreas de distribución (Snyder, 2006).

Las lagartijas, por el contrario, han sido un modelo ampliamente utilizado en estudios demográficos (Ballinger, 1983; Pianka y Vitt, 2006). Desde la década de 1960 y hasta nuestros días, muchos investigadores han tratado de responder preguntas ecológicas y evolutivas a través de la estimación de parámetros demográficos de lagartijas (e.g., Tinkle, 1967; Turner et al., 1969; Vandevender, 1982; Parker, 1994; Sabo y Power, 2002; Webb et al., 2008). Al principio la herramienta analítica más utilizada eran las tablas de vida, de las que se calculaba la tasa reproductiva neta (R_0), el tiempo generacional (T) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r). Entre las especies que se han estudiado demográficamente con este enfoque metodológico se encuentran: *Uta stansburiana* (Tinkle, 1967; Turner et al., 1970), *Sceloporus jarrovi*, *S. poinsetti* (Ballinger, 1973), *S. virgatus* (Vinegar, 1975), *Basiliscus basiliscus* (Vandevender, 1982), *S. graciosus* (Tinkle et al., 1993), *Tiliqua rugosa* (Bull, 1995), *Podarcis bocagei* (Galán, 1999),

Recientemente se han utilizado matrices de proyección poblacional para estudiar la dinámica poblacional de especies de lagartijas. En estos estudios se han estimado diversos parámetros demográficos como la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y las fases del ciclo de vida con la mayor importancia relativa. Además, se han calculado probabilidades de persistencia a largo plazo de las poblaciones y con base en esta información se han propuesto categorías de conservación. Ejemplos de estos estudios son los de *Sceloporus mucronatus* (Ortega-León et al., 2007), *S. grammicus* (Zúñiga-Vega et al., 2008), *S. graciosus*, *S. occidentalis* (Pérez-Mendoza, 2009), *Xenosaurus grandis* (Zúñiga-Vega et al., 2007), *Xenosaurus platyceps* (Rojas-González et al., 2008) y *Ctenosaura pectinata* (Medina-Mantecón, 2009).



También existen algunos estudios demográficos que han sido muy importantes para la comprensión de la ecología evolutiva de lagartijas, puesto que utilizaron la información de diversas especies de manera comparada para inferir procesos evolutivos. Por ejemplo, Clobert et al. (1998) usaron datos demográficos y de historias de vida de 90 especies de lagartijas y encontraron que en las especies que experimentan mortalidad alta se favorecen ciclos de vida “rápidos” (fecundidad alta, madurez temprana y vida corta) en comparación con las especies que sufren mortalidad baja, en las que se presentan ciclos de vida “lentos” (fecundidad baja, madurez tardía y vida larga). Sin embargo, Bauwens y Díaz-Uriarte (1997) al analizar los patrones de mortalidad y de historias de vida de 16 especies de lagartijas de la familia Lacertidae, no encontraron ninguna asociación entre la mortalidad y la edad a la madurez, la longevidad o la fecundidad. Estos resultados contrastantes sugieren que los patrones evolutivos en la demografía e historias de vida de lagartijas pueden ser detectados sólo a ciertos niveles taxonómicos, por lo que un retrato completo de la evolución de las historias de vida de lagartijas requiere de la caracterización demográfica de la mayor cantidad posible de especies que representen a todas las familias actualmente reconocidas.

Otro aspecto que ha sido ampliamente explorado es el efecto de la variabilidad temporal sobre los parámetros demográficos de especies de lagartijas. Se ha documentado que ciertos factores climáticos, como la temperatura, la precipitación y la consecuente disponibilidad de alimento, afectan directamente la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, y en consecuencia la dinámica poblacional de estos animales (Lorenzon et al., 1999; Svensson y Sinervo, 2004; Iraeta et al., 2006; Marquis et al., 2008; Warner y Shine, 2009). Por ejemplo, años o temporadas muy secos, fríos o con poco alimento disminuyen drásticamente la supervivencia tanto de jóvenes como de adultos (Dunham, 1981; Andrews, 1991). Además, en este tipo de circunstancias limitantes la fecundidad se reduce notablemente, al igual que la tasa de eclosión de



huevos (Cree, 1994; James y Whitford, 1994; Mateo y Castanet, 1994; Olsson y Madsen, 2001; Watling et al., 2005). Por lo tanto, las poblaciones tienden a disminuir después de periodos con poca precipitación y baja disponibilidad de alimento y en casos extremos pueden ocurrir eventos de extinción local (Barrows, 2006; Chen et al., 2006).

La temperatura es otro factor que influye considerablemente sobre las tasas vitales de las lagartijas, que al ser organismos ectodermos, dependen en un alto grado de sus oportunidades de termorregulación (Pianka y Vitt, 2006; Buckley et al., 2008). El metabolismo, la actividad, la gestación y la capacidad de escapar de los depredadores, entre otros, son procesos fundamentales que están íntimamente asociados a la temperatura ambiental (Cooper, 2000; Pianka y Vitt, 2003; Zhang y Ji, 2004). En consecuencia, la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad también varían en función (al menos hasta cierto grado) de la temperatura (Shine, 2005). Particularmente, el cuerpo teórico actual de historias de vida de lagartijas predice que en lugares o estaciones cálidas, el periodo de actividad de estos organismos es mayor y más constante y por lo tanto el riesgo de ser depredadas es más alto (i.e., menor supervivencia), en comparación con sitios o estaciones en las que la temperatura es menor. En estos últimos las lagartijas no pueden mantenerse activas tanto tiempo y por lo tanto, se exponen por menos tiempo a los riesgos de muerte (i.e., mayor supervivencia; Adolph y Porter, 1993, 1996). La reproducción también se ve afectada por el régimen térmico. Cuando las temperaturas son favorables la fecundidad se incrementa y el periodo de gestación y/o incubación de los embriones se reduce. Cuando las temperaturas son demasiado altas o demasiado bajas ocurre lo contrario: se producen menos embriones y tardan más tiempo en desarrollarse (Licht y Moberly, 1965; Sexton y Marion, 1974; Du et al., 2005). Estos efectos tienen su efecto a nivel demográfico: durante años suficientemente cálidos (sin llegar a temperaturas demasiado altas) las poblaciones de lagartijas experimentan tendencias demográficas favorables



(crecimiento o estabilidad poblacional); en contraste, durante años fríos, demasiado cálidos o con periodos muy largos de temperaturas extremas, sufren disminuciones o fluctuaciones drásticas en su tamaño (Huey, 1982).

También otros factores bióticos regulan la dinámica de poblaciones de lagartijas (Schall, 1990; Iverson et al., 2006; Fenner y Bull, 2007; Webb et al., 2008; Doddy et al., 2009; Pérez-Mendoza, 2009). La coexistencia con diversos competidores limita el potencial reproductivo y de crecimiento, deprime el sistema inmune y disminuye las probabilidades de supervivencia (Lochmiller, 1996; Sutherland, 1996; Svensson et al., 2001). Asimismo, la intensidad de depredación regula las tasas vitales de los organismos. Una mayor diversidad y abundancia de depredadores da lugar a menores tasas de supervivencia (Cody, 1966; Jeanne, 1979; Rypstra, 1984). Sin embargo, muy pocos estudios empíricos han explorado la relación entre la intensidad de las interacciones biológicas y la dinámica de poblaciones de lagartijas (e.g., Pérez-Mendoza, 2009).

Para comprender más profundamente el efecto de la variabilidad ambiental a través del tiempo sobre las tasas vitales, el comportamiento demográfico y las probabilidades de persistencia de poblaciones de la gran diversidad de lagartijas que existe es necesario llevar a cabo análisis poblacionales a largo plazo de especies de distintas familias. Esta necesidad ha dado la pauta para la presente investigación, en la que se analiza de manera comparada la dinámica poblacional de dos especies de lagartijas simpátricas que son filogenéticamente distantes, haciendo énfasis en las causas y los efectos de la variabilidad temporal.



Modelos poblacionales matriciales

Las matrices de proyección poblacional son una herramienta analítica que permite modelar, describir, proyectar y comprender la dinámica de las poblaciones (Caswell, 2001; Lemos-Espinal et al., 2005). Esta herramienta ha sido utilizada para abordar una serie de preguntas y problemas ecológicos en poblaciones silvestres de plantas y animales, tales como la importancia de diferentes formas de propagación en plantas clonales (Mandujano et al., 2007), el efecto de las interacciones depredador-presa (Sabo y Gerber, 2007), de la competencia (Pérez-Mendoza, 2009), cuestiones de manejo poblacional (Cooley et al., 2009), dinámica poblacional de plantas herbáceas del sotobosque (Valverde y Silvertwon, 1998), control de plagas (Govindarajulu et al., 2005) y densodependencia (Pardini et al., 2009), entre otros. Se han implementado matrices de proyección poblacional para estudiar una gran variedad de especies que van desde los ácaros hasta las ballenas (van Groenendael, et al., 1988; Wall et al., 1999; Fujiwara y Caswell, 2001) y desde los pastos hasta árboles (Cruz-Rodríguez et al., 2009; Jongejans et al., 2008).

Básicamente una matriz de proyección poblacional es una representación numérica del ciclo de vida de los organismos. Una matriz sintetiza los procesos de crecimiento, supervivencia y reproducción que experimentan los individuos que componen a una población durante un determinado periodo de tiempo (Caswell, 2001). De ella, y con base justo en estas tasas vitales, es posible estimar la tasa finita de crecimiento poblacional, representada por el valor propio dominante (eigenvalor) de la matriz (λ); la estructura poblacional esperada bajo condiciones de estabilidad demográfica (estructura estable por edades o estadios), estimada a través del vector propio (eigenvector) derecho de la matriz asociado a λ (vector w); y el valor reproductivo de cada categoría, representado por el vector propio izquierdo de la matriz asociado a λ (vector v ; Caswell, 2001).



A partir de las matrices de proyección poblacional se desarrollaron los análisis de perturbación prospectivos (Caswell, 1978, 2000; de Kroon et al., 1986, 2000) que, como su nombre lo indica, ayudan a evaluar los efectos poblacionales futuros derivados de posibles cambios en las tasas vitales (i.e., en las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad). Existen dos tipos principales de análisis de perturbación prospectivos: las sensibilidades (Caswell, 1978) y las elasticidades (de Kroon et al., 1986).

La sensibilidad es una medida del cambio absoluto en λ que sería producido por cambios absolutos en las entradas de la matriz de proyección (Caswell, 1978). En otras palabras, las sensibilidades estiman, en una escala absoluta, el nivel de cambio en λ que se produciría por perturbaciones en las distintas fases del ciclo de vida. Debido a que las matrices de proyección poblacional combinan fecundidad y supervivencia, que se miden en diferentes escalas, una medida absoluta del impacto en λ que sería producido por cambios en las tasas vitales, no es útil para efectos comparativos (i.e., para comparar la relevancia de las entradas de supervivencia en comparación con las de fecundidad) ni dentro de una misma matriz, ni entre poblaciones, ni entre especies (Caswell, 2000).

Para calcular el efecto relativo de posibles cambios en las tasas vitales sobre la tasa finita de crecimiento poblacional se utilizan las elasticidades (de Kroon et al., 1986, 2000), que son estimaciones del cambio proporcional en λ que ocurriría como consecuencia de cambios proporcionales en las entradas de la matriz. Las elasticidades son sencillamente sensibilidades estandarizadas y, por lo tanto, la suma de los valores de una matriz de elasticidad siempre equivale a la unidad (de Kroon et al. 1988). Los análisis de elasticidad son una forma efectiva de comparar, tanto entre poblaciones de una misma especie como entre especies, los efectos de posibles cambios en las tasas vitales independientemente de la escala en la que se evalúan (Caswell, 2000).

Los análisis de sensibilidad y elasticidad se pueden usar para identificar fases o transiciones importantes a tomar en cuenta para el manejo de poblaciones silvestres,



debido a que los cambios en las tasas vitales con alta sensibilidad o elasticidad producirán un efecto importante sobre λ (Caswell, 2000; Yearsley et al., 2003; Pérez-Farrera et al., 2006; Åberg et al., 2009). De hecho, en la actualidad existe ya una vasta literatura sobre el uso de las elasticidades para abordar problemas de conservación en poblaciones naturales (Pinard, 1993; Frisk et al., 2005; Vélez-Espino, 2005; Jiao et al., 2009; Mondragón, 2009). También en términos evolutivos, particularmente las sensibilidades se han interpretado como estimaciones de las presiones de selección que se ejercen sobre las distintas fases del ciclo de vida. En palabras de Benton y Grant (1999): “Si la adecuación evolutiva se mide a través de la tasa de crecimiento de una población, entonces λ puede ser usada como una medida de adecuación. Si un cambio en una tasa vital causa un cambio en la adecuación, la selección sobre esa tasa vital será proporcional al cambio que provoca en la adecuación. Por lo tanto, las sensibilidades son estimaciones de las presiones de selección sobre la historia de vida de un organismo”. De hecho las sensibilidades nos permiten evaluar incluso la presión de selección sobre entradas de la matriz que no existen, es decir, nos permiten realizar hipótesis sobre cómo cambiaría λ si existieran esas transiciones.

Los análisis prospectivos no indican nada acerca de cómo las tasas vitales han variado en el pasado, sino que se centran en analizar sus efectos si variaran en el futuro (Caswell, 2000). Existen también los análisis retrospectivos, que no se basan en la dependencia funcional de λ con respecto a las tasas vitales, sino que expresan la variación en λ como una función de la variación observada en las tasas vitales (Caswell, 1996, 2000, 2001). Los análisis retrospectivos, de los cuáles los más importantes son los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV), intentan determinar cómo la variación en el pasado de las tasas vitales se ha expresado en la variación temporal en λ . Diversos estudios, tanto en plantas como en animales, han utilizado experimentos de respuesta de tabla de vida para evaluar los efectos de cambios en las tasas vitales sobre



la variabilidad de la tasa de crecimiento poblacional, identificando así las fases del ciclo de vida o las transiciones que más varían y que son las mayores responsables de las fluctuaciones en la dinámica de las poblaciones (Levin et al., 1996; Guardia et al., 2000; Caswell et al., 2003; Freville et al., 2004; Oli y Armitage, 2004; Bruna y Oli, 2005).

Ahora bien, el modelo matricial básico tiene varios supuestos. Entre los más importantes se encuentran: 1) el crecimiento es exponencial (ilimitado), 2) el apareamiento debe ser aleatorio, 3) no hay estructura genética, 4) las poblaciones son cerradas y 4) las tasas vitales no varían a través del tiempo (Caswell, 2001). Sin embargo, estos supuestos no se cumplen en la mayoría de los casos. Debido a ello, se han desarrollado modificaciones al modelo matricial básico para incorporar escenarios más realistas y con ello obtener resultados más cercanos a la realidad. Por ejemplo, existen ya modelos matriciales que incluyen el efecto de la densidad poblacional en las tasas vitales. Estos modelos han sido propuestos por Leslie (1959), Liu y Cohen (1987) y Jensen (1995) y han sido revisados por Grant y Benton (2000). La principal modificación que hacen los modelos densodependientes al modelo matricial básico es que las tasas vitales que constituyen las entradas de la matriz se expresan como funciones del número de individuos observados en la población (Caswell, 2001). Las dinámicas que proyectan estos modelos suelen fluctuar sistemática o caóticamente alrededor de un tamaño poblacional máximo que se ha interpretado como una estimación de la capacidad de carga (Caswell, 2001; Pérez-Mendoza, 2009). Estos modelos se han usado relativamente poco, aunque se han aplicado tanto en plantas (Halpern y Underwood, 2006; Holm et al., 2008; Lin y Augspurger, 2008) como en animales (Vonesh y de la Cruz, 2002; Caswell, 2009; Pérez-Mendoza, 2009).

Asimismo, muchas poblaciones naturales experimentan una variabilidad ambiental periódica. Esta periodicidad puede ser el resultado de variación ambiental predecible entre temporadas que se repite cada año, o de la variabilidad interanual, que



muchas veces se comporta de manera cíclica o quasi-cíclica. El comportamiento demográfico de estas poblaciones depende de las tasas vitales en cada una de las fases del ciclo ambiental, por ejemplo de las tasas de fecundidad y supervivencia en cada estación del año. Skellman (1966), propuso una forma de modelar a esas poblaciones usando productos periódicos de matrices de proyección poblacional. Mediante este análisis puede evaluarse la importancia demográfica de cada fase del ciclo (sensibilidades periódicas) y los efectos de la variabilidad ambiental sobre la dinámica de aquellas poblaciones que pueden ser estudiadas durante lapsos de tiempo considerablemente largos (Caswell y Trevisan, 1994). Esta herramienta se ha utilizado principalmente con plantas (Mandujano et al., 2001; Mondragón et al., 2004; Schleuning et al., 2008).

Otras poblaciones experimentan cambios en sus tasas vitales debido a variabilidad extrínseca que no es predecible sino aleatoria y que puede ser muy drástica. Bierzychudek (1982) desarrolló un método para incorporar este tipo de variación demográfica interanual impredecible en proyecciones demográficas a largo plazo. De acuerdo con este método, la proyección del tamaño de la población se realiza usando todas las matrices anuales que se tengan disponibles y utilizando una u otra de manera estocástica, para cada iteración. El supuesto principal es que cada una de estas matrices representa la respuesta demográfica de la población bajo estudio a condiciones ambientales particulares. Esta herramienta ha sido usada en poblaciones de plantas (Kaye et al., 2001; García, 2003; Mondragón et al., 2004; Valverde et al., 2004; Marrero-Gómez et al., 2007) y comienza ya a ser utilizada con animales (Reed, et al., 2007; Zúñiga-Vega et al., 2007, 2008; Touloumis y Stamou, 2009).



OBJETIVO GENERAL

Modelar, de manera comparada, la dinámica poblacional de dos especies de lagartijas simpátridas (*Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*) para analizar su comportamiento demográfico a largo plazo y evaluar las diferencias que existen en sus estrategias demográficas, con el objeto de contribuir a la comprensión de las historias de vida en lagartijas.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Modelar el comportamiento demográfico anual de *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana* a través de matrices de proyección poblacional.
2. Estimar las tasas vitales que realizan las mayores contribuciones relativas para el crecimiento de las poblaciones.
3. Determinar si existe variación interanual significativa en el comportamiento demográfico de estas dos especies.
4. Integrar la variación observada en proyecciones poblacionales a largo plazo.
5. Comparar los resultados demográficos obtenidos entre las dos especies estudiadas.

HIPÓTESIS

Debido a que las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad de los organismos pueden variar drásticamente a través del tiempo en poblaciones naturales (Stearns, 1992; Williams et al., 2002), entonces, se espera que:

1. el comportamiento demográfico de *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*, sintetizado en matrices anuales de proyección poblacional, varíe significativamente año con año (i.e., variación interanual significativa en las estimaciones demográficas).



2. la variación demográfica observada esté significativamente correlacionada con variaciones en algunos factores ecológicos (e.g., precipitación y temperatura).

Debido a que estas especies simpátricas son ecológica y filogenéticamente muy diferentes, se espera que:

3. las variaciones ambientales afecten de manera distinta el comportamiento demográfico de ambas especies.

4. que las estrategias demográficas de *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana* sean muy diferentes.



ESPECIES ESTUDIADAS

Aspidoscelis tigris es una lagartija diurna, de forrajeo activo que puede alcanzar una longitud de 100 mm desde la punta del hocico hasta la abertura cloacal (LHC = longitud hocico-cloaca; Cuellar, 1993). Se alimenta de insectos, arañas, escorpiones y otras pequeñas lagartijas. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 73.5 mm LHC en tanto que los machos lo hacen a los 73 mm LHC (Cuellar, 1993). Usualmente habita lugares con vegetación esparcida en desiertos, pastizales, matorral y bosques de coníferas. Se refugia en hoyos hechos generalmente por otros organismos como roedores. En el caso de la población estudiada en este trabajo la reproducción ocurre una vez por año en el mes de Junio. Deposita de dos a cinco huevos bajo montículos de tierra. Es una especie de lagartija de longevidad media, con un registro máximo de siete años (Cuellar, 1993). Se distribuye en zonas áridas y semiáridas del oeste de los Estados Unidos y del centro-norte y noroeste de México, en Baja California, Sinaloa, Coahuila y las islas del Golfo de California y del Océano Pacífico (Burkholder y Walter, 1973; Hammerson et al., 2007a).

Uta stansburiana es de hábitos diurnos, de forrajeo pasivo y puede alcanzar los 60 mm LHC (Tinkle, 1967; Parker y Pianka, 1975). Alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los 38.5 mm (Cuellar, 1993). El máximo registro de longevidad es de cuatro años aunque comúnmente sólo viven dos años (Cuellar, 1993). Habita zonas áridas y semiáridas en sitios templados con vegetación arbustiva, muestra preferencia por sitios rocosos o arenosos con vegetación esparcida. Las hembras depositan huevos dos veces al año, la primera ocasión en mayo y la segunda en junio. En cada una de ellas ovipositan de dos a seis huevos y los colocan bajo el sustrato en sitios arenosos. Se distribuye en los estados mexicanos de Durango, Zacatecas, Coahuila, Chihuahua, Sonora y la Península de Baja California. En estados Unidos se encuentra en Nevada, Oregon, Washington, Idaho, Utah, Colorado, Nuevo México y Texas. El intervalo



altitudinal en el que se distribuye esta especie es desde el nivel del mar hasta los 2750 msm (Tinkle, 1967, Hammerson et al., 2007b).

Aspidoscelis tigris y *Uta stansburiana* son dos especies relativamente lejanas filogenéticamente (Pianka y Vitt, 2006). *A. tigris* pertenece a la familia Teiidae, que a su vez está incluida en la superfamilia Scleroglossa. *U. stansburiana* es de la familia Phrynosomatidae y esta última pertenece a la superfamilia Iguania. Se cree que la separación entre las dos superfamilias mencionadas ocurrió aproximadamente hace 180 millones de años (Zug et al., 2001; Vitt et al., 2003). En general, ambas especies han sido ecológicamente bien estudiadas (Parker y Pianka, 1975; Vitt y Ohmart, 1977). Sin embargo, no se ha analizado la dinámica poblacional de ninguna de ellas bajo un enfoque matricial. La información ecológica de la que se dispone es básicamente relacionada con termorregulación (Waldschmidt y Tracy, 1983), supervivencia (Pianka, 1970; Wilson, 1991; Wilson y Cooke, 2004), Crecimiento (Fox y McCoy, 2000, Althoff y Thompson, 1994), comportamiento (Mahrtdt, 1976; Brandt y Allen, 2004), dieta y reproducción (Pianka, 1970; Taylor et al., 1992; Goldberg, 1976; Galina-Tessaro, et al., 1997).

ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio se localiza en Estados Unidos, en las colinas ubicadas al este de la cadena montañosa llamada Deep Creek Mountains, en el centro – oeste del estado de Utah, aproximadamente 240 km al suroeste de Salt Lake City (Fig. 1). El área se localiza exactamente en el sitio conocido como Red Cedar Creek, a una altitud de 1627 metros sobre el nivel del mar. La vegetación es denominada matorral desértico sobre suelo salino y las especies vegetales dominantes de la región son *Sarcobatus vermiculatus*, *Artemisa tridentata*, *Tetradymia spinosa*, *Chrysothamnus nauseosus*, *Ephedra nevadensis*, *Artiplex confertifolia* y *Xanthocephalum sorothrae* (Fig. 2;



Cuellar, 1993). De acuerdo con la National Oceanic and Atmospheric Administration de Estados Unidos (NOAA), la temperatura media anual y la precipitación anual promedio en el periodo comprendido entre 1950 y 2006 fueron de 9.95°C y 155 mm, respectivamente (Climatological Data Annual Summary Utah, 1950-2006).

Se pueden distinguir, a grandes rasgos, dos temporadas en la zona de estudio: la de temperatura relativamente cálida y la de frío intenso, en la cual se presentan nevadas. La primera comienza en abril y termina en octubre, cuando es sustituida en importancia por la nieve. La temporada de nevadas comienza en octubre alcanzando el valor máximo en enero y descendiendo rápidamente durante febrero y marzo.

El sitio de estudio se encuentra ubicado en una zona de transición entre el desierto Snake Valley y un bosque de pino. Debido a esto la precipitación es baja y las condiciones climáticas corresponden a un ambiente seco (Cuellar, 1993). Sin embargo, la variabilidad ambiental entre años es muy alta, con algunos en los que la precipitación es mayor a 220 mm y otros muy secos, en los que disminuye hasta 95 mm (Fig. 3). En términos de temperatura también hay mucha variación interanual; en algunos años la temperatura media de un mismo mes puede variar hasta 10 °C. Por ejemplo, enero presentó las siguientes temperaturas medias a lo largo del periodo de estudio: -2.44°C, -3.17°C, 1.22°C, -7.83°C, -1.06°C, -1.28°C, -2.11°C, -1.44°C, -9.11°C, -5.56°C, -3.28°C, (Fig. 4).



Fig. 1. Localización del sitio de estudio (Red Cedar Creek) a 240 km al suroeste de Salt Lake City, Utah, EUA.



Fig. 2. Paisaje de la zona de estudio, en la que se aprecia la vegetación dominante de la zona (Red Cedar Creek), que es un matorral desértico con suelo salino.

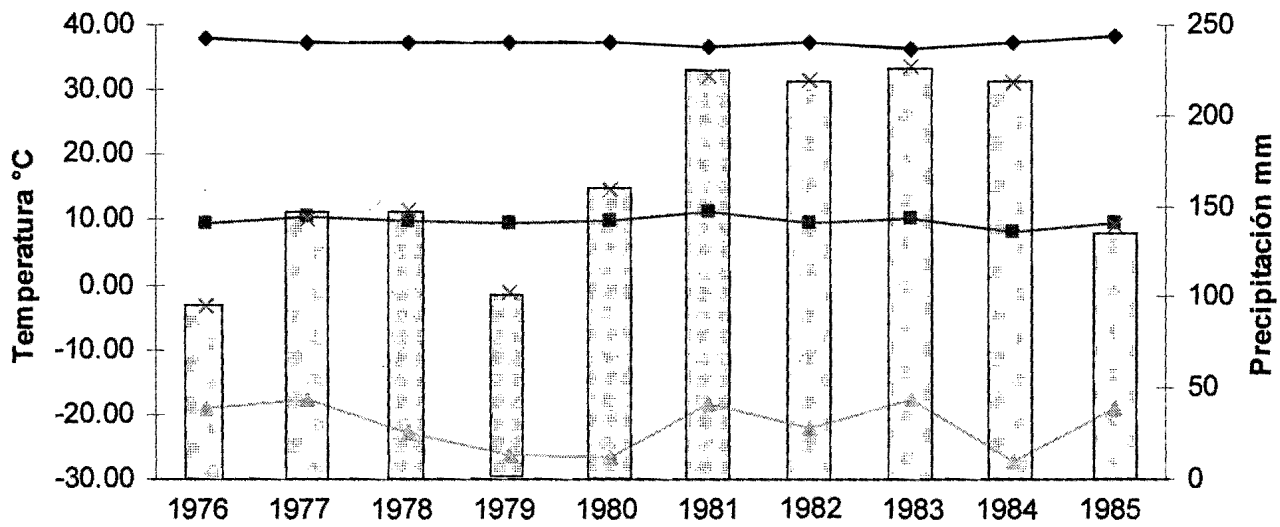


Fig. 3. Variación interanual de los parámetros de precipitación y temperatura. Los triángulos representan las temperaturas mínimas, los cuadrados las temperaturas promedio, los rombos las temperaturas máximas y las barras la precipitación total anual.

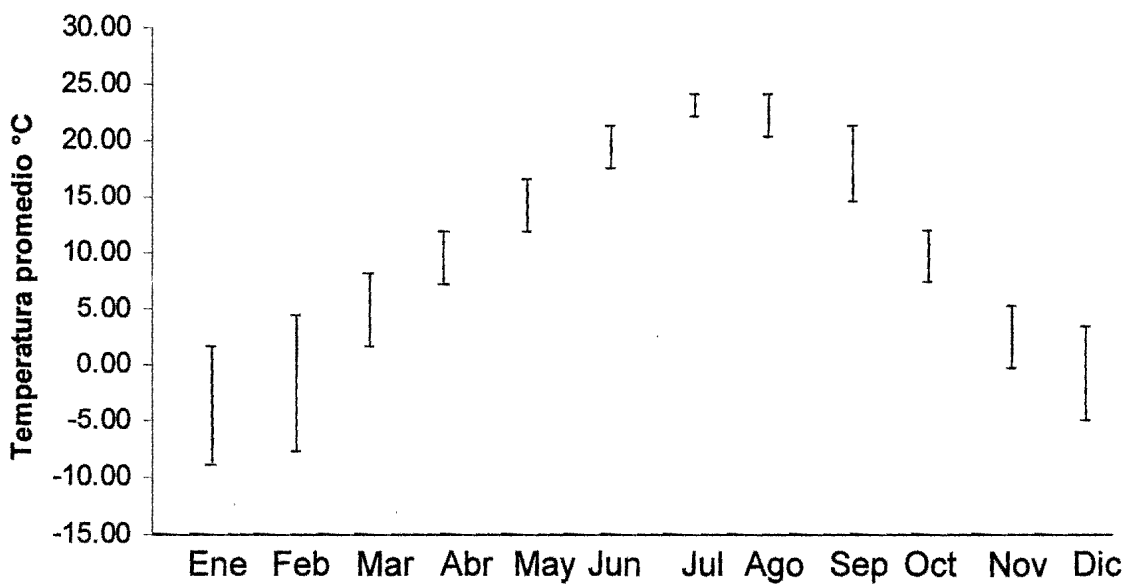


Fig. 4. Variación mensual en la temperatura promedio de la zona de estudio observadas entre 1976 y 1985.



MÉTODOS

El trabajo de campo a partir del cual se obtuvieron los datos utilizados en esta tesis fue realizado por el Dr. Orlando Cuellar y sus estudiantes (Universidad de Utah), por lo cual los métodos serán divididos en dos secciones: la primera corresponde al trabajo realizado por el Doctor Cuellar y la segunda corresponde al modelaje de la dinámica poblacional, a mi cargo.

Sección 1

Experimento de marcaje y recaptura

Se llevó a cabo un experimento de marcaje y recaptura de individuos de las dos especies con una duración de 11 años (entre 1976 y 1986) en la zona de estudio. Los muestreos se realizaron en junio de cada año en un cuadro de 2.5 hectáreas (171 m x 152 m; Cuellar, 1993). En cada muestreo la parcela de trabajo se revisó intensivamente en busca de ejemplares de *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana*. Se marcaron a las lagartijas, en su primera captura, fueron marcadas con un número individual mediante ectomización de falanges. Con esta marca los organismos se identificaron en posteriores eventos de captura (recapturas). Cada vez que un organismo fue capturado se registraron los siguientes datos:

- Fecha y hora de colecta
- Número de marca individual
- Sexo
- Longitud hocico-cloaca (LHC)
- Longitud de la cola
- Peso



Sección 2

Modelaje de la dinámica poblacional

La estimación de las tasas vitales (i.e., de las tasas de fecundidad, supervivencia y crecimiento) específicas de cada categoría o estadio reconocido en la población es necesaria para construir matrices de proyección poblacional (Caswell, 2001). Para ello las poblaciones fueron categorizadas de acuerdo con la talla (LHC) de los organismos de la siguiente manera:

	<i>Aspidozelis tigris</i>	<i>Uta stansburiana</i>
<i>Crías</i> "C"	< 69 mm	-
<i>Adultos 1</i> "A1"	≥69 y < 93.5 mm	< 46 mm
<i>Adultos 2</i> "A2"	≥ 93.5 mm	≥ 46 mm

Se consideraron tres categorías para *A. tigris* en tanto que *U. stansburiana* quedó dividida en dos categorías. En esta última especie no se contempló una categoría no reproductiva (*Crías*) debido a que en esta población los individuos maduran a los 3.5 meses de edad (Maceda-Cruz datos no publicados) y, por lo tanto, no permanecen como *Crías* un periodo de tiempo suficiente como para ser consideradas en proyecciones demográficas anuales (Caswell, 2001). El criterio de delimitación entre categorías obedeció tanto a características reproductivas como de crecimiento de ambas especies:

- *Crías*: organismos sexualmente inmaduros; el límite superior de esta categoría está determinado por la talla mínima a la primera reproducción estimada por Cuellar (1993). Para *A. tigris* dicha talla es 69 mm LHC. Para *U. stansburiana* es de 38.5 mm, pero como ésta se alcanza a los 3.5 meses de edad, no se incluyó la categoría de *Crías* en la proyección matricial para esta especie.
- *Adultos 1*: organismos que han alcanzado la madurez sexual y que continúan incrementando su talla de manera perceptible (en *A. tigris*: entre 69 y 93.4 mm LHC, y en *U. stansburiana*: entre 38.5 y 45.9 mm LHC).



- *Adultos 2*: organismos sexualmente maduros cuyo crecimiento ya es prácticamente nulo (en *A. tigris*: más de 93.5 mm LHC, en *U. stansburiana*: más de 46 mm LHC).

Para diferenciar entre las dos categorías adultas en ambas especies se estimaron tasas de crecimiento corporal (en mm/día) y se usó como límite entre *Adultos 1* y *Adultos 2* el tamaño promedio al que la tasa de crecimiento es igual a cero (crecimiento prácticamente imperceptible).

Estimaciones de fecundidad

Debido a que no existe información sobre la variabilidad anual en la fecundidad de las poblaciones bajo estudio, se realizó una aproximación de la siguiente manera: se examinaron ejemplares de ambas especies pertenecientes a las colecciones herpetológicas de Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Utah Museum of Natural History, University of Utah, Berkeley University of California y University of Kansas. Al examinar estas colecciones se revisaron aproximadamente el 90% de los especímenes colectados alrededor de nuestra zona de estudio (J. Sites, comunicación personal). Cada hembra se midió y se disectó mediante dos incisiones ventrales para buscar huevos en sus oviductos. Con los datos obtenidos se calculó un promedio del número de huevos por hembra presentes en sus oviductos (el cual se consideró el tamaño de puesta).

Con la finalidad de maximizar la precisión de los estimados de fecundidad se tomaron en cuenta sólo las hembras colectadas en sitios cercanos a la zona de estudio y con condiciones climáticas similares. Los condados seleccionados fueron Beaver, Millard y Tooele, del estado de Utah, así como Elko y White Pine del estado de Nevada.



Para estimar la variación interanual en el tamaño de puesta se utilizó el tamaño promedio de las hembras reproductivas registradas en cada año y se asumió que el tamaño de la puesta estaría determinado por el tamaño de la hembra según la ecuación de la regresión obtenida. *Aspidoscelis tigris* realiza una sola puesta anual, la cual coincide con el momento del muestreo, por lo que la contribución de cada categoría reproductiva (i) a la categoría de Crías (F_i) se obtuvo utilizando la siguiente fórmula:

$$F_i = \frac{(NH_i)(PE)}{2}$$

Donde:

F_i = Número promedio de Crías esperadas que produciría un adulto de la categoría i a lo largo de un año.

NH_i = Número promedio de huevos producidos en un año por los adultos de la categoría i estimado a través de la ecuación de regresión.

PE = Probabilidad de eclosión (a la cual se le dio un valor constante de 0.9 debido a la alta proporción de eclosión reportada en la literatura para estas especies; Turner et al., 1969).

La división entre dos del número estimado de Crías producidas, obedece a la proporción sexual de la población (50% de hembras) ya que sólo las hembras producen huevos.

En el caso de *U. stansburiana* se presentan dos puestas al año, la primera de las cuales se da en mayo y la segunda en junio (una misma hembra pone en mayo y luego en junio). Es importante mencionar que el doctor Cuellar no determinó el número de puestas, pero de acuerdo a sus observaciones en el campo él mismo sugiere que se presentan dos por año. James y Whitford (1994), encuentran en esta especie una alta plasticidad en el tamaño de camada, sin embargo, la frecuencia de estas siempre es la



misma en todas las hembras, independientemente de las condiciones ambientales. Por esta razón consideramos que todas las hembras producen dos puestas cada año. Por medio de la fecha de colecta de los ejemplares examinados, se pudo determinar el número de huevos que producen en la primera y la segunda puesta. No se encontraron diferencias en el número de huevos entre la primera y la segunda puesta ($t_{11} = 0.84$, $p = 0.41$), por lo que se consideró el mismo número de huevos para ambas. Utilizando los datos agrupados de ambas puestas se realizó una regresión entre tamaño de la hembra y número de huevos. Para estimar el número de *Crías* producidas por los adultos de cada categoría en un año se multiplicó el número de huevos por su probabilidad de eclosionar (0.9, Turner et al., 1982) y se sumaron los estimados de mayo y junio correspondientes a cada categoría, es decir:

$$F_i = 2[(NH_i)(PE)]$$

Donde:

F_i = Promedio esperado de *Crías* que produce un adulto de la categoría i a lo largo de un año.

NH_i = Número promedio de huevos producidos en un año por los adultos de la categoría i estimado a través de la ecuación de regresión.

PE = Probabilidad de eclosión (0.9; Turner et al., 1982).

Al dividir el resultado entre la proporción sexual (50% de hembras) se obtiene:

$$F_i = \cancel{2}[(NH_i)(PE)] / \cancel{2}$$

El número estimado de *Crías* producidas por cada categoría adulta se multiplicó por su probabilidad de alcanzar la madurez sexual (supervivencia de las *Crías*) obteniéndose así:



$$F_i = (NH_i)(PE)(SC)$$

Donde:

SC = Supervivencia de las *Crías* (Tinkle, 1967; Wilson, 1991).

Debido a que el intervalo de tiempo entre muestreos no permitió observar a las *Crías* de esta especie, su supervivencia fue obtenida promediando los resultados de Tinkle (1967) y Wilson (1991).

Estimaciones de supervivencia

Las tasas de supervivencia por categoría de talla se estimaron utilizando métodos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK (White y Burnham, 1999). Para llevar a cabo estas estimaciones, MARK utiliza el registro de las historias de captura individuales de cada organismo marcado durante el periodo de estudio.

La probabilidad de observar (recapturar) a un individuo en una ocasión de muestreo i depende de dos parámetros principales: de la probabilidad de supervivencia de $i-1$ a i (Φ_i) y de la probabilidad de recapturarlo en la ocasión i (p_i) (Lebreton et al., 1992). En síntesis, la máxima verosimilitud se refiere a la estimación del valor de los parámetros que con el mayor nivel de confianza arrojan el arreglo de datos observados que, en el caso de esta investigación, son los registros de presencia y ausencia de los organismos marcados durante el curso de trabajo de campo (Aldrich, 1997). MARK estima entonces Φ y p para cada evento de captura que, para el caso del análisis demográfico de esta investigación, se llevó a cabo en junio de cada año durante 10 años a partir de 1976.

Adicionalmente MARK permite estimar la probabilidad de que los organismos transiten entre una categoría y otra (i.e., de que sobrevivan y crezcan). Esta probabilidad de transición entre categorías (i.e., probabilidad de crecimiento) se denota por ψ_i . De



este modo, fue posible dividir la probabilidad de supervivencia anual de cada categoría (Φ_i) entre la proporción de individuos que sobrevive y crece a una categoría superior de un año a otro ($\Phi_i \times \psi_i$) y la proporción que sobrevive quedándose en la misma clase de tamaño ($\Phi_i \times (1 - \psi_i)$).

Se pusieron a prueba distintos modelos considerados biológicamente posibles contruidos a partir de las probables combinaciones entre los tres parámetros. Estos modelos difirieron en sus supuestos subyacentes acerca de que Φ , p y ψ pudiesen variar en el tiempo (t) o fuesen constantes (\cdot) entre las categorías. Por ejemplo, $\{\Phi C(\cdot), \Phi A1(\cdot), \Phi A2(\cdot), pC(\cdot), pA1(\cdot), pA2(\cdot), \psi C(\cdot), \psi A1(\cdot), \psi A2(\cdot)\}$ es un modelo en el cual las probabilidades de supervivencia (Φ), captura (p) y crecimiento (ψ), son constantes (\cdot) a través de los años en las tres las categorías (i. e. *Crías* “C”, *Adultos 1* “A1” y *Adultos 2* “A2”). El modelo $\{\Phi C(t), \Phi A1(\cdot), \Phi A2(\cdot), pC(t), pA1(\cdot), pA2(\cdot), \psi C(t), \psi A1(\cdot), \psi A2(\cdot)\}$, indica que la supervivencia, la probabilidad de captura y el crecimiento de las *Crías* son variables (t) a través del tiempo, en tanto que los mismos parámetros en las otras categorías permanecen constantes.

El criterio de información de Akaike (AIC) es una herramienta matemática que permite la selección del mejor modelo tomando en cuenta la parsimonia (modelo con el menor número de parámetros) y el ajuste del modelo (la proporción de la varianza en los datos de marcaje y recaptura explicada por el modelo; White y Burnham, 1999; Burnham y Anderson, 2002). Utilizando el criterio de información de Akaike, MARK permite reconocer el modelo más parsimonioso y con el mejor ajuste, que es aquel con el menor valor de AIC. De acuerdo con White y Burnham (1999) una diferencia entre dos modelos en sus valores de AIC, denotada como ΔAIC , mayor a 2 ($\Delta AIC > 2$) es suficiente para considerar que hay una diferencia significativa entre ambos modelos. En



cambio si $\Delta AIC < 2$, resulta razonable concluir que ambos modelos se ajustan de forma aproximadamente igual a los datos.

MARK también estima medidas de la plausibilidad relativa (i.e., la verosimilitud) de cada modelo a través del peso normalizado de cada uno de ellos (w_i) de la siguiente manera:

$$w_i = \frac{e^{\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}}{\sum_{i=1}^{i=k} \left\{ e^{\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)} \right\}}$$

Donde:

e = base de los los logaritmos naturales

ΔAIC = diferencia en el vaor de AIC entre el modelo i y el mejor modelo

k = número total de modelos ajustados.

Estos pesos normalizados indican el apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos y ayudan a comparar entre ellos. Por ejemplo, un modelo con $w = 0.64$ tiene aproximadamente dos veces más apoyo que otro modelo con $w = 0.29$, dado que $0.64/0.29 = 2.21$. MARK utiliza estos pesos normalizados para calcular promedios ponderados de los tres parámetros de interés: la probabilidad de supervivencia, la probabilidad de captura y la probabilidad de crecimiento, utilizando como referencia la verosimilitud y soporte de todos los modelos que se ponen a prueba (White y Burnham, 1999). De esta manera, estos promedios ponderados son más robustos que si se calcularan ϕ , p y ψ a partir de un solo modelo, debido a que toman en cuenta la



incertidumbre inherente a un proceso de selección de modelos biológicos (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004).

Las estimaciones ponderadas de la supervivencia anual para cada categoría y de sus componentes (probabilidad de pasar de una categoría a otra y probabilidad de permanecer en la misma categoría) se utilizaron para construir las matrices anuales de proyección poblacional (Caswell, 2001).

Matrices anuales de proyección poblacional

Las matrices de proyección poblacional son una representación matemática del ciclo de vida de los seres vivos (Caswell, 2001; Figs. 5 y 6). El diagrama del ciclo de vida y la correspondiente matriz de proyección poblacional cuyas entradas se denotan por a_{ij} , resumen todas las contribuciones posibles que los organismos de determinada categoría (j = columnas) hacen a otras categorías (i = renglones) del tiempo t al $t+1$ (i.e., de un año al siguiente).

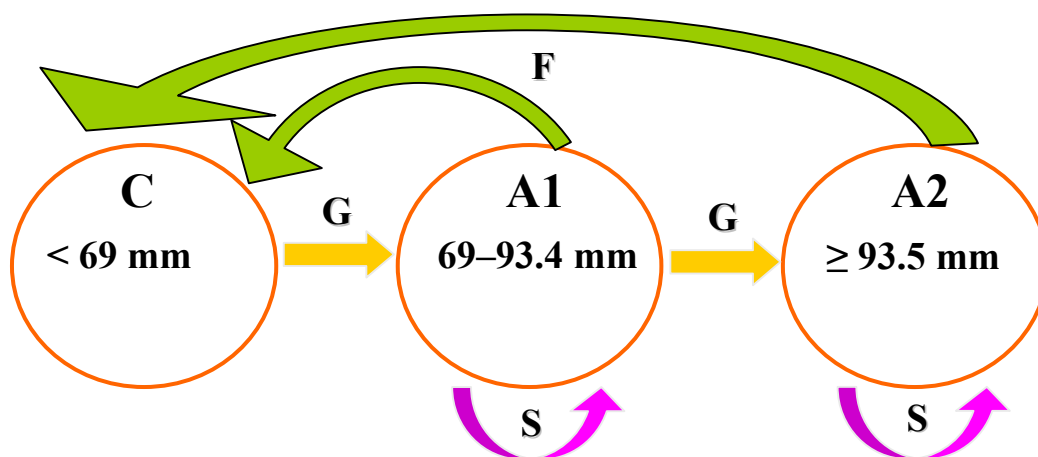


Fig. 5. Diagrama de ciclo de vida de *A. tigris*. Las categorías de talla en las que se estructuró a esta población son: *Crías* (C), *Adultos 1* (A1), y *Adultos 2* (A2). Se indican las tallas que corresponden a cada categoría (en longitud hocico-cloaca). G = supervivencia con crecimiento, S = supervivencia sin crecimiento, F = fecundidad.

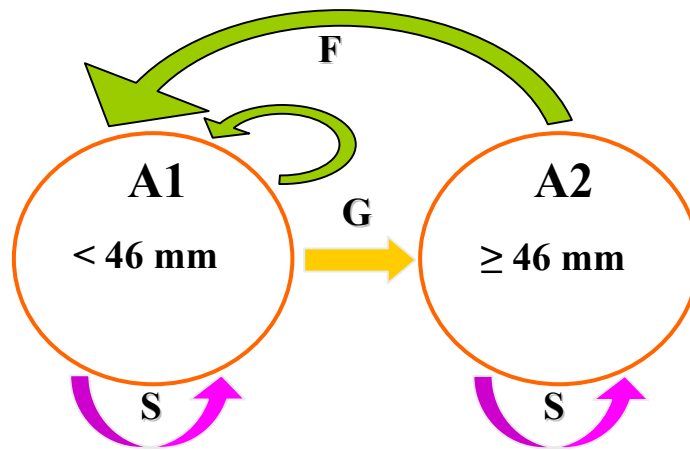


Fig. 6. Diagrama de ciclo de vida de *U. stansburiana*. Las categorías de talla en las que se estructuró a esta población son: *Adultos 1* (A1) y *Adultos 2* (A2). Se indican las tallas que corresponden a cada categoría (en longitud hocico-cloaca). G = supervivencia con crecimiento, S = supervivencia sin crecimiento, F = fecundidad.

En el primer renglón de las matrices de proyección poblacional se colocan las contribuciones referentes a la fecundidad (F_{ij}) de cada categoría de la población. En la diagonal principal se incluyen las probabilidades de permanecer vivo y no transitar de categoría durante el transcurso de un año (permanencia = P_{ij}). En las subdiagonales se sitúan las probabilidades de sobrevivir y transitar de una categoría a otra (crecimiento = G_{ij}). Para obtener las entradas de tipo G y P , las tasas de supervivencia anuales (Φ) obtenidas mediante MARK se dividieron en dos componentes (justamente las entradas del tipo G y P de las matrices poblacionales) de acuerdo con la proporción de individuos sobrevivientes que al final de determinado periodo anual transitaron a categorías superiores de tamaño ($G_i = \Phi_i \times \psi_i$) y con la proporción de sobrevivientes que permanecieron en su misma clase de tamaño de un año al siguiente ($P_i = \Phi_i \times (1 - \psi_i)$), respectivamente.

Para las entradas de fecundidad (F_{1j} = contribución que hacen los organismos de las categorías reproductoras a la primera categoría) se utilizaron las estimaciones de



fecundidad que se describieron anteriormente. De este modo las matrices de transición anual para *A. tigris* tienen la siguiente estructura:

	<i>Crias</i>	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
<i>Crias</i>	S_{11}	F_{12}	F_{13}
<i>Adultos 1</i>	G_{21}	S_{22}	0
<i>Adultos 2</i>	0	G_{32}	S_{33}

Donde:

S_{11} es la probabilidad de que una cría sobreviva y permanezca como cría al transcurrir un año.

S_{22} es la probabilidad de sobrevivir y permanecer como adulto 1

S_{33} es la probabilidad de sobrevivir y permanecer como adulto 2

F_{12} es la contribución que hacen los *Adultos 1* a la categoría de *Crias* a través de la reproducción

F_{13} es la contribución que hacen los *Adultos 2* a la categoría de *Crias* a través de la reproducción

G_{21} es la probabilidad de que una cría sobreviva y transite a adulto 1 al transcurrir un año

G_{32} es la probabilidad de que un adulto 1 sobreviva y transite a adulto 2 al transcurrir un año.

Y para *U. stansburiana*:

	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
<i>Adultos 1</i>	$S_{11} + F_{11}$	F_{12}
<i>Adultos 2</i>	G_{21}	S_{22}



Donde:

S_{11} es la probabilidad de que un adulto 1 sobreviva y permanezca como adulto 1 al transcurrir un año

S_{22} es la probabilidad de sobrevivir y permanecer como *Adulto 2*

F_{11} es la contribución que hacen los *Adultos 1* a la categoría de *Adultos 1* a través de la reproducción

F_{12} es la contribución que hacen los *Adultos 2* a la categoría de *Adultos 1* a través de la reproducción

G_{21} es la probabilidad de que un adulto 1 sobreviva y transite a adulto 2 al transcurrir un año.

A partir de estas matrices anuales de proyección poblacional se obtuvo la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), estimada como el valor propio dominante de cada matriz (Caswell, 2001).

También fue posible obtener la estructura estable por categorías (w), que se estimó como el vector propio derecho asociado al valor propio dominante de la matriz además del valor reproductivo por clase de talla (v), estimado como el vector propio izquierdo asociado al valor propio dominante de la matriz (Caswell, 2001).

Se llevaron a cabo análisis de sensibilidad y elasticidad de cada matriz anual (Caswell, 1978; de Kroon et al., 1986, 2000) utilizando las siguientes ecuaciones:

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

Donde:

v_i = i -ésimo elemento del vector propio izquierdo



$w_j = j$ -ésimo elemento del vector propio derecho

$\langle w \ v \rangle =$ producto escalar, que es el producto de los vectores propios derecho (vector columna) e izquierdo (como un transpuesto, es decir, vector renglón).

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

Debido a que la suma de las entradas de una matriz de elasticidades equivale a uno ($\sum e_{ij} = 1$; Mesterton-Gibbons, 1993), éstas permiten comparar la contribución relativa de cada tasa vital (de cada entrada de la matriz de transición) a la tasa de crecimiento poblacional entre poblaciones de una misma especie e incluso entre especies distintas (de Kroon et al., 1986, 2000). Adicionalmente, al sumar todas las elasticidades correspondientes a cada categoría de tamaño es posible saber cuál de ellas realiza una mayor contribución relativa a la persistencia de la población. Similarmente, al sumar las elasticidades correspondientes a cada proceso demográfico (fecundidad, crecimiento y supervivencia) es posible llevar a cabo comparaciones dentro de y entre especies. Así, con base en la elasticidad por proceso demográfico (supervivencia, crecimiento y fecundidad), se compararon las diferentes estrategias demográficas de *A. tigris* y *U. stansburiana* mediante el uso del triángulo demográfico (Silvertown et al., 1993). Este último es una herramienta que permite observar y comparar gráficamente cuál es el proceso demográfico (concebidos como componentes de la adecuación, por su influencia en λ ; Benton y Grant, 1999; Heppell et al., 2000; Oli y Dobson, 2003) con la mayor importancia relativa para el crecimiento de las poblaciones.

Los intervalos de confianza de λ se calcularon utilizando la siguiente ecuación:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (s_{ij})^2 \times V(a_{ij})$$



Donde:

$V(\lambda)$ = Varianza de la tasa finita de crecimiento poblacional

$V(a_{ij})$ = Varianza de la entrada a_{ij} de la matriz

S_{ij} = Sensibilidad de cada entrada de la matriz.

La varianza de las entradas correspondientes a las probabilidades de crecimiento y de permanencia, que tienen una distribución binomial, se calcularon como sigue:

$$V(a_{ij}) = a_{ij}((1 - a_{ij})/n)$$

Donde:

n = número de organismos utilizados para estimar cada tasa vital.

La varianza de las entradas de fecundidad se estimaron simplemente usando la variabilidad observada en el número de huevos encontrados en los oviductos de las hembras que se disectaron para calcular la fecundidad per cápita.

A partir de las 10 matrices anuales de proyección poblacional, se obtuvo una matriz promedio, de la cual se estimó de la tasa finita de crecimiento poblacional (i.e. λ_{prom}) con sus respectivos intervalos de confianza.

Simulaciones estocásticas

De acuerdo con este método, cada iteración en la proyección de la población a través del tiempo (i.e., la multiplicación de una matriz de proyección por un vector que representa la estructura poblacional actual para obtener la estructura poblacional del siguiente año) se lleva a cabo con una matriz distinta escogida de manera aleatoria de



entre las matrices obtenidas bajo diferentes circunstancias (en diferentes años). De esta forma la proyección poblacional a largo plazo, está compuesta por la integración de todas las matrices anuales observadas.

A cada matriz se le asigna un valor de probabilidad de ser escogida dentro del procedimiento iterativo en función de la probabilidad estimada que tiene un determinado comportamiento demográfico de repetirse a través del tiempo. Para ello, primero fue necesario conocer si la variación temporal (anual) en la precipitación o en la temperatura estuvo asociada a la variación demográfica, por lo que se correlacionaron las tasas de crecimiento poblacional de cada especie con la variación entre años en la temperatura y precipitación registradas en la zona de estudio. Una vez identificado el factor ambiental que más se asoció con la variación en la dinámica de las poblaciones, entonces se procedió a asignar las probabilidades de aparición de cada matriz en la proyección poblacional a largo plazo de acuerdo con el factor ambiental correspondiente. Por ejemplo, si la matriz de transición entre 1976 y 1977 correspondió a un año con una temperatura promedio de 9.4°C, entonces la frecuencia de años con temperaturas medias similares a este valor dentro del periodo comprendido entre 1950 y 2006 (Climatological Data Annual Summary Utah, 1950-2006) se tomó como la probabilidad de asignar a la matriz 76-77 en el procedimiento iterativo de proyección poblacional.

Cada simulación (i.e., para cada especie) consistió de 30 réplicas de 1000 iteraciones en cada una. En cada réplica se obtuvo una tasa intrínseca de crecimiento (r) a partir de la pendiente resultante de la regresión entre el tamaño poblacional proyectado (en escala logarítmica) y el tiempo. De este modo se utilizó el valor de r para calcular la tasa finita de crecimiento estocástica (λ_s), puesto que $\lambda_s = e^r$, donde e es la base de los logaritmos naturales. Finalmente, el promedio de λ_s para las 30 repeticiones se consideró como la tasa de crecimiento poblacional a largo plazo al



integrar todas las matrices de transición anuales. También de estas simulaciones se estimó la probabilidad de extinción local como la frecuencia con la que se obtuvieron valores de λ_s por debajo de la unidad en las 30 réplicas (Mandujano et al., 2001; Mondragón et al., 2004; Zúñiga-Vega et al., 2007).

Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida

Se obtuvieron las contribuciones de cada proceso demográfico (fecundidad, permanencia y crecimiento) a la variación interanual observada en la λ de ambas especies mediante el siguiente procedimiento. Primero se calculó la matriz promedio ($M..$) del conjunto de matrices de transición. Posteriormente, se obtuvieron matrices promedio entre cada matriz de transición y $M..$ denotadas como $M.$, a las cuales se les calcularon las sensibilidades. La diferencia de cada matriz de transición y la matriz promedio $M..$ multiplicada por la sensibilidad de cada $M.$ da lugar a la matriz anual de contribuciones, de la siguiente manera:

$$C^{(t)} = (A^{(t)} - M..) \circ S_{M^{(t)}}$$

Donde:

$C^{(t)}$ = Matriz de contribución del periodo anual t.

$A^{(t)}$ = Matriz de transición anual correspondiente al periodo t.

$M..$ = Matriz promedio del conjunto de matrices de transición.

$M.^{(t)}$ = Matriz promedio entre $A^{(t)}$ y $M..$.

$S_{M^{(t)}}$ = Matriz de sensibilidades de cada matriz $M.$

El símbolo “ \circ ” denota la multiplicación de matrices de tipo “Hadamard” en el que se multiplica cada uno de los elementos de una matriz por su elemento



correspondiente en la otra (Caswell, 2001). Finalmente se sumaron y graficaron las entradas de la matriz de contribuciones correspondientes a cada categoría y proceso demográfico.



RESULTADOS

Estimaciones de fecundidad

Ambas especies presentaron una relación positiva entre el logaritmo del tamaño de la puesta y la LHC (Figs. 7 y 8). Para *A. tigris* la regresión resultó no significativa ($p = 0.13$). No obstante, se tomó la decisión de utilizar esta relación en los análisis demográficos subsiguientes por tres razones: 1) los datos provienen directamente de organismos pertenecientes a la zona de estudio; 2) las relaciones encontradas en la literatura no proveen buenos estimados por pertenecer a sitios lejanos y con condiciones ambientales muy distintas (e.g. Turner et al., 1969; Vitt y Ohmart, 1977); 3) a pesar de la pendiente no significativa de esta relación, sí se observa una tendencia a aumentar el número de huevos en las hembras más grandes, por lo que el uso de esta regresión permitió estimar un tamaño de puesta distinto para cada categoría adulta. En el caso de *U. stansburiana* esta relación sí fue significativa ($p < 0.001$; Fig. 8).

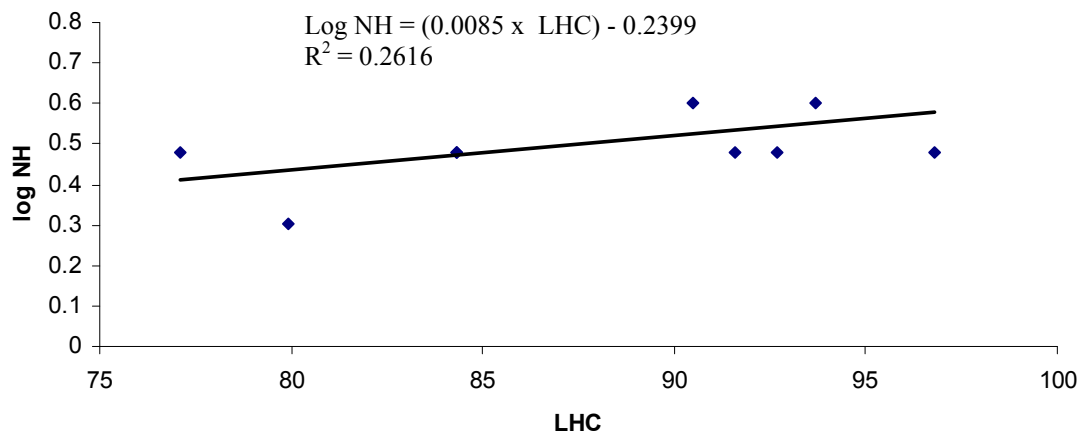


Fig. 7. Relación longitud hocico-cloaca (LHC) –número de huevos por hembra en escala logarítmica (Log NH) de las poblaciones de *Aspidoscelis tigris* pertenecientes a los condados adyacentes a la zona de estudio

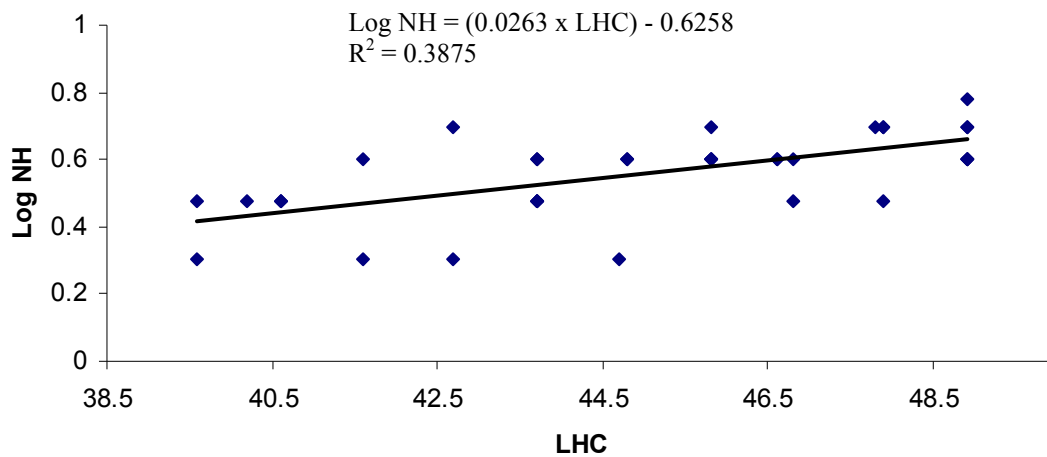


Fig. 8. Relación longitud hocico-cloaca (LHC) –número de huevos en escala logarítmica (Log NH) por hembra de las poblaciones de *Uta stansburiana* pertenecientes a los condados adyacentes a la zona de estudio

Estimaciones de supervivencia

El mejor modelo ajustado a los datos de marca y recaptura para la población de *A. tigris* considera variación interanual en la supervivencia de los *Adultos 2* [$\Phi A2(t)$] en tanto que p y ψ permanecen constantes a través del tiempo (Tabla 1). Este modelo fue mucho más verosímil con respecto del segundo mejor que incluye también variación temporal en la supervivencia de las *Crías* ($\Delta AIC > 7$) y por si mismo representa más del 95% del apoyo total (w del mejor modelo = 0.967; Tabla 1).



Tabla 1. Modelos con mayor verosimilitud de entre todos los que se ajustaron a los datos de marcaje y recaptura de ambas especies. Φ = supervivencia, p = probabilidad de recaptura, ψ = probabilidad de transición, C = Crías, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, t = el parámetro es variable en el tiempo, . = el parámetro es constante a través del tiempo. AIC = Criterio de Información de Akaike, Δ AIC = diferencia entre el mejor modelo y los restantes en sus respectivos valores de AIC, w = peso normalizado de cada modelo.

<i>Aspidoscelis tigris:</i>	AIC	Δ AIC	w
{FC(.), FA1(.), FA2(t), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(.),yA1(.)yA2(.)}	781.92	0	0.967
{FC(t), FA1(.), FA2(t), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(.),yA1(.)yA2(.)}	790.38	8.46	0.0141
{FC(t), FA1(.), FA2(.), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(.),yA1(.)yA2(.)}	790.41	8.49	0.0139
{FC(t), FA1(.), FA2(.), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(t),yA1(.)yA2(.)}	793.64	11.7	0.0028
{FC(.), FA1(t), FA2(t), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(.),yA1(.)yA2(.)}	795.82	13.9	0.0009
{FC(.), FA1(t), FA2(.), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(.),yA1(.)yA2(.)}	796.26	14.3	0.0007
{FC(t), FA1(.), FA2(t), pC(.), pA1(.), pA2(.), yC(t),yA1(.)yA2(.)}	796.87	15	0.0006
 <i>Uta stansburiana:</i>	 AIC	 Δ AIC	 w
{FA1(t), FA2(.), pA1(t), pA2(.), yA1(.)yA2(.)}	726.29	0	0.6742
{FA1(t), FA2(.), pA1(.), pA2(.), yA1(.)yA2(.)}	727.76	1.47	0.3237
{FA1(.), FA2(.), pA1(t), pA2(.), yA1(t)yA2(.)}	739.04	12.8	0.0012
{FA1(t), FA2(.), pA1(.), pA2(t), yA1(.)yA2(.)}	739.27	13	0.001

Por otro lado el modelo que mejor se ajustó al comportamiento de la población de *U. stansburiana* es el que considera que Φ y p varían en el tiempo únicamente en los adultos pequeños [Φ A1(t), p A1(t)], mientras que todos los otros parámetros son constantes. No existe evidencia de que haya una diferencia real entre este modelo y el siguiente mejor (Δ AIC = 1.467) en el que la probabilidad de captura es también constante para los *Adultos 1* [p A1(.)], sin embargo utilizamos los estimados obtenidos por el primer modelo ya que este fue el de menor AIC.

Las estimaciones ponderadas de supervivencia de *A. tigris* muestran variaciones temporales significativas en los *Adultos 2*. La supervivencia de esta categoría experimentó un descenso progresivo desde el primer periodo estudiado (76-77), alcanzando su valor mínimo (0.01) en las transiciones 80-81 y 81-82. A partir del



periodo 82-83 la supervivencia de esta clase mostró una rápida recuperación (0.99) que fluctuó notablemente en los años siguientes (Fig. 9). Como lo indica el mejor modelo para *A. tigris*, la supervivencia de *Crías* y *Adultos 1* fue prácticamente constante año con año.

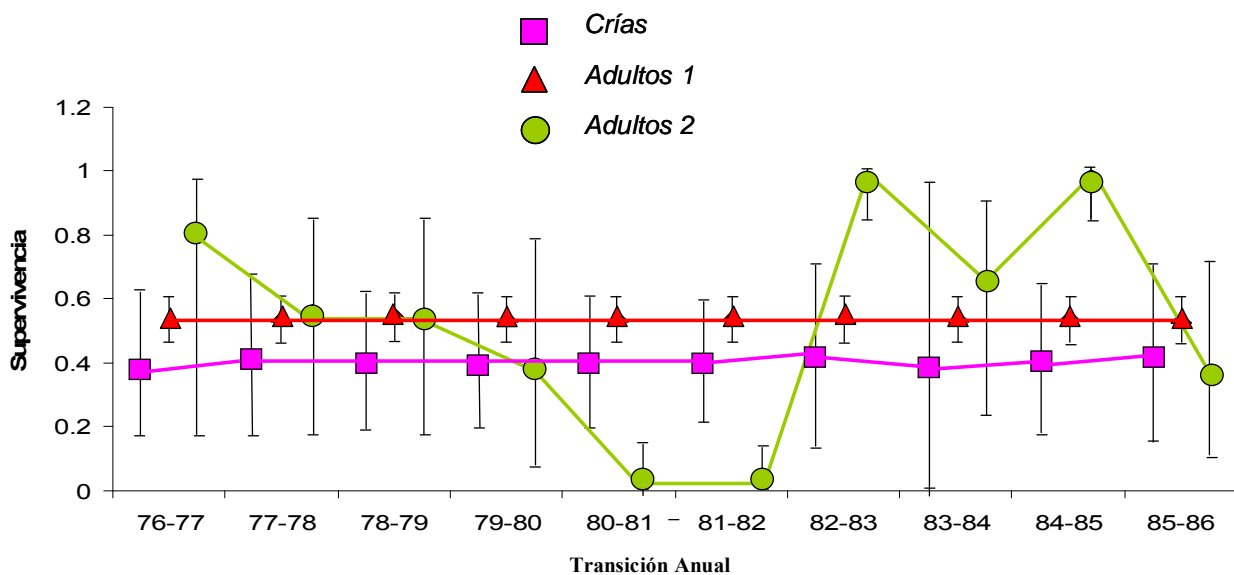


Fig. 9. Variación interanual en la supervivencia de las diferentes fases del ciclo de vida de *Aspidozelis tigris*. Las barras indican intervalos de confianza (95%).

En *U. stansburiana* la supervivencia de los *Adultos 1* mostró variaciones temporales importantes con disminuciones progresivas después de años relativamente favorables (Fig. 10). La supervivencia de esta categoría osciló entre 0.217 y 0.643 (Fig. 10). Como lo indican los dos mejores modelos para esta especie, la supervivencia de los *Adultos 2* fue esencialmente constante a través de los años.

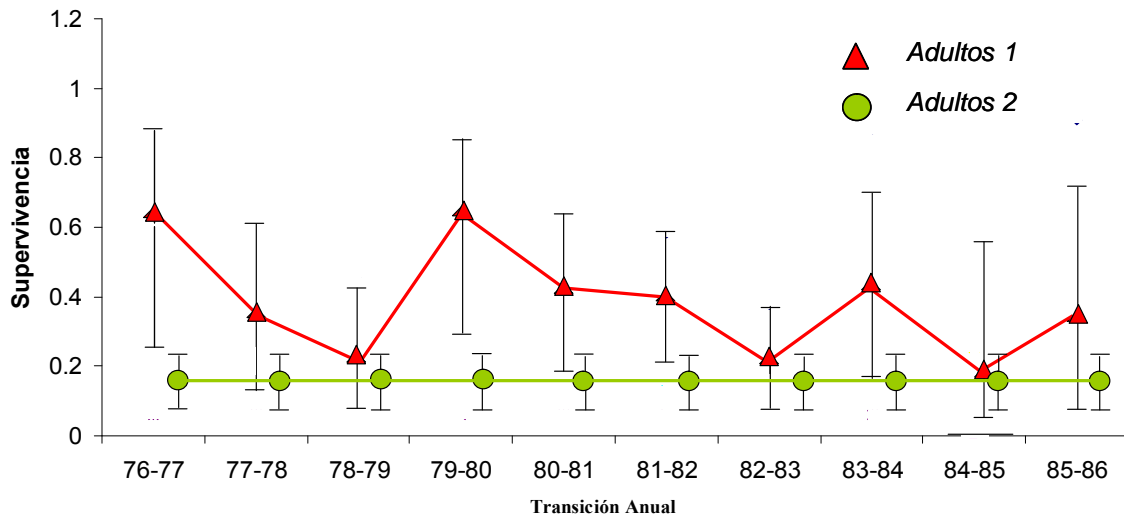


Fig. 10. Variación interanual en la supervivencia de las diferentes fases del ciclo de vida de *Uta stansburiana*. Las barras indican intervalos de confianza (95%).

Matrices anuales de proyección poblacional

Ocho de las diez matrices de transición construidas para *A. tigris* indicaron un potencial de decremento poblacional (Tabla 2). Sin embargo, sólo tres de ellas tuvieron lambdas significativamente menores de 1 y se presentaron de manera consecutiva entre los años 79-82 (Fig. 11). Solamente se presentaron dos años con valores de λ mayores que uno. Éstas correspondieron a los intervalos 82-83 y 84-85. Ambos valores de λ fueron estadísticamente distintos de la unidad y estuvieron asociados a una baja temperatura media anual (Fig. 11). En *U. stansburiana* siete de las 10 matrices mostraron un valor de λ por encima de uno (Fig. 12; Tabla 3), dos de estos valores resultaron significativamente distintos de uno, y estuvieron asociados a condiciones climáticas de baja precipitación y alta temperatura (Fig. 12; Tabla 3). De las tres matrices con un valor inferior a uno, dos presentaron un potencial de decremento significativo. Las transiciones estadísticamente favorables (aquellas con λ significativamente mayor que uno) se presentaron entre los años 76-77 y 79-80 en tanto que las desfavorables (aquellas con λ significativamente menor que uno) en las transiciones 78-79 y 82-83, (Fig. 12).



Tabla 2. Matrices de proyección poblacional de los diez periodos anuales de *Aspidoscelis tigris*, donde λ = tasa finita de crecimiento poblacional \pm intervalo de confianza al 95%, w = estructura estable por categorías y v = valor reproductivo de cada categoría.

	<i>Crías</i>	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>	w	v
76-77	$\lambda = 0.95 \pm 0.09$				
<i>Crías</i>	0.24	1.37	1.68	0.68	0.06
<i>Adultos 1</i>	0.15	0.47	0	0.21	0.28
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.79	0.11	0.66
77-78	$\lambda = 0.90 \pm 0.1$				
<i>Crías</i>	0.26	1.34	1.66	0.69	0.11
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.26	0.42
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.53	0.06	0.48
78-79	$\lambda = 0.91 \pm 0.1$				
<i>Crías</i>	0.25	1.46	1.70	0.70	0.10
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.25	0.43
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.54	0.05	0.47
79-80	$\lambda = 0.87 \pm 0.1$				
<i>Crías</i>	0.25	1.34	1.68	0.69	0.12
<i>Adultos 1</i>	0.15	0.47	0	0.26	0.48
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.38	0.04	0.40
80-81	$\lambda = 0.87 \pm 0.11$				
<i>Crías</i>	0.25	1.42	1.68	0.70	0.14
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.27	0.57
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.01	0.03	0.28
81-82	$\lambda = 0.86 \pm 0.11$				
<i>Crías</i>	0.25	1.44	1.68	0.70	0.14
<i>Adultos 1</i>	0.15	0.47	0	0.27	0.58
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.01	0.03	0.28
82-83	$\lambda = 1.07 \pm 0.05$				
<i>Crías</i>	0.26	1.44	1.68	0.66	0.04
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.17	0.19
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.99	0.17	0.77
83-84	$\lambda = 0.90 \pm 0.09$				
<i>Crías</i>	0.25	1.30	1.66	0.68	0.08
<i>Adultos 1</i>	0.15	0.47	0	0.24	0.36
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.65	0.08	0.56
84-85	$\lambda = 1.07 \pm 0.05$				
<i>Crías</i>	0.25	1.40	1.68	0.65	0.04
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.17	0.19
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.99	0.18	0.77
85-86	$\lambda = 0.90 \pm 0.11$				
<i>Crías</i>	0.26	1.47	1.72	0.70	0.12
<i>Adultos 1</i>	0.16	0.47	0	0.26	0.48
<i>Adultos 2</i>	0	0.08	0.37	0.04	0.39



Tabla 3. Matrices de proyección poblacional de los diez periodos anuales de *U. stansburiana*, donde λ = tasa finita de crecimiento poblacional \pm intervalo de confianza al 95%, w = estructura estable por categorías y v = valor reproductivo de cada categoría.

	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>	w	v
76-77	$\lambda = 1.21 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	1.01	0.87	0.81	0.55
<i>Adultos 2</i>	0.24	0.16	0.19	0.45
77-78	$\lambda = 1.02 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.88	0.90	0.87	0.49
<i>Adultos 2</i>	0.13	0.16	0.13	0.51
78-79	$\lambda = 0.89 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.79	0.82	0.89	0.47
<i>Adultos 2</i>	0.09	0.16	0.11	0.53
79-80	$\lambda = 1.24 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	1.05	0.85	0.81	0.56
<i>Adultos 2</i>	0.25	0.16	0.19	0.44
80-81	$\lambda = 1.07 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.92	0.82	0.85	0.53
<i>Adultos 2</i>	0.16	0.16	0.15	0.47
81-82	$\lambda = 1.04 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.89	0.84	0.85	0.51
<i>Adultos 2</i>	0.16	0.16	0.15	0.49
82-83	$\lambda = 0.84 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.74	0.82	0.89	0.46
<i>Adultos 2</i>	0.09	0.16	0.11	0.54
83-84	$\lambda = 1.08 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.92	0.82	0.84	0.53
<i>Adultos 2</i>	0.17	0.16	0.16	0.47
84-85	$\lambda = 0.95 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.85	0.83	0.89	0.49
<i>Adultos 2</i>	0.10	0.16	0.11	0.51
85-86	$\lambda = 1.04 \pm 0.07$			
<i>Adultos 1</i>	0.91	0.89	0.87	0.50
<i>Adultos 2</i>	0.13	0.16	0.13	0.50

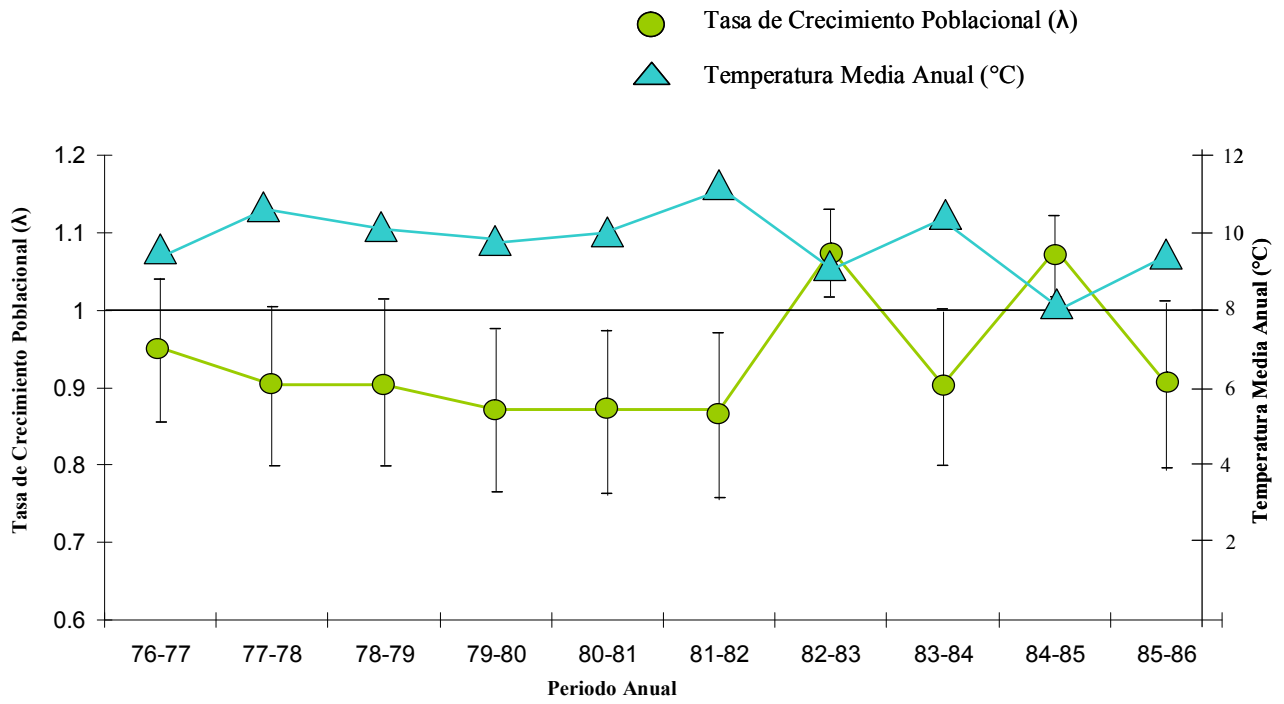


Fig. 11. Representación gráfica de la variación interanual en la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *Aspidoscelis tigris*, y de la temperatura media anual a lo largo del periodo de estudio.

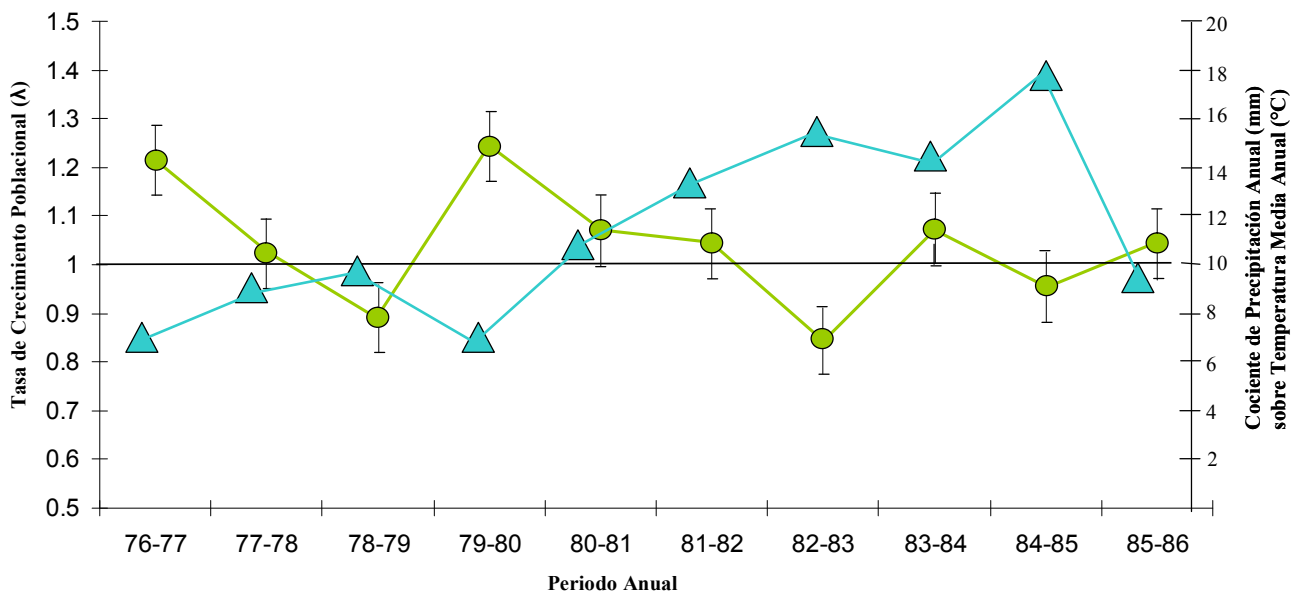


Fig. 12. Representación gráfica de la variación interanual en la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *Uta stansburiana*, y del cociente de la precipitación anual (mm) sobre la temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$).



De manera general, la estructura estable de edades proyectada por los modelos matriciales (w) indicó, para ambas especies, que se esperaría una mayor proporción de organismos de las primeras categorías en todos los años (Tablas 2 y 3). En cuanto al valor reproductivo (v) se observó que cuando una categoría de adultos sobrevivió en una mejor proporción entonces el valor reproductivo fue mayor en esa categoría. En *A. tigris* los *Adultos 1* tuvieron mayor valor reproductivo entre los años 79-82 y en la transición 85-86 en donde la supervivencia de los *Adultos 1* fue mayor (Tabla 2; Fig. 9). En el resto de los años la supervivencia y el valor reproductivo de los *Adultos 2* fue mayor que la de los *Adultos 1* (Tabla 2; Fig. 9). En el caso de *U. stansburiana* el valor reproductivo fue muy similar en ambas categorías y para todos los años (Tabla 3).

A partir de las matrices de sensibilidad (Apéndices A y B) se pudieron obtener las matrices de elasticidad (Tablas 4 y 5), las cuales mostraron que en *A. tigris* la tasa vital con mayor contribución relativa al crecimiento poblacional fue la permanencia de los *Adultos 1* en siete de los diez periodos anuales. En los periodos 76-77, 82-83 y 84-85, cuando la supervivencia de los *Adultos 2* fue muy alta, la permanencia de esta última categoría tuvo una mayor elasticidad. Asimismo en el primer año el crecimiento de las *Crias* tuvo el mismo valor de elasticidad que la permanencia de los *Adultos 1* (Tabla 4). Los resultados muestran que el proceso demográfico más importante en esta especie fue la permanencia de los organismos en su misma categoría. Este patrón fue observado durante todo el periodo de muestreo (Fig. 13). Por el contrario la elasticidad por categoría varió a través del tiempo en respuesta a la supervivencia de los *Adultos 2* (Fig. 14). Se observó que cuando la elasticidad de los *Adultos 2* disminuye, la elasticidad de las otras categorías aumenta y viceversa. (Fig. 14). Por otra parte, en *U. stansburiana* la tasa vital con mayor contribución relativa al crecimiento poblacional en todas las transiciones fue la reproducción de los *Adultos 1*. En esta especie la reproducción fue claramente el proceso demográfico que mayor impacto tuvo sobre λ ,



patrón que se mantuvo constante en todos los años de estudio (Fig. 15). Asimismo, la categoría con mayor contribución relativa al crecimiento poblacional fue la de *Adultos I* a lo largo de todo el periodo de muestreo (Fig. 17).

Al integrar la variación temporal mediante las matrices promedio, se obtuvo una λ mayor y otra menor que uno para *A. tigris* y *U. stansburiana* respectivamente. Estos valores no difirieron de la unidad de manera significativa ($\lambda_{prom} A. tigris = 0.89 \pm 0.18$; $\lambda_{prom} U. stansburiana = 1.04 \pm 0.065$).



Tabla 4. Matrices de elasticidad correspondientes a cada matriz de proyección poblacional de *Aspidoscelis tigris*. Las entradas de la matriz cuyo valor es igual a cero implican un proceso demográfico que no se presentó en las poblaciones estudiadas. La entrada resaltada en cada matriz es el valor con mayor elasticidad.

	<i>Crías</i>	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
76-77	$\lambda = 0.948$		
<i>Crías</i>	0.06	0.11	0.07
<i>Adultos 1</i>	0.17	0.17	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.07	0.35
77-78	$\lambda = 0.903$		
<i>Crías</i>	0.10	0.20	0.05
<i>Adultos 1</i>	0.25	0.27	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.05	0.08
78-79	$\lambda = 0.906$		
<i>Crías</i>	0.10	0.20	0.05
<i>Adultos 1</i>	0.25	0.27	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.05	0.07
79-80	$\lambda = 0.871$		
<i>Crías</i>	0.11	0.21	0.04
<i>Adultos 1</i>	0.26	0.30	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.04	0.03
80-81	$\lambda = 0.867$		
<i>Crías</i>	0.11	0.24	0.03
<i>Adultos 1</i>	0.27	0.32	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.03	0
81-82	$\lambda = 0.863$		
<i>Crías</i>	0.11	0.24	0.03
<i>Adultos 1</i>	0.27	0.32	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.03	0
82-83	$\lambda = 1.073$		
<i>Crías</i>	0.03	0.05	0.05
<i>Adultos 1</i>	0.10	0.08	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.05	0.64
83-84	$\lambda = 0.898$		
<i>Crías</i>	0.08	0.15	0.07
<i>Adultos 1</i>	0.22	0.24	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.07	0.17
84-85	$\lambda = 1.069$		
<i>Crías</i>	0.03	0.04	0.05
<i>Adultos 1</i>	0.09	0.07	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.05	0.66
85-86	$\lambda = 0.9$		
<i>Crías</i>	0.11	0.23	0.04
<i>Adultos 1</i>	0.27	0.29	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.04	0.03



Tabla 5. Matrices de elasticidad correspondientes a cada matriz de proyección poblacional de *Uta stansburiana*. Las entradas de la matriz cuyo valor es igual a cero implican un proceso demográfico que no se presentó en las poblaciones estudiadas. La entrada resaltada en cada matriz es el valor con mayor elasticidad.

	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
76-77	$\lambda = 1.212$	
<i>Adultos 1</i>	0.70	0.14
<i>Adultos 2</i>	0.14	0.02
77-78	$\lambda = 1.022$	
<i>Adultos 1</i>	0.74	0.12
<i>Adultos 2</i>	0.12	0.02
78-79	$\lambda = 0.889$	
<i>Adultos 1</i>	0.78	0.10
<i>Adultos 2</i>	0.10	0.02
79-80	$\lambda = 1.242$	
<i>Adultos 1</i>	0.71	0.13
<i>Adultos 2</i>	0.13	0.02
80-81	$\lambda = 1.068$	
<i>Adultos 1</i>	0.74	0.12
<i>Adultos 2</i>	0.12	0.02
81-82	$\lambda = 1.042$	
<i>Adultos 1</i>	0.73	0.12
<i>Adultos 2</i>	0.12	0.02
82-83	$\lambda = 0.843$	
<i>Adultos 1</i>	0.76	0.11
<i>Adultos 2</i>	0.11	0.02
83-84	$\lambda = 1.076$	
<i>Adultos 1</i>	0.74	0.12
<i>Adultos 2</i>	0.12	0.02
84-85	$\lambda = 0.954$	
<i>Adultos 1</i>	0.79	0.10
<i>Adultos 2</i>	0.10	0.02
85-86	$\lambda = 1.04$	
<i>Adultos 1</i>	0.76	0.11
<i>Adultos 2</i>	0.11	0.02

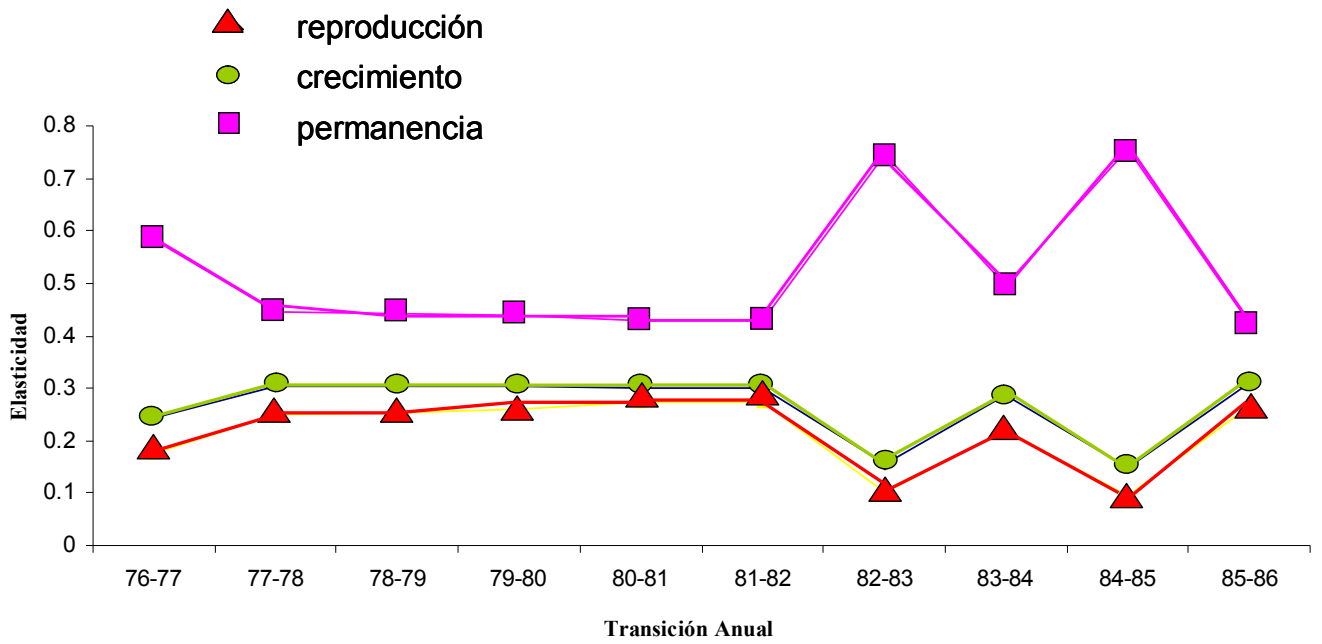


Fig. 13. Comportamiento temporal de las elasticidades por proceso demográfico de *Aspidoscelis tigris*.

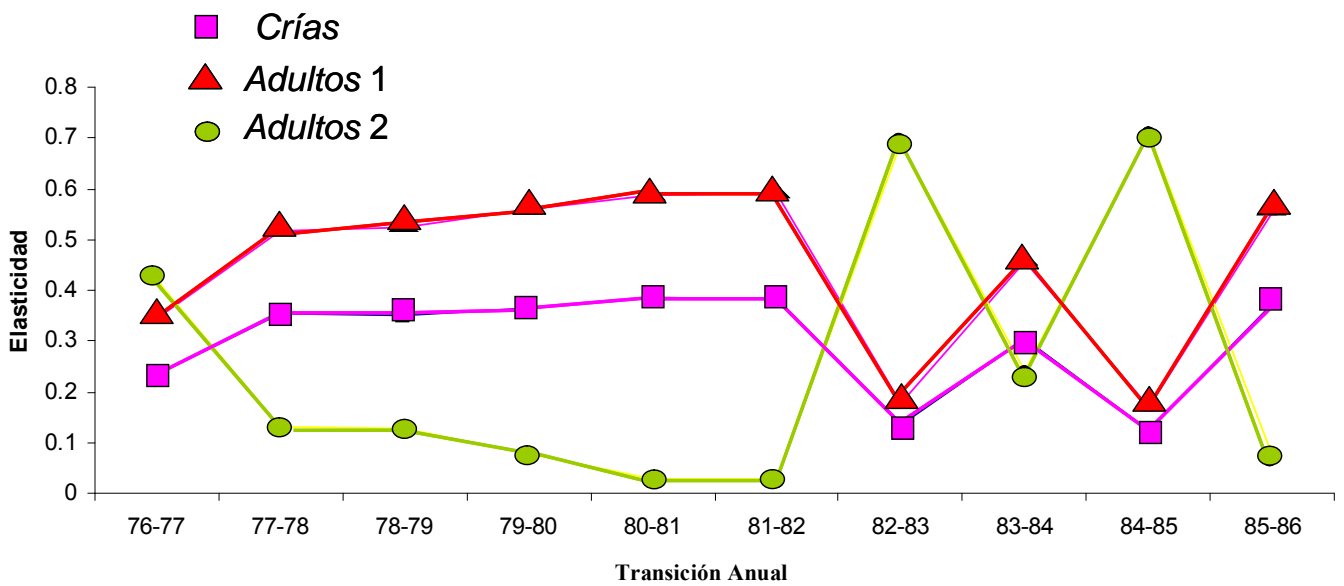


Fig. 14. Comportamiento temporal de las elasticidades por categoría de talla de *Aspidoscelis tigris*.

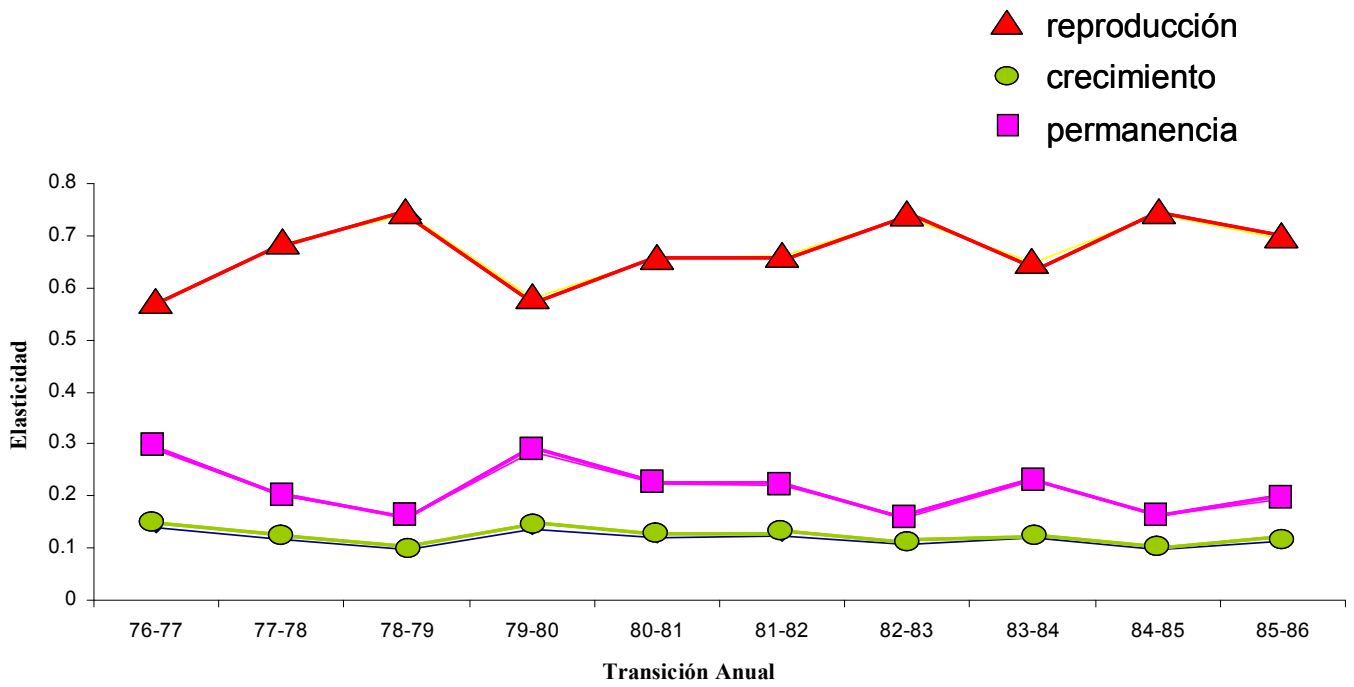


Fig. 15. Comportamiento temporal de las elasticidades por proceso demográfico de *U. stansburiana*.

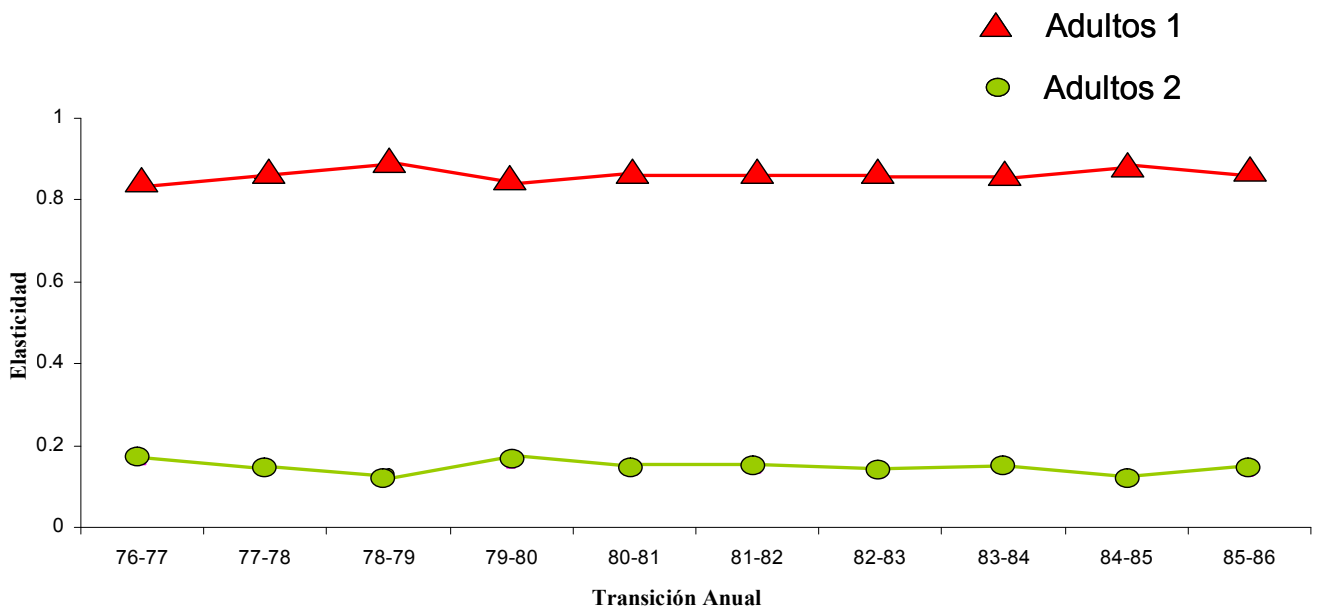


Fig. 16. Comportamiento temporal de las elasticidades por categoría de talla de *Uta stansburiana*.



A través del triángulo demográfico se pudieron distinguir claramente dos estrategias demográficas completamente distintas entre las especies. Por un lado, *A. tigris* es una población cuya λ presenta mayor dependencia de la permanencia de los individuos. Esta tendencia se intensificó durante los periodos 82-83 y 84-85 (puntos 7 y 9 dentro de la elipse con línea continua de la Fig. 17). El resto de los años la población se ubica en una posición relativamente más central dentro de la gráfica (Fig. 17). En contraste, la λ de la población de *U. stansburiana* depende principalmente de la reproducción. Los años en los que la población se ubicó más cerca del extremo de la reproducción fueron en los intervalos 78-79, 82-83 y 84-85 (puntos 3, 7 y 9 dentro de la elipse con línea punteada de la Fig. 17). Finalmente, los años con menor impacto de este proceso demográfico fueron las transiciones 76-77 y 79-80 (puntos 1 y 4 dentro de la elipse con línea punteada de la Fig. 17).

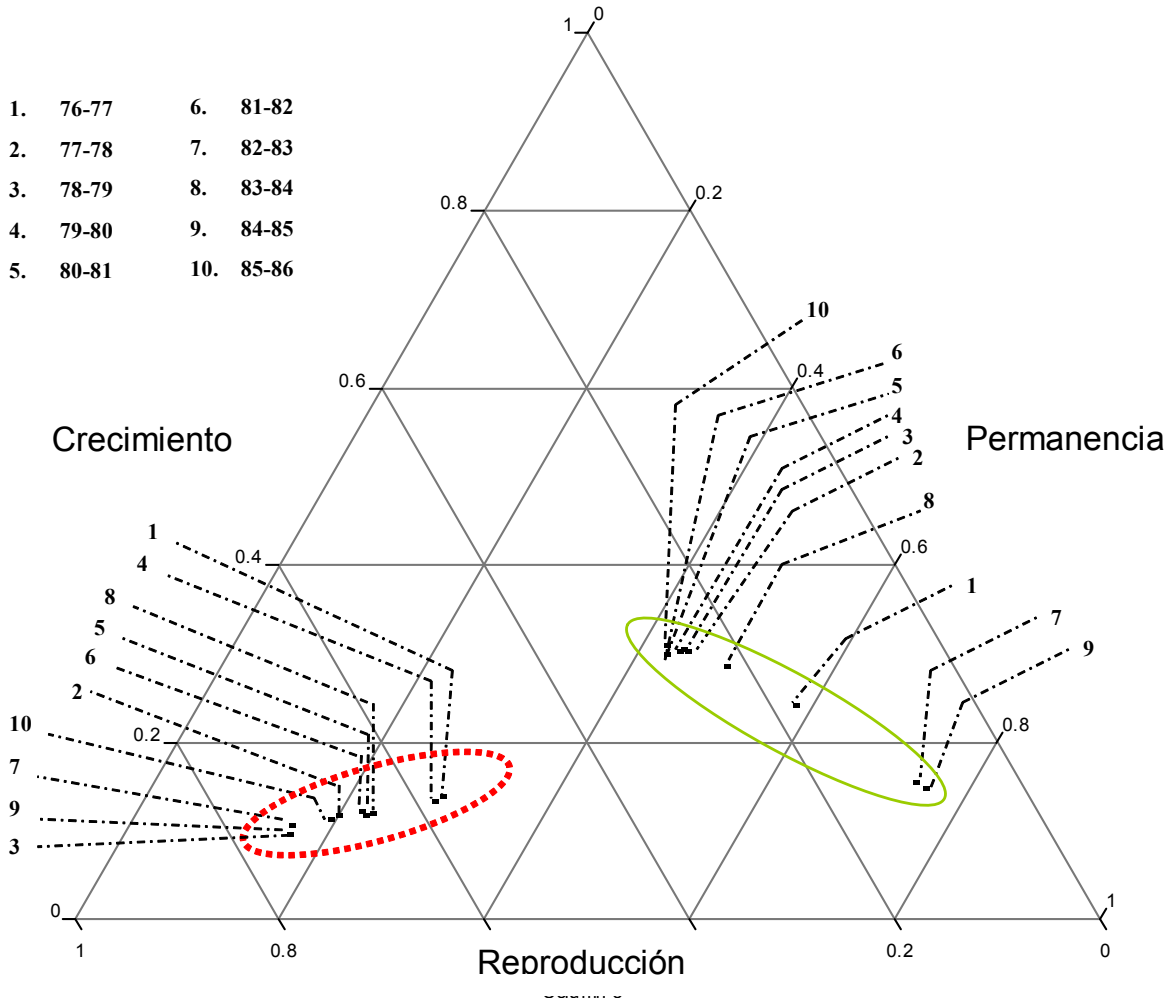


Fig. 17. Localización dentro del triángulo demográfico de las poblaciones estudiadas de acuerdo con los valores de elasticidad de cada proceso demográfico. Cada eje representa la elasticidad del proceso demográfico correspondiente. Los puntos localizados dentro de la elipse de línea continua corresponden a las matrices anuales de *Aspidoscelis tigris*. Los puntos dentro de la elipse de línea punteada representan las matrices anuales de *Uta stansburiana*.



Simulaciones estocásticas

Al correlacionar las tasas de crecimiento poblacional de ambas especies con la precipitación y la temperatura se encontró que, en el caso de *A. tigris*, la relación que resultó significativa fue entre λ y la temperatura media anual ($r = -0.7339$, $p = 0.015$). En *U. stansburiana* la variable que mostró una mayor asociación con λ fue el cociente de precipitación/temperatura de cada año que tuvo una relación negativa marginalmente significativa con los valores de λ ($r = -0.631$, $p = 0.0504$).

Durante los años en los que el crecimiento poblacional de las dos especies fue estadísticamente mayor a uno (años favorables) se presentaron condiciones climáticas particulares (temperatura media anual $\leq 9.3^{\circ}\text{C}$ y cociente precipitación/temperatura < 7 en *A. tigris* y *U. stansburiana*, respectivamente). De acuerdo con la frecuencia de años con estas condiciones durante el periodo comprendido entre 1950 y 2006, se asignó a cada matriz una probabilidad específica de aparición durante el proceso de iteración en las simulaciones estocásticas.

La proporción de años con temperaturas menos calientes (temperatura media anual $\leq 9.3^{\circ}\text{C}$) fue de 0.16. Esta probabilidad se dividió entre dos, que fue el número de años favorables, y el resultado (0.08) fue justamente la probabilidad asignada a las matrices asociadas a años favorables para el caso de *A. tigris*. Por su parte, la frecuencia de años con baja precipitación y altas temperaturas fue de = 0.21. Al igual que en *A. tigris*, esta probabilidad se dividió entre dos, ya que fue el número de transiciones favorables, por lo tanto 0.105 fue la probabilidad que se asignó en el proceso iterativo a las matrices de *U. stansburiana* que arrojaron una $\lambda > 1$. Las proyecciones poblacionales mostraron dos escenarios drásticamente distintos para cada especie: *A. tigris* obtuvo una $\lambda_s = 0.89 \pm 0.003$ en tanto que en *U. stansburiana* $\lambda_s = 1.03 \pm 0.008$.

De acuerdo con el estimado de la proyección estocástica, todas las λ_s proyectadas para *A. tigris* resultaron por debajo de la unidad. Si el comportamiento



demográfico de *A. tigris* se mantuviera parecido al presentado durante el periodo de estudio, la probabilidad de extinción en esta población sería de 100%. Por el contrario en *U. stansburiana* ocurrió exactamente lo contrario, pues todas las λ_s resultaron por encima de uno, de modo que bajo este escenario demográfico la probabilidad de extinción de esta población sería nula.

Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida

Excepto durante las transiciones de los años 77-78 y 78-79, el proceso demográfico que determinó en mayor proporción las variaciones en el potencial de crecimiento poblacional de *A. tigris* fue la permanencia (Fig. 18). La contribución de la permanencia fue positiva en cinco transiciones (i. e. el valor de este proceso demográfico generó variación en λ), negativa en cuatro (i. e. atenuó variación en λ) y nula en una (i. e. no hubo efecto). Asimismo, la categoría de *Adultos 2* predominó durante los mismos años como la más influyente sobre λ (Fig. 19).

Por el contrario, en *U. stansburiana*, la permanencia de los organismos fue un proceso poco determinante comparado con el crecimiento y la reproducción (Fig. 20). Excepto por los periodos 81-82 y 85-86, ambos procesos contribuyeron de forma positiva y negativa (i. e. generaron o atenuaron variación en λ) de manera simultánea. Cada proceso tuvo cinco contribuciones positivas y cinco negativas (Fig. 20). Del mismo modo, en contraste con *A. tigris*, en *U. stansburiana* la categoría que más impactó sobre las variaciones temporales en el comportamiento numérico de la población fue la de *Adultos 1*, categoría que en ocho de las diez transiciones tuvo la mayor contribución. En total esta categoría tuvo cuatro contribuciones positivas, cinco negativas y una nula (Fig. 21).

Las contribuciones de cada una de las entradas de las matrices de proyección de *A. tigris* y *U. stansburiana*, se resumen en las figuras 22 y 23.

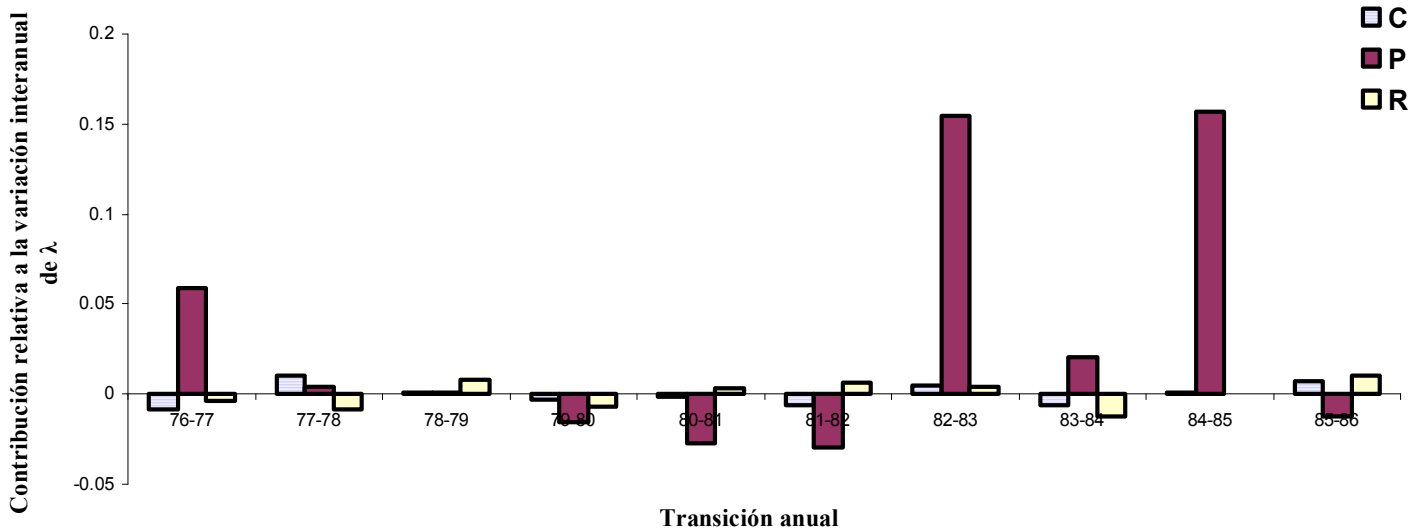


Fig. 18. Contribuciones de los procesos demográficos a la variación interanual en λ en *Aspidoscelis tigris*.

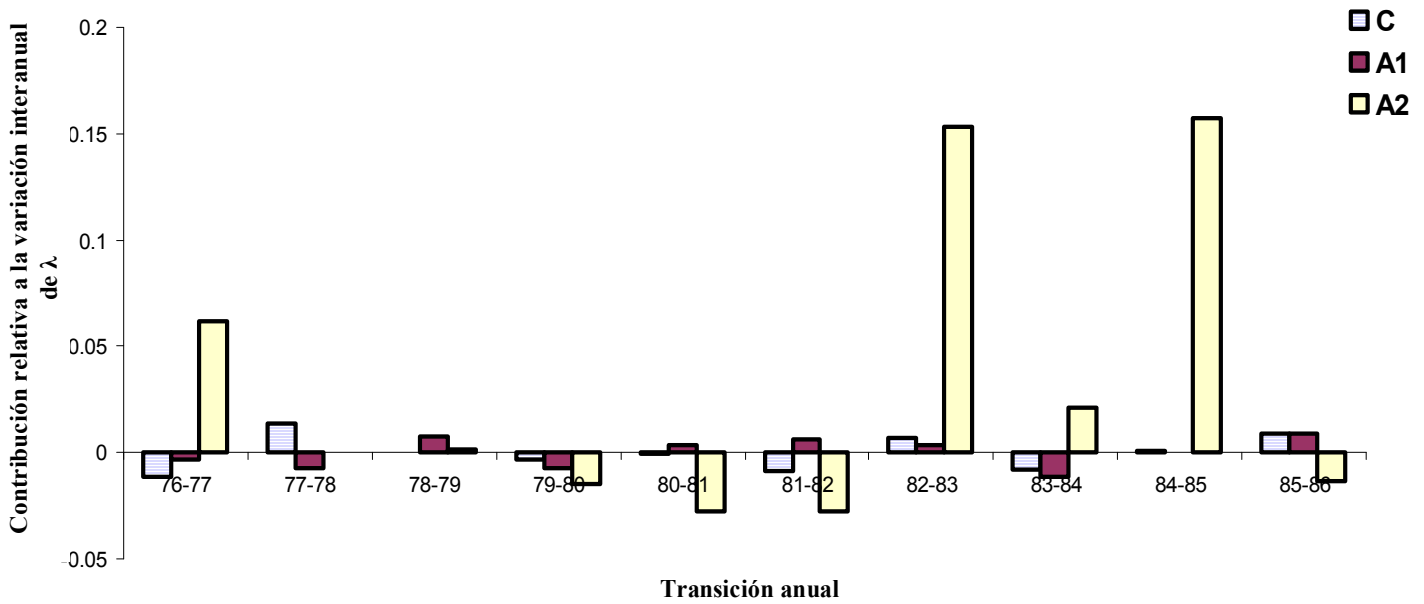


Fig. 19. Contribuciones de las distintas fases del ciclo de vida a la variación en λ en *Aspidoscelis tigris*.

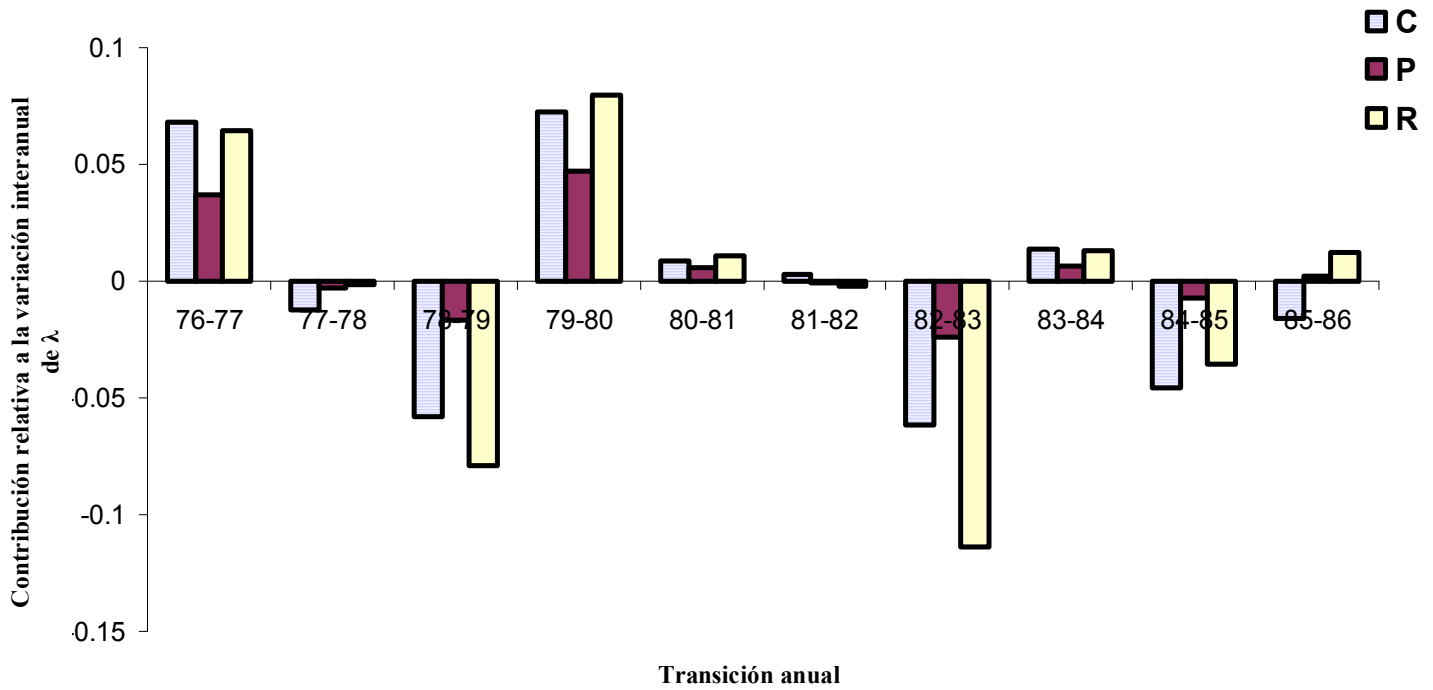


Fig. 20. Contribuciones de los procesos demográficos a la variación en λ en *Uta stansburiana*.

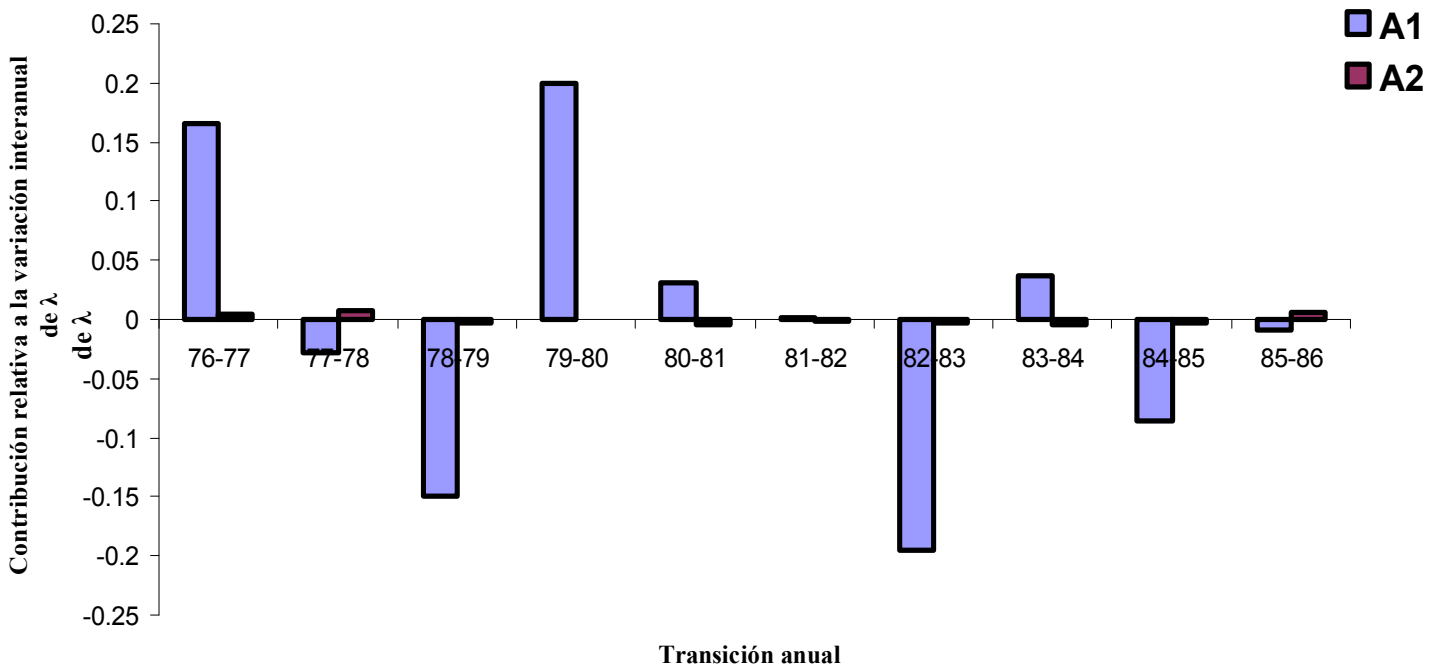


Fig. 21. Contribuciones de las distintas fases del ciclo de vida a la variación en λ en *U. stansburiana*.

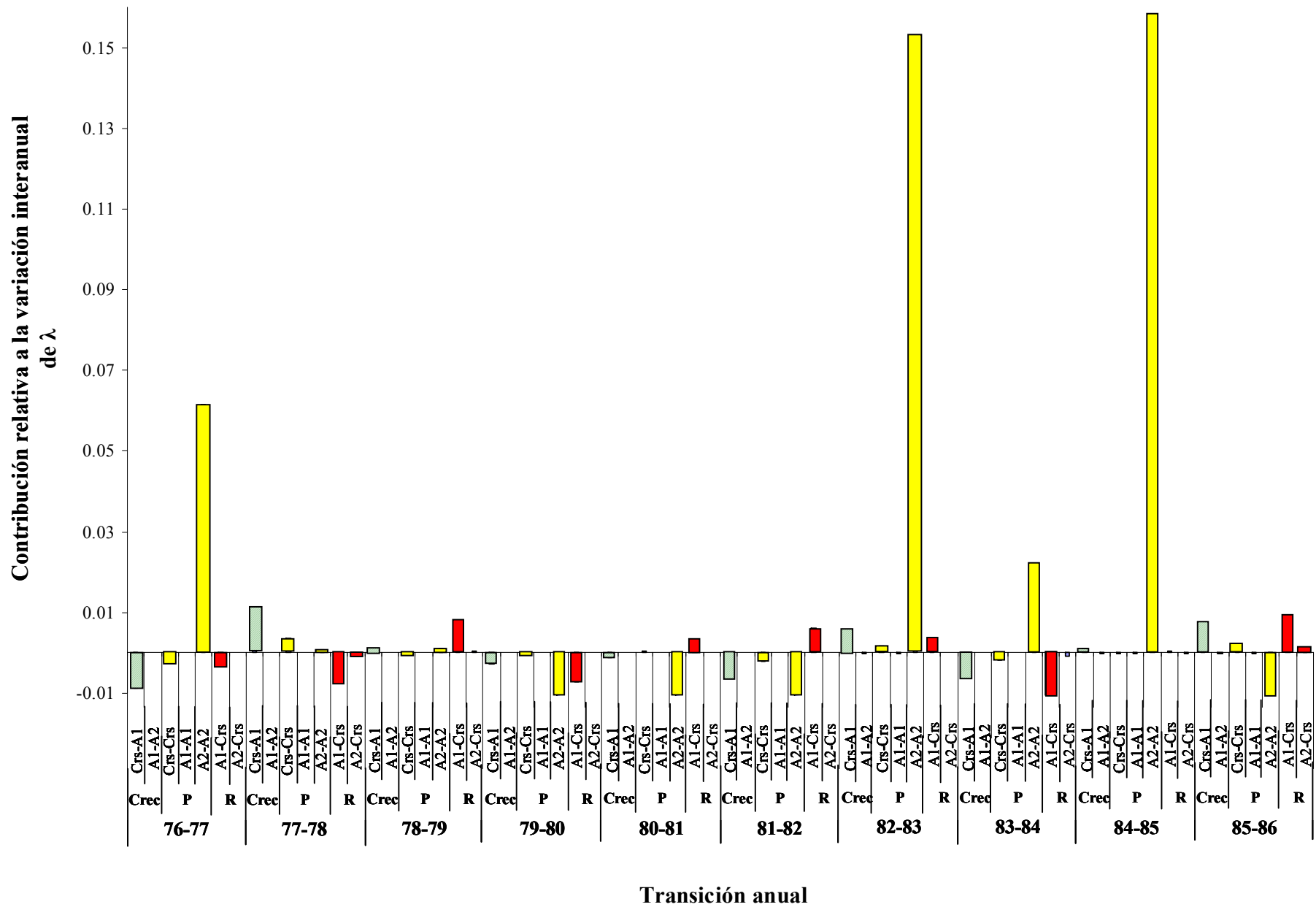


Fig. 22. Contribuciones de cada categoría y cada proceso demográfico a la variación interanual en λ en *Aspidoscelis tigris*.

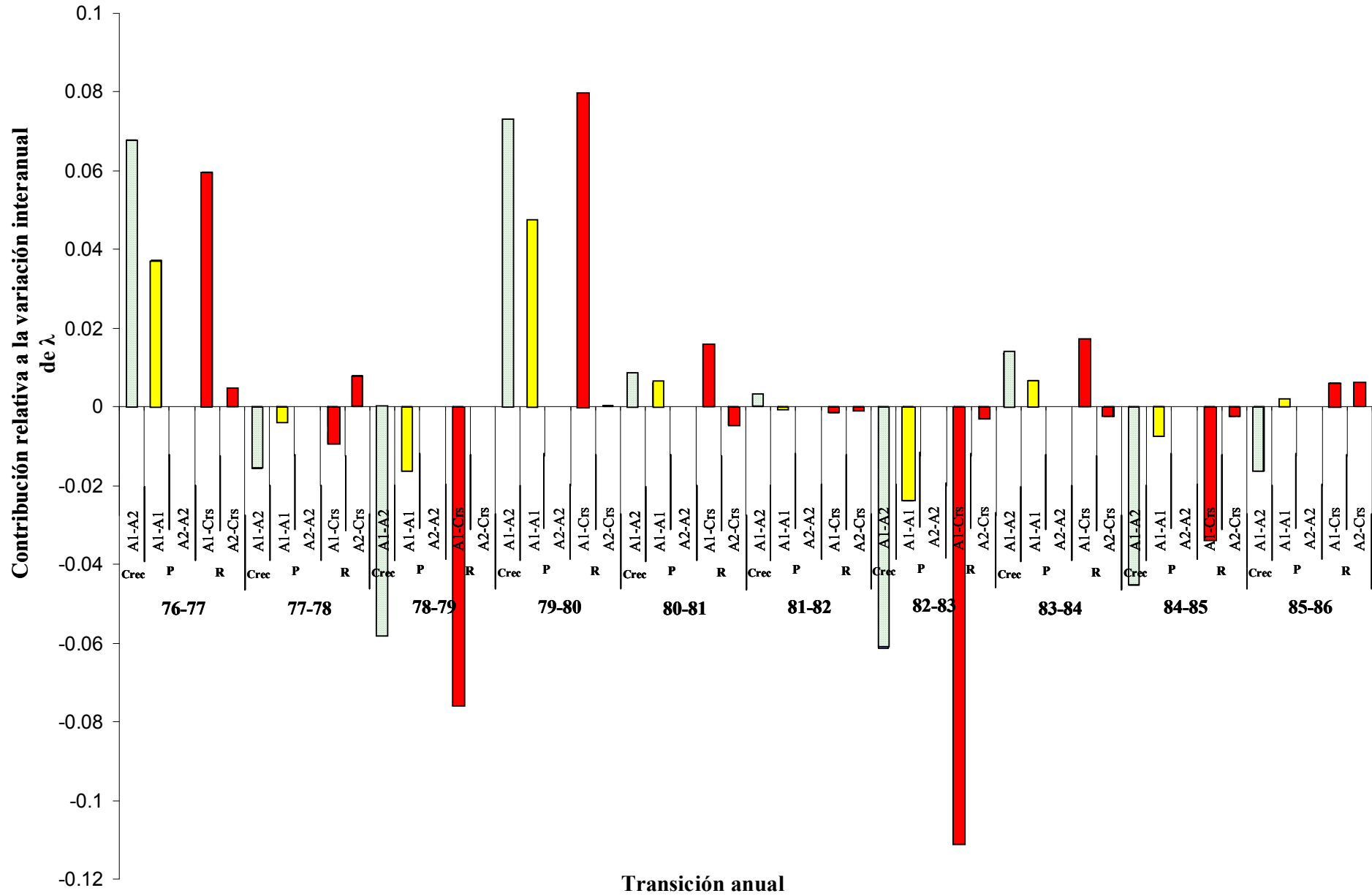


Fig. 23. Contribuciones de cada categoría y cada proceso demográfico a la variación interanual en λ en *Uta stansburiana*.



DISCUSIÓN

Fecundidad

Se encontró una relación positiva entre la LHC y el tamaño de la puesta en ambas especies, aunque en una de ellas no fue significativa. Numerosos estudios han documentado la existencia de esta relación en estas especies (e.g. Tinkle et al. 1970; Turner et al. 1970; Parker y Pianka, 1975; Goldberg, 1977; Nussbaum, 1981; Taylor et al. 1992; Fox y McCoy, 2000), que es común en lacertilios. En *A. tigris* los datos se obtuvieron a partir de un tamaño de muestra pequeño y la relación no fue significativa. En este sentido es necesario decir que el estimado utilizado no es el ideal. Sin embargo, si se considera que los datos utilizados provienen directamente de la zona de estudio, es probable que los valores reales del número de huevos por hembra según su LHC, no sean muy distintos a los obtenidos. No obstante, se realizó un pequeño ensayo manipulando el tamaño de puesta para esta especie y los resultados fueron los siguientes. Si los organismos de cada categoría adulta pusieran un huevo más de lo estimado, el crecimiento poblacional de *A. tigris* sería estadísticamente indiferenciable de uno durante todo el periodo de muestreo, excepto en los periodos 82-83 y 84-85, en donde presentaría un potencial de incremento significativo. Por el contrario, si el número de huevos por hembra fuera menor por esa misma cantidad, todas las lambdas serían significativamente menores que uno excepto en esos mismo años. Para verificar si estos escenarios serían plausibles se llevó a cabo una comparación estadística de la talla promedio de todas las hembras reproductivas registradas en los datos de campo y las hembras empleadas para determinar el tamaño de puesta. No se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos ($t_{30} = 0.974$, $p = 0.338$), por lo que se espera que el tamaño de puesta tampoco difiera tanto como para modificar los resultados demográficos obtenidos.



Por otro lado, se han reportado drásticas variaciones en el tamaño de puesta de las dos especies estudiadas entre diferentes poblaciones. Por ejemplo, las hembras de *A. tigris* producen un promedio de 2 huevos por puesta en Arizona (Burkholder y Walker, 1973), mientras que en California ponen 4.1 huevos (Goldberg, 1976), es decir el doble. En el sitio de estudio las hembras de esta especie ponen un promedio de 3.43 huevos por puesta, lo cual es similar a las de Colorado, que ponen un promedio de 3.4 (McCoy y Hoddenbach, 1966). En *U. stansburiana* la variación en la fecundidad entre poblaciones es incluso mayor, por ejemplo, en Oregon el promedio es de 7 huevos por hembra por año (Nussbaum, 1981), mientras que en Arizona, el promedio es de 20 huevos (Parker y Pianka, 1975). En este estudio el promedio anual fue de 7.9 huevos por puesta, lo que es similar a la población de Grantsville, Utah en el que las hembras ponen un promedio de 8 huevos por año (Parker y Pianka, 1975).

Existe una amplia literatura que demuestra que en especies de lagartijas, la temperatura, la precipitación, la densidad poblacional, la intensidad de la depredación y las diferencias genéticas entre las poblaciones de diferentes sitios son los principales responsables de variaciones en el tamaño de puesta (MacCoy y Hoddenbach, 1966; Vitt, 1977; Anderson, 1994; Du et al., 2005).

A diferencia de lo que se ha observado en otras poblaciones, en este caso no se detectaron diferencias significativas entre el tamaño de la primera y la segunda puesta de *Uta stansburiana*. En diversos estudios se ha registrado un decremento en el tamaño de nidada entre el primero y el segundo evento reproductor (e.g. Tinkle, 1967; Hoddenbach y Turner, 1968). Se han propuesto dos posibles explicaciones para esta reducción: 1) al reducir el número de huevos por puesta, se puede incrementar el tamaño de los mismos, de manera que las crías tienen mayores probabilidades de sobrevivir durante épocas altamente competitivas (Ferguson et al. 1990); 2) se presentan condiciones ambientales menos favorables cerca del fin de la temporada reproductiva,



las cuales reducen la probabilidad de supervivencia de las *Crías*, por lo tanto, poner menos huevos asegura un bajo costo reproductivo en vista de que las crías tienen menores probabilidades de ser exitosas, (Nussbaum, 1981). James y Whitford, (1994) demostraron que en una población de *U. stansburiana* en el desierto de Sonora, el tamaño de puesta se incrementa en respuesta a un incremento en la precipitación. En el caso de Red Creek, la diferencia en la cantidad de precipitación entre los meses de mayo y junio no fue significativa durante el periodo de estudio ($t_9 = 1.72$, $p = 0.11$), lo cual podría explicar la falta de variación temporal en el tamaño de puesta de la población. Sin embargo, también debe considerarse la posibilidad de que la falta de variabilidad en el tamaño de puesta entre el primero y el segundo evento reproductivo en un año tenga un cierto determinante genético en esta población.

Supervivencia

La supervivencia es también un parámetro que varía entre poblaciones de la misma especie. En *A. tigris* existe poca información publicada acerca de este parámetro. Algunos autores reportan, por ejemplo, una supervivencia anual de los adultos de 0.25 en el Desierto de California (Anderson, 1994) y de 0.6 en Nevada (Tanner y Jorgensen, 1963). En la presente investigación la tasa de supervivencia adulta fue de 0.4 en *Crías*, 0.55 en *Adultos 1* y 0.53 en *Adultos 2*. Los valores de supervivencia de los adultos representan una considerable diferencia con respecto a la población de California, pero son similares a los de Nevada.

En *U. stansburiana* la supervivencia ha sido bien documentada. Wilson (1991) reporta supervivencias que varían drásticamente entre localidades, por ejemplo, la tasa anual de supervivencia adulta que observó en Nevada fue de 0.81, mientras que en California fue de 0.38. Los resultados de la presente investigación muestran una supervivencia promedio anual de 0.4 en *Adultos 1* y de 0.15 en *Adultos 2*, resultados



contrastantes con los reportados para Nevada pero similares a los de California, de manera contraria a lo observado en *A. tigris*.

En las estimaciones de supervivencia de *A. tigris* reportadas por Turner et al. (1969) en el sur de Nevada, se encontraron fluctuaciones interanuales importantes, dando lugar a que las lagartijas de mayor tamaño mostraran cambios numéricos drásticos. En el presente estudio se encontró la misma variación en este parámetro. Este comportamiento sugiere que las lagartijas de mayor edad son más susceptibles a cambios en las presiones selectivas que inducen la mortalidad. Los individuos de *A. tigris* de esta población se encuentran inactivos aproximadamente durante 20 horas al día en las épocas de mayor temperatura en hoyos profundos cavados en el suelo (Cuellar, 1993). Este extenso periodo diario de inactividad, así como la naturaleza de los refugios, evita que las lagartijas se vean expuestas a la amplia fluctuación diaria en la temperatura ambiental imperante en la zona. Debido a que estas lagartijas se encuentran activas únicamente durante un horario restringido en el cual generalmente se presenta una alta radiación solar, es poco probable que las condiciones ambientales por sí solas puedan determinar la tasa de mortalidad de estos organismos. Sin embargo, la cantidad de alimento disponible sí varía a través del año en función de la precipitación y la temperatura (Turner et al. 1982; Pianka, 1986; Cuellar, 1993). Esto sin duda es un factor de mortalidad particularmente importante en esta especie de restringida actividad (Anderson, 1994; Svensson y Sinervo, 2004; Marquis et al., 2008).

Otra consecuencia de la baja actividad diaria de los organismos de *A. tigris* es la baja probabilidad de ser depredados, al exponerse a los depredadores sólo durante un tiempo reducido cada día. Probablemente el momento de mayor susceptibilidad ante los depredadores es durante la cópula en la temporada de reproducción. La cópula de *A. tigris* requiere aproximadamente de 20 minutos, siete de los cuales el macho se mantiene unido a la hembra (Mahrtdt, 1976). Esto podría llevar a que los organismos



sexualmente más activos, es decir los más grandes, sean más susceptibles en los años con mayor abundancia de depredadores.

A diferencia de *A. tigris*, suponemos que los organismos de *U. stansburiana*, son más sensibles a los cambios en la precipitación y la temperatura. Esto podría deberse principalmente a tres razones. Primero, los refugios que utilizan, están constituidos por rocas, las cuales probablemente ofrecen un menor aislamiento ante los cambios ambientales que las fosas profundas en las que habita *A. tigris*. Segundo, *U. stansburiana* consume una mayor proporción de presas con menor contenido energético, como escarabajos, hormigas y otros himenópteros, en comparación con *A. tigris* que consume principalmente termitas, saltamontes, arañas y larvas (Vitt et al. 2003). Esto a su vez provee una menor reserva en caso de un invierno prolongado. Por lo tanto, la escasez de alimento causada por un año de baja precipitación podría llevar a un incremento de la mortalidad. Tercero, a diferencia de *A. tigris*, los individuos de *U. stansburiana* están más activos a lo largo del día y en consecuencia experimentan una mayor exposición a depredadores matutinos y vespertinos, cuyas poblaciones podrían incrementarse con el cambio en precipitación o temperatura. Al igual que *A. tigris*, *U. stansburiana*, sufre variación en la intensidad de mortalidad únicamente en una categoría, que en este caso es la de los adultos más jóvenes.

De Acuerdo con Wilson (1991) y Wilson y Cooke (2004) la presión de mortalidad más importante en *U. stansburiana* es la depredación, que probablemente es más intensa en organismos que han alcanzado la madurez sexual recientemente, debido a que no cuentan con un territorio establecido de residencia y apareamiento. Para conseguir dicho territorio deben retar a otros machos de mayor talla o bien emigrar. Ambas cosas pueden potencialmente disminuir la supervivencia de los organismos, ya sea por que se vean heridos por otro macho o bien por exposición a depredadores durante las conductas de agresión o emigración.



Dinámica poblacional

Las tasas de crecimiento poblacional de ambas poblaciones presentaron una variación interanual importante. En *A. tigris* la tasa de crecimiento poblacional fue significativamente mayor que uno cuando la supervivencia de los *Adultos 2* mostró los valores más altos (Figs. 9 y 11); en cambio, cuando la supervivencia fue baja la población presentó un potencial de decremento significativo; aunque en la mayoría de los años λ fue indistinguible de uno. Esta relación entre la supervivencia y la tasa de crecimiento poblacional es característica de especies con una longevidad relativamente alta (Charnov, 1993; Heppell, et al., 2000).

El crecimiento poblacional en *U. stansburiana* también varió de manera importante entre años. En cuatro de los diez periodos anuales se obtuvo un valor de λ que difirió significativamente de la unidad, dos de ellas por encima y dos de ellas por debajo de uno. De acuerdo con los intervalos de confianza de λ , en el resto de los años no difirió de la unidad. El comportamiento poblacional de esta especie es altamente sensible a la variación en la fecundidad anual. Tanto *A. tigris* como *U. stansburiana*, muestran el patrón esperado de acuerdo (Roff, 1992; Stearns 1992; Charnov, 1993; Heppell, et al., 2000; Oli y Dobson, 2003), quienes sugieren que en especies de ciclo de vida corto se espera una pronta madurez sexual, tamaño corporal pequeño y alta fecundidad, en tanto que en especies más longevas se espera una madurez sexual tardía, un mayor tamaño corporal y baja fecundidad.

En ambas especies se observó que a pesar de las intensas fluctuaciones en las condiciones climáticas respondieron rápidamente ante la presencia de condiciones favorables, recuperándose numéricamente después de periodos adversos.

Un fenómeno común en ambas especies fue el decremento de λ después de que ésta alcanzara altos valores, así como su recuperación después presentar valores muy



bajos. Este comportamiento sugiere que ambas poblaciones están siendo parcialmente reguladas por fenómenos densodependientes, los cuales son un importante mecanismo de autorregulación en poblaciones naturales (Grant y Benton, 2000; Caswell, 2001; Pérez-Mendoza, 2009).

Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida

A lo largo del periodo de estudio, la supervivencia de los *Adultos 2* de *A. tigris* fluctuó drásticamente en asociación con las condiciones ambientales. Debido a esto, la elasticidad por categoría siempre fue mayor en la categoría adulta que experimentó menor mortalidad. A su vez, la tasa de crecimiento poblacional estuvo fuertemente asociado a esta variación en la supervivencia. En *A. tigris* los principales responsables de las variaciones demográficas a lo largo de los años fueron los cambios en los valores de las probabilidades de permanencia en la misma categoría, particularmente de los *Adultos 2*. En diversos grupos taxonómicos se ha encontrado que en las especies con una longevidad relativamente alta, como *A. tigris*, el proceso demográfico con mayor contribución al crecimiento poblacional es la permanencia de los organismos; asimismo, estas especies tienden a presentar mayor elasticidad en los estadios adultos (Brault y Caswell, 1993, Franco y Silvertown, 1996; Heppell et al., 2000; Sæther y Bakke, 2000).

En *U. stansburiana* los valores de elasticidad de la fecundidad fueron más altos que para *A. tigris*, independientemente de las condiciones ambientales en cada transición. Del mismo modo las entradas de crecimiento fueron determinantes sobre la variación en λ . Esto indica que el éxito de esta especie depende de alcanzar rápidamente la madurez sexual y reproducirse dejando el mayor número de descendientes posible en la primera temporada reproductiva posterior a su nacimiento.

Es importante notar que la fecundidad es la contribución de las categorías reproductivas a la primera categoría de la matriz, por lo que en el caso de *U.*



stansburiana es la contribución de los *Adultos 2* y de los *Adultos 1* hacia la categoría de *Adultos 1*. En este estudio el estimado de fecundidad de *U. stansburiana* se obtuvo de manera indirecta e involucró diferentes parámetros, como el número de huevos, el porcentaje de eclosión y la supervivencia de los organismos sexualmente inmaduros, por lo que la elasticidad de la fecundidad es, en realidad, la suma de elasticidades de estos parámetros. Debido al tipo de análisis que se hizo, no fue posible desglosar cuál fue la contribución relativa de cada uno de estos procesos al crecimiento poblacional de *U. stansburiana*. Sin embargo, sí se puede concluir que la reproducción determina en un alto grado el potencial de crecimiento demográfico de esta especie en la zona de estudio. Esto mismo se destaca en los resultados de los experimentos de respuesta de tablas de vida, en los que fue claro que la reproducción y el crecimiento (la transición de *Adultos 1* a *Adultos 2*) fueron los procesos que determinaron en mayor grado la variación interanual en sus tasas de crecimiento poblacional. Se ha demostrado que en especies de diversos grupos taxonómicos que presentan madurez temprana y tasas relativamente altas de producción de *Crías*, hace una gran contribución relativa al potencial de incremento de las poblaciones (Franco y Silvertown, 1996; Heppell et al., 2000; Sæther y Bakke, 2000). Este parece ser el caso de *U. stansburiana*, cuyos individuos maduran mucho antes de cumplir un año de edad y producen dos puestas en el año.

Las fases del ciclo de vida con una mayor contribución relativa al crecimiento poblacional son claramente diferentes entre *A. tigris* y *U. stansburiana*. La primera depende principalmente de que los adultos grandes permanezcan de un año al siguiente en tanto que la segunda, depende de que los organismos crezcan y se reproduzcan.



Variación temporal en λ

Se exploró la posibilidad de encontrar correlaciones entre λ y las siguientes variables ambientales: temperatura máxima anual, temperatura mínima anual, temperatura media anual, intervalo entre la temperatura máxima y la mínima anual, precipitación total anual y el cociente entre precipitación sobre la temperatura en cada año. En *A. tigris* la variable ambiental que mejor se correlacionó con λ fue la temperatura media anual, mientras que en *U. stansburiana* fue el cociente entre precipitación y temperatura.

Los años con las mayores lambdas en *A. tigris* fueron los años 82-83 y 84-85, cuando la temperatura media anual fue igual o menor a 9.3 °C (Fig. 11). Por el contrario, cuando la temperatura media fue relativamente alta, λ mostró una tendencia al decremento, por ejemplo entre los años 79 y 82. Una temperatura media anual elevada no explica por sí misma el decremento de λ de esta especie. Las especies la familia Teiidae en general están activas en horas de mayor calor y pueden alcanzar temperaturas corporales promedio entre los 35 a 40°C, muy por arriba de otras especies de lagartijas (Bennet y Gorman, 1979; Vitt y Zani, 1996; Sartorius et al., 1999; Sproston et al., 1999; Hatano et al., 2001; Díaz y Rocha, 2004; Simmons et al., 2005). Esto hace suponer que algún factor que no fue tomado en cuenta en la presente investigación está vinculado con la dinámica poblacional de *A. tigris* y con la temperatura media anual, por ejemplo, la disponibilidad de alimento o la intensidad de la depredación.

Por otro lado, en años con poca precipitación y temperaturas altas (coeficientes precipitación/temperatura bajos), *Uta stansburiana* mostró valores relativamente altos de su tasa de crecimiento poblacional. Este fue el caso de los años 76-77 y 79-80, cuyos coeficientes temperatura/precipitación fueron menores de siete. En años con alta precipitación y temperaturas bajas (coeficientes precipitación/temperatura grandes) la relación no fue muy clara, sin embargo se alcanzó a distinguir una tendencia hacia



menores valores de λ en estos años. La combinación entre una alta precipitación en forma de nieve y una alta frecuencia de temperaturas por debajo de cero (i.e., años con inviernos extremos) fue aparentemente muy adversa para *U. stansburiana*, pues se incrementó su mortalidad y por lo tanto disminuyó el crecimiento poblacional.

Matrices promedio y simulaciones estocásticas

A. tigris y *U. stansburiana* son especies que generalmente presentan poblaciones numerosas. De hecho, esta característica las ha hecho buenos modelos de estudio en diversas investigaciones ecológicas (e.g. Tinkle, 1967; 1972; Turner et al. 1969; Burkholder y Walker, 1973; Parker y Pianka, 1975; Vitt y Ohomart, 1977; Nussbaum, 1981; Anderson, 1994; Fox y MacCoy, 2000; Wilson y Cooke, 2004). Por lo tanto, era de esperarse que, al integrar la variación demográfica entre años en las simulaciones estocásticas, se obtuviera una tendencia hacia la estabilidad demográfica en ambas especies. De acuerdo con los intervalos de confianza de λ_{prom} , en *A. tigris* la población presenta estabilidad numérica ($\lambda_{prom} = 0.896 \pm 0.18$), Turner et al. (1969) y Anderson, (1994) encontraron que hay una estabilidad numérica aparente en poblaciones de esta especie en California y Nevada. La misma tendencia se observó en, *U. stansburiana* en donde la población tiende a la estabilidad numérica ($\lambda_{prom} = 1.04 \pm 0.06$), tal como ocurre en otras poblaciones de esta especie (e.g. Tinkle, 1967; 1972).

Al utilizar proyecciones estocásticas, los valores de λ fueron muy similares, sin embargo, los intervalos de confianza en este caso mostraron que, por un lado, la población de *A. tigris* tuvo un potencial de decremento significativo $\lambda_s = 0.89 \pm 0.003$ mientras que *U. stansburiana* mostró la tendencia contraria $\lambda_s = 1.03 \pm 0.008$. La confiabilidad de los resultados obtenidos a través de este análisis depende de que las transiciones analizadas representen de manera adecuada la amplitud de la variación en el comportamiento demográfico a través de los años, además de la identificación del



factor o factores que influyen mayormente sobre la variación en λ (en este caso la temperatura para *A. tigris* y la relación entre precipitación y temperatura para *U. stansburiana*).

A pesar del amplio periodo de muestreo, las condiciones ambientales imperantes durante este tiempo resultaron particularmente atípicas al incluir inviernos con frío inusual y veranos con condiciones de precipitación y disponibilidad de alimento extremas. Esto es algo muy importante que debe tomarse en cuenta al interpretar los resultados. En otras palabras, es posible que los diez años de trabajo de campo no hayan alcanzado a cubrir de manera representativa la variedad de condiciones climáticas que estas especies pueden experimentar en la localidad estudiada. Por otro lado, es probable también que al correlacionar λ con alguna otra variable ambiental (densidad de depredadores, densidad de presas, presencia de otras especies de lagartijas que pudieran ser competidoras) la relación sea más estrecha y, por lo tanto, sea esta última un determinante mucho más directo de la variabilidad en el comportamiento demográfico de *A. tigris* y *U. stansburiana*.

De acuerdo con las simulaciones estocásticas, la proyección demográfica para cada especie es muy distinta. En *A. tigris*, las 30 repeticiones realizadas proyectaron una población con $\lambda_s < 1$, es decir, la probabilidad de extinción estimada fue de 100%. De acuerdo con esta proyección, se sugiere que la población ya podría haber desaparecido del sitio de estudio. Existen pocos estudios demográficos realizados con *A. tigris*, sin embargo, en ninguno de ellos se sugiere que sus poblaciones se encuentren en peligro de desaparecer (e.g. Turner, 1969; Anderson, 1994).

Es necesario enfatizar que en el caso de *A. tigris*, 8 de las 10 matrices anuales empleadas en la simulación estocástica, generan una λ menor de 1. No obstante esta diferencia no es significativa en 5 matrices, por esta razón, la simulación proyecta un



decremento poblacional constante a largo plazo. Esto podría estar generando una sobreestimación de la probabilidad de extinción.

El estimado de $\lambda_{prom} = 0.89 \pm 0.18$ para esta misma especie muestra que aunque el valor puntual de λ es menor de uno, esta diferencia no es significativa. Esta aproximación no permite calcular una probabilidad de extinción, sin embargo, sugiere una población numéricamente estable durante el periodo de estudio y por lo tanto no se espera una alta probabilidad de extinción local.

Por otro lado, la probabilidad de extinción estimada mediante las simulaciones estocásticas para *U. stansburiana* es nula. Las 30 repeticiones proyectaron a la población con $\lambda_s > 1$, por lo que de acuerdo con este análisis, esta especie no presentó riesgo alguno de extinción. En estudios demográficos anteriores, *U. stansburiana* ha demostrado ser una especie cuyo comportamiento poblacional tiende a la estabilidad (e.g. Tinkle, 1967, 1972, Turner et al, 1982). En este caso sucede lo contrario que en el caso de *A. tigris*, ya que 7 de las 10 matrices anuales obtuvieron una $\lambda > 1$ aunque sólo 2 fueron estadísticamente mayores que la unidad. Por lo tanto λ_s podría estar sobreestimando el crecimiento poblacional y como consecuencia subestimando la probabilidad de extinción.

De acuerdo con el estimado de $\lambda_{prom} = 1.04 \pm 0.065$ de *U. stansburiana*, la población se encontró en estabilidad numérica durante el periodo de estudio, esto sugiere una población con bajo riesgo de extinción local.

Las simulaciones estocásticas son una herramienta de mucha utilidad que permite integrar estocasticidad en los parámetros ambientales. Sin embargo pueden subestimar o sobreestimar el crecimiento de las poblaciones.



Estrategias demográficas

Aspidoscelis tigris y *Uta stansburiana* son especies filogenéticamente distantes (Vitt et al. 2003; Pianka y Vitt, 2006), con diferentes hábitos ecológicos; en particular, la duración en el periodo de actividad es mucho mayor en *U. stansburiana* y el modo de forrajeo es activo en *A. tigris* y pasivo en *U. stansburiana* (Tinkle, 1967; Parker y Pianka, 1975, Cuellar, 1993; Hammerson et al, 2007a, b). Sin embargo, las poblaciones analizadas viven en simpatria y han experimentado condiciones climáticas idénticas a lo largo de su historia evolutiva en Red Cedar Creek. Quizá lo que permite su coexistencia es precisamente que subsisten utilizando dos patrones demográficos claramente distintos. Por un lado *A. tigris*, depende de la supervivencia de los organismos reproductores, estrategia característica de especies iteróparas, longevas y que exhiben madurez relativamente tardía (Silvertown et al. 1992; Clobert et al., 1998, Heppell et al., 2000; Oli y Dobson, 2003). De hecho, *A. tigris* es una especie iterópara relativamente longeva, pues los organismos pueden vivir hasta siete años (Cuellar, 1993). Las lagartijas adultas tienen oportunidades reiteradas de producir descendencia (alto valor reproductivo residual), por lo tanto, una baja supervivencia de estos organismos con alto valor reproductivo representa un fuerte impacto sobre λ .

Por otro lado la población de *U. stansburiana* depende más de su fecundidad, estrategia característica de especies de madurez temprana y vida corta (Silvertown et al. 1992; Clobert et al., 1998, Heppell et al., 2000; Oli y Dobson, 2003). Comparada con *A. tigris*, *U. stansburiana* tiene un ciclo de vida más corto, pues los organismos tienen una longevidad que puede llegar a cuatro años, pero usualmente sólo sobreviven dos (Cuellar, 1993). Por lo tanto, con las pocas temporadas reproductivas disponibles, debe haber una fuerte presión de selección por alcanzar lo más rápidamente posible la madurez sexual y por tener una alta contribución directa a la siguiente generación. De



hecho, los organismos que crecen y se reproducen temprano (*Adultos 1*) son los que más contribuyen al valor de λ .

Diversos estudios enfocados en demografía comparada argumentan que especies que se localizan en distintas regiones del triángulo demográfico, representan estrategias demográficas diferentes, puesto que la importancia poblacional de cada uno de los tres procesos demográficos es drásticamente diferente (e.g. Heppell, 2000; Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González et al., 2008).

Debe destacarse que, aunque la posición de las poblaciones de *A. tigris* y *U. stansburiana* dentro del triángulo demográfico fue variable a través del tiempo, estas variaciones nunca fueron tan drásticas como para hacer un poco similares sus estrategias demográficas. Los resultados de esta investigación demuestran que las dos especies responden de manera muy diferente a los cambios temporales en las condiciones ambientales.

Es probable que las diferencias observadas en los patrones demográficos de ambas especies tengan un fuerte componente filogenético asociado. Muchas de las características morfológicas (e.g. tamaño) y fisiológicas (e.g. requerimientos energéticos) guardan proporciones a lo largo de su distribución geográfica. Esto sugiere que las restricciones filogenéticas pueden estar determinando en gran proporción las estrategias demográficas y de historia de vida de *A. tigris* y *U. stansburiana* tal como ocurre en otras especies (Stearns, 1984; Dunham y Miles, 1985; Arnold, 1988; Mazer, 1989; Roof, 1992).



Limitantes inherentes a los métodos

Los modelos matemáticos son herramientas que han sido ampliamente utilizadas como representaciones simplificadas de los procesos que ocurren en la naturaleza. Estos modelos permiten integrar un cierto número de variables, a partir de lo cual, es posible obtener información relevante del fenómeno de interés. Sin embargo, están inevitablemente limitados, debido a que no es posible integrar en ellos la gran cantidad de variables implícitas en los procesos naturales. Asimismo, estos modelos trabajan bajo ciertos supuestos que, en el caso del modelo matricial utilizado en este trabajo, son los siguientes:

- 1) *Crecimiento exponencial ilimitado*. Considera una población en la cual no existe un factor que regule el crecimiento poblacional.
- 2) *Poblaciones cerradas*. Supone que la inmigración y la emigración no se presentan en las poblaciones.
- 3) *Tasas vitales constantes*. Las probabilidades de supervivencia y crecimiento y la tasa de fecundidad no varían a través del tiempo.
- 3) *Reproducción panmíctica*. Todos los organismos de una población tienen la misma oportunidad de aparearse con cualquier otro individuo de la misma población, es decir, no existe selección sexual, ni jerarquías intrapoblacionales.
- 4) *Estructura genética*. Todos los genotipos de la población tienen la misma probabilidad de reproducirse y de sobrevivir.

Indiscutiblemente, debido a estos supuestos, los análisis matriciales al igual que cualquier otro modelo, no pueden revelar el valor exacto de los parámetros demográficos de las poblaciones. Es por ello que con ningún modelo es posible *predecir* lo que pasará con las poblaciones, sin embargo, sí es posible *proyectar* un escenario plausible de acuerdo a lo observado bajo ciertas condiciones. A pesar de las



limitantes que representan los supuestos del modelo matricial, esta herramienta es sumamente importante, ya que nos permite tomar en cuenta posibilidades que de otro modo podrían ser ignoradas por completo.

*'It may be useful to think of population projection matrices and quantities, such as λ , computed from them as **dispositional properties** of a population. "Solubility" is a familiar example of a dispositional property. Table salt is about 150 times more soluble in water than benzene is. This is true even if the salt and the benzene are sitting on a shelf in the Sahara desert with no water anywhere near. Solubility is defined by saying "if you subject this substance to certain conditions (temperature, pressure, etc.), this much of it will dissolve." Population grow rate is defined by saying "If you subject the population to certain conditions (constant environment, no density-dependence, etc.), it will grow at the rate λ ." Solubility is useful to a chemist because it reveals something about the arrangement of electrons in the substance and the solvent, even if the substance never encounters the solvent. Population growth rate is useful to a demographer because it reveals something about the life cycle and the environment, even if the population never encounters constant conditions...'*

Hal Caswell (2001, p. 109)



CONCLUSIONES

- *Aspidoscelis tigris* y *Uta stansburiana* son especies cuyas tasas vitales sufren cambios a través del tiempo, principalmente en la supervivencia de las categorías adultas.
- Estas fluctuaciones tienen repercusiones significativas sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ), la cual difirió de la estabilidad (i.e. $\lambda = 1$) de manera tanto positiva como negativa, correlacionada con variaciones en la precipitación y la temperatura.
- En *A. tigris* una alta temperatura anual se asoció con una baja tasa de crecimiento poblacional, mientras que en *U. stansburiana* los años con alta precipitación y baja temperatura se asociaron a un decremento en λ .
- El análisis de proyección a largo plazo indica que *A. tigris* debe sufrir una reducción progresiva en el tamaño poblacional. Por el contrario, la proyección de la población de *U. stansburiana* indica un incremento ligero a través del tiempo, o al menos estabilidad demográfica.
- Las especies de estudio presentan estrategias demográficas distintas: en *A. tigris* la supervivencia de los estadios adultos es la tasa vital que más contribuye al valor de λ , en tanto que en *U. stansburiana* la fecundidad de los estadios adultos y particularmente de adultos pequeños, es el proceso demográfico que más contribuye al valor de λ .



Apéndice A. Matrices de sensibilidad correspondientes a cada matriz de transición anual de *Aspidoscelis tigris*. Las entradas de la matriz cuyo valor es igual a cero implican un proceso demográfico que no se presentó en las poblaciones estudiadas.

	<i>Crías</i>	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
76-77	$\lambda = 0.948$		
<i>Crías</i>	0.23	0.07	0.04
<i>Adultos 1</i>	1.10	0.34	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.80	0.42
77-78	$\lambda = 0.903$		
<i>Crías</i>	0.35	0.13	0.03
<i>Adultos 1</i>	1.38	0.52	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.59	0.13
78-79	$\lambda = 0.906$		
<i>Crías</i>	0.35	0.13	0.03
<i>Adultos 1</i>	1.46	0.52	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.58	0.13
79-80	$\lambda = 0.871$		
<i>Crías</i>	0.36	0.14	0.02
<i>Adultos 1</i>	1.46	0.56	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.47	0.08
80-81	$\lambda = 0.867$		
<i>Crías</i>	0.38	0.15	0.01
<i>Adultos 1</i>	1.51	0.59	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.29	0.03
81-82	$\lambda = 0.863$		
<i>Crías</i>	0.38	0.15	0.01
<i>Adultos 1</i>	1.54	0.59	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.29	0.03
82-83	$\lambda = 1.073$		
<i>Crías</i>	0.13	0.04	0.03
<i>Adultos 1</i>	0.67	0.18	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.71	0.69
83-84	$\lambda = 0.898$		
<i>Crías</i>	0.30	0.11	0.04
<i>Adultos 1</i>	1.30	0.46	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.72	0.24
84-85	$\lambda = 1.069$		
<i>Crías</i>	0.12	0.03	0.03
<i>Adultos 1</i>	0.64	0.17	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.69	0.71
85-86	$\lambda = 0.9$		
<i>Crías</i>	0.38	0.14	0.02
<i>Adultos 1</i>	1.50	0.55	0
<i>Adultos 2</i>	0	0.45	0.07



Apéndice B. Matrices de sensibilidad correspondientes a cada matriz de transición anual de *Uta stansburiana*. Las entradas de la matriz cuyo valor es igual a cero implican un proceso demográfico que no se presentó en las poblaciones estudiadas.

	<i>Adultos 1</i>	<i>Adultos 2</i>
76-77	$\lambda = 1.212$	
<i>Adultos 1</i>	0.84	0.19
<i>Adultos 2</i>	0.69	0.16
77-78	$\lambda = 1.022$	
<i>Adultos 1</i>	0.86	0.13
<i>Adultos 2</i>	0.90	0.14
78-79	$\lambda = 0.889$	
<i>Adultos 1</i>	0.88	0.11
<i>Adultos 2</i>	0.98	0.12
79-80	$\lambda = 1.242$	
<i>Adultos 1</i>	0.85	0.20
<i>Adultos 2</i>	0.66	0.15
80-81	$\lambda = 1.068$	
<i>Adultos 1</i>	0.86	0.16
<i>Adultos 2</i>	0.77	0.14
81-82	$\lambda = 1.042$	
<i>Adultos 1</i>	0.86	0.15
<i>Adultos 2</i>	0.81	0.14
82-83	$\lambda = 0.843$	
<i>Adultos 1</i>	0.87	0.11
<i>Adultos 2</i>	1.04	0.13
83-84	$\lambda = 1.076$	
<i>Adultos 1</i>	0.86	0.16
<i>Adultos 2</i>	0.77	0.14
84-85	$\lambda = 0.954$	
<i>Adultos 1</i>	0.88	0.11
<i>Adultos 2</i>	0.92	0.12
85-86	$\lambda = 1.04$	
<i>Adultos 1</i>	0.87	0.13
<i>Adultos 2</i>	0.87	0.13

**LITERATURA CITADA**

Åberg, P., Svensson, C. J., Caswell, H., Pavia, H. 2009. Environment-specific elasticity and sensitivity analysis of the stochastic growth rate. *Ecological Modeling* 220: 605-610.

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

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

Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. *Oecologia* 71: 583-592.

Allee, W. C. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders Co. E.U.A.

Aldrich, J. 1997. R. A. Fisher and the making of maximum likelihood. *Statistical Science* 12: 162-176.

Althoff, D. M., Thompson, J. N. 1994. The effects of tail autotomy on survivorship and body growth of *Uta stansburiana* under conditions of high mortality. *Oecologia* 100: 250-255.

Altwegg, R., Dummermuth, S., Anholt, B. R., Flatt, T. 2005. Winter weather affects asp viper *Vipera aspis* population dynamics through susceptible juveniles. *Oikos* 110: 55-66.

Anderson, R. A. 1994. Functional and population responses of the lizard *Cnemidophorus tigris* to environmental fluctuations. *American Zoologist* 34: 409-421.

Andreo, V., Lima, M., Provencal, C., Priotto, J., Polop, J. 2009. Population dynamics of two rodent species in agro-ecosystems of Central Argentina: intra-specific competition, land-use, and climate effects. *Population Ecology* 51: 297-306.

Andrews, R. M. 1991. Population stability of a tropical lizard. *Ecology* 72: 1204-1217.

Arnold, T. W. 1988. Life histories of North American game birds: a reanalysis. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1906-1912.

Asensio, B. 1989. Análisis demográfico de la población Ibérica de Anade Real (*Anas platyrhynchos*, L.). *Ecologia (Madrid)*. 3: 293-297.

Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54: 269-283.

Ballinger, R. E. 1983. Life history variations. *En* R. Huey, E. R. Pianka y T. Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*, pp. 241-260. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.



Barrows, C. W. 2006. Population dynamics of a threatened sand dune lizard. *Southwestern Naturalist* 51: 514-523.

Baskauf, S. J. 2003. Factors influencing population dynamics of the Southwestern Corn Borer (Lepidoptera: Crambidae): a reassessment. *Environmental Entomology* 32: 915-928.

Bauwens, D., Díaz-Uriarte, R. 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist* 149: 91-111.

Beebee, T. J. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature*. 374: 219–220.

Beissinger, S. R., McCullough, D. R. (eds.). 2002. *Population viability analysis*. University of Chicago Press, Illinois, E.U.A.

Bennett, F. A., Gorman, G. 1979. Population density and energetics of lizards on a tropical island. *Oecologia* 42: 339-358.

Benjamin, R., Cedric, G., Pablo I. 2009. Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* I11. (Coleoptera : Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes. *Landscape and Urban Planning* 84: 191-199.

Benton, T. G., Grant, A. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 467-471.

Bierzychudek, P. 1982. The demography of Jack-in-the-Pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52: 335-351.

Bierzychudek, P. 1999. Looking Backwards: Assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications* 9: 1278-1287.

Billoir, E., Pery, A. R., Charles, S. 2007. Integrating the lethal and sublethal effects of toxic compounds into the population dynamics of *Daphnia magna*: A combination of the DEBtox and matrix population models. *Ecological Modelling*. 203 : 204-214.

Birch, L. C. 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. *Ecology* 34: 698-711.

Blouin-Demers, G., Prior, K. A., Weatherhead P. J. 2002. Comparative demography of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in Ontario and Maryland. *Journal of Zoology* 256: 1-10.

Brandt, Y., Allen, J. R. 2004. Persistence of individually distinctive display patterns in fatigued side-blotched lizards (*Uta stansburiana*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 257-265.

Brault, S., Caswell, H. 1993. Pod-specific demography of Killer Whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74: 1444-1454.



- Breden, F. 1988. Natural history and ecology of Fowler's Toad, *Bufo woodhousei fowleri* (Amphibia: Bufonidae), in the Indiana Dunes National Lakeshore. Fieldiana Zoology. Supplement 49: 1-15.
- Bruce, R. C. 1988. An ecological life table for the salamander *Eurycea wilderae*. Copeia. 1988. 1: 15-26.
- Bruna, E. M., Oli, M. K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. Ecology 86: 1816-1824.
- Buckley, L. B., Rodda, G. H., Jetz, W. 2008. Thermal and energetic constraints on ectotherm abundance: A global test using lizards. Ecology 89: 48-55.
- Bull, C. M. 1995. Population ecology of the Sleepy Lizard, *Tiliqua rugosa*, at Mt-Mary, South-Australia. Australian Journal of Ecology 20: 393-402.
- Burkholder G., Walker, J. 1973. Habitat and reproduction of the desert whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris* baird and girard in Southwestern Idaho at the northern part of its range. Herpetologica 29: 76-83.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference. A 654 practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer, New York.
- Butler, R. W. 1988. Population-dynamics and migration routes of tree swallows, *Tachycineta-bicolor*, in North-America. Journal of Field Ornithology 59: 395-402.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology 59: 197-242.
- Cailliet, G. M., Andrews, A. H., Burton, E. J., Watters, D. L., Kline, D. E., Ferry-Graham, L. A. 2001. Age determination and validation studies of marine fishes: do deep-dwellers live longer? Experimental Gerontology 36: 739-764.
- Carter, J., Ackleh, A. S., Leonard, B. P., Wang, H. B. 1999. Giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) population dynamics and bamboo (subfamily Bambusoideae) life history: a structured population approach to examining carrying capacity when the prey are semelparous. Ecological Modelling 123: 207-223.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. Theoretical Population Biology 14:215-230.
- Caswell, H., Trevisan, M. C. 1994. Sensitivity analysis on periodic matrix models. Ecology 75:1299-1303.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments .2. Alternative parameterizations for size- and stage-structured models. Ecological Modelling 88: 73-82.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. Ecology 81:619-627.



Caswell, H. 2001. Matrix populations models. 2a edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, E.U.A.

Caswell, H., Lensink, R., Neubert, M. G. 2003. Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology* 84: 1968-1978.

Caswell, 2009. Sensitivity and elasticity of density-dependent population models. *Journal of Difference Equations and Applications* 15: 349-369.

Charnov., E. L. 1993. Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press. Oxford U. K.

Chen, X. W., Barrows, C. W., Li, B. L. 2006. Is the Coachella Valley Fringe-Toed Lizard (*Uma inornata*) on the edge of extinction at Thousand Palms Preserve in California? *Southwestern Naturalist* 51: 28-34.

Chidumayo, E. N. 2008. Demographic implications of life-history stage characteristics in two African acacias at a Makeni savanna plot in Zambia. *Journal of Plant Ecology* 1: 217-225.

Climatological Data Annual Summary, Utah. 1950 52 (13) - 2006 108 (13). Department of commerce USA.

Clobert, J., Garland, T., Barbault, R. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11:329-364.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.

Contreras, C., Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51:89-102.

Cooley, H. S., Wielgus, R. B., Koehler, G., Maletzke, B. 2009. Source populations in carnivore management: cougar demography and emigration in a lightly hunted population. *Animal Conservation* 12: 321-328.

Cooper, W. E. 2000. Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the Kleed Earless Lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behaviour* 137: 1299-1315.

Cree, A. 1994. Low annual reproductive output in female reptiles from New-Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21: 351-372.

Crooks, K. R., Sanjayan, M. A, Doak D. F. 1998. New insights on Cheetah conservation through demographic modeling. *Conservation Biology* 12:889-895.

Crouse, D. T., Crowder, L. B., Caswell. H. 1987. A stage-based population model for Loggerhead Sea Turtles and implications for conservation. *Ecology*. 68: 1412-1423.



- Cruz-Rodríguez, J. A., López Mata, L., Valverde, T. 2009. A comparison of traditional elasticity and variance-standardized perturbation analyses: a case study with the tropical tree species *Manilkara zapota* (Sapotaceae). *Journal of Tropical Ecology* 25: 135-146.
- Cuellar, O. 1993. Lizard population ecology: a long term community study. *Bull. Ecol.* 24: 109-149.
- Dahlgren, J. P., Ehrlén, J. 2009. Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology* 97: 666-674.
- de Kroon, H., A., Plaisier, J. M., van Groenendael, J., Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J., Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Díaz, J., R. E., Rocha, F. D. H. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38:586-588.
- Doak, D., Kareiva, P., Klepetka, B. 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the Western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4:446-460.
- Doody, J. S., Green, B., Rhind, D., Castellano, C. M., Sims, R., Robinson, T. 2009. Population level declines in Australian predators caused by an invasive species. *Animal Conservation* 12: 46-53.
- Dorcas, M. E., Willson, J. D., Gibbons, J. W. 2007. Crab trapping causes population decline and demographic changes in diamondback terrapins over two decades. *Biological Conservation* 137. 334-340.
- Du, W. G., Lu, Y. W., Shen, J. Y. 2005. The influence of maternal thermal environments on reproductive traits and hatchling traits in a Lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Thermal Biology* 30: 153-161.
- Dunham, A. E. 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan.* 158:1-62.
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- Dunham, A. E., Miles, D. B. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist* 126: 231-257.
- Fenner, A. L., Bull, C. M. 2007. Short-term impact of grassland fire on the endangered pygmy Bluetongue Lizard. *Journal of Zoology* 272: 444-450.



Ferguson, G. W., Snell, H. L., Landwer, A. J. 1990. Proximate control of variation of clutch, egg, and body size in a West-Texas population of *Uta stansburiana stejnegeri* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 46: 227-238.

Ferreri, C. P., Taylor, W. W. 1996. Compensation in individual growth rates and its influence on lake trout population dynamics in the Michigan waters of Lake Superior. *Journal of Fish Biology* 49: 763-777.

Fujiwara, M., Caswell, H. 2001. Demography of the endangered North Atlantic Right Whale. *Nature* 414(6863): 537-541.

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

Frisk, M. G., Miller, T. J., Dulvy, N. K. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: Inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 27-45.

Freville, H., Colas, B., Riba, M., Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E., Olivieri, I. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85: 694-703.

Fox, S. F., MacCoy, J. K. 2000. The effects of tail loss on survival, growth, reproduction, and sex ratio of offspring in the lizard *Uta stansburiana* in the field.

Galán, P. 1999. Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in North-West Spain. *Journal of Zoology* 249:203-218.

Galina-Tessaro, P., Ortega-Rubio, A., Romero-Schmidt, H., Blazquez, C. 1997. September diet and reproductive state of *Uta stansburiana* (Phrynosomatidae) at Isla San Roque, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Arid Environments*. 37: 65-70-

Gamble, L. R., McGarigal, K., Sigourney, D. B., Timm, B. C. 2009. Survival and breeding frequency in marbled salamanders (*Ambystoma opacum*): implications for spatio-temporal population dynamics. *Copeia* 2: 394-407.

García M. B., Guzmán, D., Goñi, D. 2002. An evaluation of the status of five treated plant species in the pyrenees. *Biological Conservation* 103: 151-161.

García, M. B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17: 1672-1680.

Goldberg, S. R. 1976. Reproduction in a mountain population of the coastal Whiptail Lizard, *Cnemidophorus tigris musticulatus*. *Copeia* (2): 260-266.

Goldberg, S. R. 1977. Reproduction in a mountain population of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of herpetology* 11: 31-35.



Goldberg, E. D., Turner, R. M. 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert. *Ecology* 67: 695-712.

González-Olivares, E., Aranguiz-Acuna, A., Ramos, J. R., Rojas-Palma, A. 2009. Demographical analysis of the pink ling *Genypterus blacodes* (Schneider 1801) in the austral demersal fishery: A matrix approach evaluating harvest and non-harvest states. *Fisheries Research* 96: 216-222.

Govindarajulu, P., Altwegg, R., Anholt, B. R. 2005. Matrix model investigation of invasive species control: Bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15: 2161-2170.

Grant, A., Benton, T. 2000. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environments. *Ecology* 81: 680-693.

Green, W. H. 2000. Snakes: the evolution of mystery in nature. University of California Press. London, England.

Grime, J. P. 2002. Plant strategies, vegetation process, and ecosystem properties. Second edition. Wiley. John Wiley & Sons. Chichester, U.K.

Grossman, G. D. 1979. Demographic characteristics of an intertidal bay Goby (*Lepidogobius lepidus*). *Environmental Biology of Fishes* 4: 207-218.

Guardia, R., Raventos, J., Caswell, H. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial Tussock Grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* 88: 950-963.

Güisado-Rodríguez, M. A. 2006. Actividad reproductora: efecto del rocío y la alimentación en *Aspidoscelis lineatissima* (reptilia: teiidae), durante las estaciones lluviosa y seca en chamela, jalisco.

Halpern, S. L., Underwood, N. 2006. Approaches for testing herbivore effects on plant population dynamics. *Journal of Applied Ecology* 43: 922-929.

Hammerson, G. A., Frost, D. R., Santos-Barrera, G. 2007a. *Aspidoscelis tigris*. En: IUCN 2009. IUCN, Red List of Threatened Species. Version 2009.1

Hammerson, G. A., Frost, D. R., Santos-Barrera, G. 2007b. *Uta stansburiana*. En: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1.

Hansen, M. J., Wilson, S. D. 2006. Is Management of an invasive grass *Agropyrom cristatum* contingent on environmental variation? *Journal of Applied Ecology* 43:269-280.

Harper, E. B., Rittenhouse, T. A., Semlitsch, R. D. 2008. Demographic consequences of terrestrial habitat loss for pool-breeding amphibians: predicting extinction risks associated with inadequate size of buffer zones. *Conservation Biology* 22: 1205-1215.



- Hastings J. R., Turner, R. M. 1965. The changing mile. University of Arizona Press. Tucson. Citado en: Krebs, C. H. 1972. Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda edición. Oxford University Press, México.
- Hatano, F. H., Vrcibradic, D., Galdino, C. A. B., Cunha-Barros, M, Rocha, C. F. D., Van Sluys, M. 2001. Thermal ecology and activity patterns of the lizard community of the *Restinga* of Jurubatiba, Macaé, R. J. Revista Brasileira de Biologia 61:287-294.
- Heppell, S. S., Caswell, H., Crowder, L. B. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. Ecology 81: 654-665.
- Hochschild, R. 1989. Improving the precision of biological age determinations. Part 1: A new approach to calculating biological age. Experimental Gerontology 24: 289-300.
- Hoddenbach, G. A., Turner, F. B. 1968. Clutch size of the lizard *Uta stansburiana* in Southern Nevada. American Midland Naturalist 80: 262-265.
- Hoffman, J. H., Moran, V. C., Zeller, D. A. 1998. Long term population studies and the development of an integrated management programme for control of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. Journal of Applied Ecology 35:156-160.
- Holm, J. A., Miller, C. J., Cropper, W. P. 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian Palm *Mauritia flexuosa*: Simulation analysis of sustainable harvesting. Biotropica 40: 550-558.
- Horvitz, C. C., Schemske, D. W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb projection matrix analysis. Ecological Monographs 65: 155-192.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: Gans, C. (Ed.), Biology of Reptilia 12. Wiley, New York, pp. 25-91.
- Iraeta, P., Monasterio, C., Salvador, A., Díaz, J. A. 2006. Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment. Functional Ecology 20: 865-872.
- Iverson, J. B., Converse, S. J., Smith, G. R., Valiulis, J. M. 2006. Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cyclura inornata*): Human disturbance and density-dependent effects. Biological Conservation 132: 300-310.
- James, C. D., Whitford, W. G. 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. Oikos 70: 49-56.
- Jarry, M., Khaladi, M., Gouteux, J. P. 1996. A matrix model for studying Tsetse Fly populations. Entomologia Experimentalis et Applicata 78: 51-60.
- Jeanne, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. Ecology 60: 1211-1224.



Jenouvrier, S., Barbraud, C., Cazelles, B., Weimerskirch, H. 2005a. Modelling population dynamics of seabirds: Importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* 108: 511-522.

Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H. 2005b. Long-term contrasted responses to climate of two antarctic sea bird species. *Ecology* 86: 2889-2903.

Jensen, A. L. 1995. Simple density-dependent matrix model for population projection. *Ecological Modelling* 77: 43-48.

Jiang, H., Liu, Z., Yuan, X., Wang, H. 1989. Population structure of rhesus monkeys at Nanwan Peninsula of Hainan Island. *Acta Theriologica Sinica* 9: 254-261.

Jiao, Y., Lapointe, N. W. R., Angermeier, P. L., Murphy, B. R. 2009. Hierarchical demographic approaches for assessing invasion dynamics of non-indigenous species: An example using northern snakehead (*Channa argus*) *Ecological Modelling* 220: 1681-1689.

Johnson, J. B., Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.

Jongejans, E., de Vere, N., de Kroon, H. 2008. Demographic vulnerability of the clonal and endangered Meadow Thistle. *Plant Ecology* 198: 225-240.

Kalisz, S., McPeck, M. A. 1995. Extinction dynamics, population growth and seed banks: an example using an age-structured annual. *Oecologia* 95: 314-320.

Katsanevakis, S., Verriopoulos, G. 2006. Seasonal population dynamics of *Octopus vulgaris* in the eastern Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science* 63: 151-160.

Katsanevakis, S. 2009. Population dynamics of the endangered fan mussel *Pinna nobilis* in a marine lake: a metapopulation matrix modeling approach. *Marine Biology* 156: 1715-1732.

Kaye, T. N., Pendergrass, K. L., Finley, K., Kauffman, J. B. 2001. *Ecological Applications* 11: 1366-1380.

Klok, C., Roodbergen, M., Hemerik, L. 2009. Diagnosing declining grassland wader populations using simple matrix models. *Animal Biology* 59: 127-144.

Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241 (4872): 1455-1460.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals. A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.

Lemos-Espinal, J. A., Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México,



Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Distrito Federal, México.

Leslie, P. H. 1959. The properties of certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. *Physiological Zoology* 32: 151–159.

Levin, L., Caswell, H., Bridges, T., DiBacco, C., Cabrera, D., Plaia, G. 1996. Demographic responses of estuarine polychaetes to pollutants: Life table response experiments. *Ecological Applications* 6: 1295-1313.

Levine J. M., Rees, M. 2004. Effects of temporal variability on rare plant persistence in annual systems. *American Naturalist* 164: 350-363.

Licht, P., Moberly, W. R. 1965. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. *Copeia* 515-517.

Lin, Y., Augspurger, C. K. 2008. Impact of spatial heterogeneity of neighborhoods on long-term population dynamics of sugar maple (*Acer saccharum*). *Forest Ecology and Management* 255: 3589-3596.

Litzgus, J., Mousseau, T. A. 2004. Demography of a southern population of the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Southeastern Naturalist* 3: 391–400.

Liu, L., Cohen, J. E. 1987. Equilibrium and local stability in a logistic matrix model for age-structured populations. *Journal of Mathematical Biology* 25: 73-88.

Lochmiller, R. L. 1996. Immunocompetence and animal population regulation. *Oikos* 76: 594–602.

Lorenzon, P., Clobert, J., Oppliger, A., John-Alder, H. 1999. Effect of water constraint on growth rate, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia* 118: 423-430.

Lowe, V. P. W. 1969. Population dynamics of the Reed Deer (*Cervus elaphus*) on Rhum. *Journal of Animal Ecology* 38:425-457.

Lowe, W. H. 2003. Linking dispersal to local population dynamics: A case study using a headwater salamander system. *Ecology* 84 : 2145-2154.

Luo, J., Fox, B. J. 1990. Life-table comparisons between 2 Ground-Squirrels. *Journal of Mammalogy* 71: 364-370.

Magill, R. N. 1982. Breeding the Siamese crocodile *Crocodylus siamensis* at Metrozoo. *International Zoo Yearbook* 22: 156-158.

Mahmood, F., Nayar, J. K. 1990. Effects of *Dirofilaria immitis*, (Nematoda: Filarioidea) infection on life table characteristics of susceptible and refractory strains of *Aedes aegypti* (Vero Beach) (Diptera: Culicidae). *Florida Entomologist* 72: 567-578.



- Mahrtdt, C. R. 1976. Courtship and copulatory behavior of *Cnemidophorus tigris tigris* (Sauria: Teiidae). *Southwestern Naturalist* 21: 252-254.
- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Mandujano, M. C., Golubov, J., Huenneke, L. F. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* 49: 141-153
- Marquis, O., Massot, M., Le Galliard, J. F. 2008. Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology* 89: 2575-2583.
- Marrero-Gómez, M. V., Oostermeijer, J. G. B., Carque-Alamo, E., Banares-Baudet, A. 2007. Population viability of the narrow endemic *Helianthemum juliae* (Cistaceae) in relation to climate variability. *Biological Conservation* 136: 552-562.
- Mateo, J. A., Castanet, J. 1994. Reproductive strategies in 3 Spanish populations of the Ocellated Lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, lacertidae). *Acta Oecologica*, 15: 215-229.
- Mazer, S. J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59: 153-155.
- McCoy, C. J., Hoddenbach, G. A. 1966. Geographic variation in ovarian cycles and clutch size in *Cnemidophorus tigris* (Teiidae). *Science* 154: 1671-1672.
- Mclaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L., Ehrlich, P. R. 2002. Climate change hastens population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 6070-6074.
- Medina-Mantecón, W. 2009. Efectos del cambio en los parámetros demográficos en el crecimiento poblacional de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 51-56.
- Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: A postscript to de Kroon et al. *Ecology* 74: 2467-2468.
- Meyer, A. H., Schmidt, B. R., Grossenbacher, K. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proceedings of the Royal Society of London. Serie B. Biological Sciences* 265:523-528.
- Mitro, M. G. 2003. Demography and viability analyses of a diamondback terrapin population. *Canadian Journal of Zoology* 81:716-726.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., Valverde, T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Península, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20: 189-200.



- Mondragón, D. 2009. Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast Mexico. *Plant Species Biology* 24: 35-41.
- Musick J. A., Bonfil R. 2005. Management techniques for elasmobranch fisheries. Fisheries Technical Paper. 474. Asia-Pacific Economic Cooperation. FAO. Roma, Italy.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- Nussbaum, R. A. 1981. Seasonal shifts in clutch size and egg size in the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia* 49: 8 -13.
- Oli, M. K., Dobson, S. 2003. The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *American Naturalist* 161: 422-440.
- Oli, M. K., Armitage, K. B. 2004. Yellow-bellied Marmot population dynamics: Demographic mechanisms of growth and decline. *Ecology* 85: 2446-2455.
- Olsson, M., Madsen, T. 2001 Between-year variation in determinants of offspring survival in the Sand Lizard, *Lacerta agilis*. *Functional Ecology* 15: 443-450.
- Ortega-León, A. M., Smith, E. R., Zúñiga-Vega, J. J., Méndez-de la Cruz, F. R. 2007. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67: 492-502.
- Ozgul, A., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Van Vuren, D. H. 2009. Influence of local demography on asymptotic and transient dynamics of a Yellow-Bellied Marmot metapopulation. *American Naturalist* 173: 517-530.
- Pardini, E. A., Drake, J. M., Chase, J. M., Knight, T. M. 2009. Complex population dynamics and control of the invasive biennial *Alliaria petiolata* (Garlic Mustard) *Ecological Applications* 19: 387-397.
- Parker, W., Pianka, E. 1975. Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 4: 615 - 632.
- Parker, W. S. 1994. Demography of the Fence Lizard, *Sceloporus-undulatus*, in Northern Mississippi. *Copeia* 1: 136-152.
- Patnaik, B. K., Behera H. N. 1981. Age-determination in the tropical agamid garden Lizard, *Calotes versicolor* (daudin), based on bone histology. *Experimental Gerontology* 16: 295-307.
- Penn, A. M., Sherwin, W. B., Gordon, G., Lunney, D., Melzer, A., Lacy, R. C. 2000. Demographic forecasting in Koala conservation. *Conservation Biology* 14: 629-638.
- Pérez, O., Escobedo-Galván, A. H. 2007. Growth in captivity of *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) in Tumbes, Perú. *Revista Peruana de Biología* 14: 221-223.



Pérez, O., Escobedo-Galván, A. H. 2009. Potential effects of El Niño-South Oscillation (ENSO) on growth of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) in captivity. *Journal of Thermal Biology* 34: 14-16.

Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapa, R., Villalobos-Mández, S. M. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* 187: 97-108.

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.

Pertierra, J. P., Lleonart, J., Lo, N. C. 1997. Application of a stage-specific matrix model and length-cohort based analysis to assess the anchovy fishery in Catalan coastal waters (NW Mediterranean Sea). *Fisheries Research* 30: 127-137.

Pianka, E. 1970. Comparative autecology of lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.

Pianka, E. R. 1986. Ecology and natural history of the desert lizards. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, E. U. A.

Pianka, E., Vitt, L. 2003. Lizards: Windows to the evolution of diversity. University of California Press. London, England.

Pianka, E., Vitt, L. 2006. Lizards: Windows to the evolution of diversity. University of California Press, Berkeley, California, EUA.

Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea-deltoidea* (palmae) in an extractive reserve in acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14.

Plummer, M. V. 1985. Demography of green snakes (*Opheodrys-aestivus*). *Herpetologica* 41: 373-381.

Punt, A. E., Kennedy, R. B., Frusher, S. D. 1997. Estimating the size-transition matrix for Tasmanian Rock Lobster, *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research*. 48: 981-992.

Ramo, C., Busto, B., Utrera, A. 1992. Breeding and rearing the Orinoco Crocodile *Crocodylus intermedius* in Venezuela. *Biological Conservation* 60: 101-108.

Reed, A. W., Kaufman, G. A., Sandercock, B. K. 2007. Demographic response of a grassland rodent to environmental variability. *Journal of Mammalogy* 88: 982-988.

Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*. 164: S143-S164.



- Reznik, D. N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): An experimental evaluation of alternative models of development. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 185-203.
- Ripley, B. J., Caswell, H. 2006. Recruitment variability and stochastic population growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria*. *Ecological Modeling* 193:517-530
- Roff, D. A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- Roff, D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Rojas-González, R. I., Jones, C. P., Zúñiga-Vega, J. J., Lemos-Espinal, J. A. 2008. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* 29:245-256.
- Ruby, D. E., Dunham, A. E. 1984. A population analysis of the ovoviviparous lizard *Sceloporus-jarrovi* in the Pinaleno Mountains of Southeastern Arizona. *Herpetologica*. 40: 425-436.
- Russo, S. E., Brown, P., Tan, S., Davies S. J. 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology* 96: 192-203.
- Rypstra, A. L. 1984. A relative measure of predation on web spiders in temperate and tropical forest. *Oikos* 43: 129-132.
- Sabo, J. L., Power, M. E. 2002. Numerical response of lizards to aquatic insects and short-term consequences for terrestrial prey. *Ecology* 83: 3023-3036.
- Sabo, J. L., Gerber, L. R. 2007. Predicting extinction risk in spite of predator-prey oscillations. *Ecological Applications* 17: 1543-1554.
- Sartorius, S. S., Vitt, L. J., Colli, G. R. 1999. Use of naturally rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* 90:91-101.
- Satish, L., Mathur, B. K., Solanki, K. R. 1990. Factors influencing population dynamics of *Macrophomina phaseolina* in arid soils. *Plant and Soil* 125: 75-80.
- Sæther, B. E., Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Schamber, J. L., Flint, P. L., Grand, J. B., Wilson, H. M., Morse, J. A. 2009. Population dynamics of Long-tailed Ducks breeding on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Artic* 62: 190-200.
- Schleuning, M., Huaman, V., Matthies, D. 2008. Flooding and canopy dynamics shape the demography of a clonal Amazon understory herb. *Journal of ecology* 96: 1045-1055.



- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, University of British Columbia, Canada.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H., Gibbons, J. W. 1996. Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. p. 217–248. En: Long-Term Studies of Vertebrate Communities. Cody, M. L., Smallwood, J. A. (eds.). Academic Press, San Diego, California, U.S.A.
- Sexton, O. J., Marion, K. R. 1974. Duration of incubation of *Sceloporus undulatus* eggs at constant temperature. *Physiological Zoology* 47: 91-98.
- Schall, J. J. 1990. Virulence of lizard malaria: the evolutionary ecology of an ancient parasite-host association. *Parasitology* 100: S35-S52.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.
- Silvertown, J., Franco, M., McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology* 6: 130-136.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Simmons, P. M., Greene, B. T., Williamson, K. E., Powell, R., Parmerlee, jr, J. S. 2005. Ecological interactions within a lizard community on Grenada. *Herpetologica* 61:124-134.
- Sinnott, T. J., Ringler, N. H. 1987. Population biology of the Brown Bullhead (*Ictalurus-nebulosus lesueur*). *Journal of Freshwater Ecology* 4: 225-234.
- Skellman, J. G. 1966. Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proceedings of the 5th Berkeley Symposium on Matematical Statistics and Probability*. 4: 179-205.
- Snyder, T. 2006. Alligator and crocodile rescue: changing the future for endangered wildlife. Firefly Books; Richmond Hill U.S.A.
- Sproston, A., Glor, R., Hartley, L., Censky, E., Powell, R., Parmerlee, J. 1999. Niche differences among three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia:Teiidae) on Hispaniola. *Journal of Herpetology* 33:31-136.
- Stanford, K. M., King, R. B. 2004. Growth, survival, and reproduction in a Northern Illinois population of the plains Gartersnake, *Thamnophis radix*. *Copeia* 2004: 465–478.
- Stark, J. D., Wennergren, U. 1995. Can population effects of pesticides be predicted from demographic toxicological studies? *Journal of Economic Entomology* 88: 1089-1096.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist* 123: 56-72.



- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. S., Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Svensson, E., Sinervo, B., Comendant, T. 2001. Density-dependent competition and selection on immune function in genetic lizard morphs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 12561-12565.
- Svensson, E., Sinervo, B. 2004. Spatial scale and temporal component of selection in Side-Blotched Lizards. *American Naturalist* 163: 726-734.
- Sutherland, J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Tanner, W. W., Jorgensen, C. D. 1963. Reptiles of the Nevada Test Site. Brigham Young University. *Science Bulletin. Biological Series III* (3). 31 p. Citado en: Turner, F. B., Medica, P. A., Lannom, J. R., Hoddenbach, G. A. 1969. A demographic analysis of fenced populations of the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris*, in southern Nevada. *Southwestern Naturalist* 14: 189-201.
- Tanaka, H., Shibata, M., Masaki, T., Iida, S., Niiyama, K., Abe, S., Kominami, Y., Nakashizuka, T. 2008. Comparative demography of three coexisting acer species in gaps and under closed canopy. *Journal of Vegetation Science* 19: 127-138.
- Taylor, H. L., Cooley, C. R., Aguilar, R. A., Obana, C. J. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *C. t. septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26: 443-447.
- Thorbjarnarson, J. B., Hernández, G. 1993. Reproductive ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus-intermedius*) in Venezuela .II. Reproductive and social-behavior. *Journal of Herpetology* 27: 371-379.
- Tinkle, D. 1967. The life and demography of the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, No. 132.
- Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., Tilley, S. G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Tinkle, D. 1972. The role of environment in the evolution of life histories differences within and between lizard species. En: Allen, R. T., Frances, C. J. (Eds) *A symposium of ecosystematics*. University of Arkansas Museum, Occasional Paper (4): 77-100.
- Tinkle, D. W., Dunham, A. E., Congdon, J. D. 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology* 74: 2413-2429.



- Touloumis, K., Stamou, G. P. 2009. A metapopulation approach of the dynamics of arthropods from Mediterranean-type ecosystems. *Ecological Modelling* 220: 1105-1112.
- Turchin, P. 2003. Complex population dynamics: a theoretical / empirical synthesis. *Monographs in Population Biology-35*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Turner, F. B., Medica, P. A., Lannom, J. R., Hoddenbach, G. A. 1969. A demographic analysis of fenced populations of the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris*, in southern Nevada. *Southwestern Naturalist* 14: 189-201.
- Turner, F. B., Hoddenbach, G. A., Medica, P. A., Lannom, J. R. 1970. The Demography of the Lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard, in Southern Nevada. *Journal of Animal Ecology* 39:505-519.
- Turner, F. B., Medica, P. A., Bridges, K. W., Jennrich, R. I. 1982. A population model of the lizard *Uta stansburiana* in southern Nevada. *Ecological Monographs* 52: 243-259.
- Twinomugisha, D., Basuta, G., Champan, C. A. 2003. Status and ecology of the golden monkey (*Cercopithecus mitis kandti*) in Mgainga Gorilla National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* 41:47-55.
- Valverde, T., Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- Vandevender, R. W. 1982. Comparative demography of the lizard *Basiliscus-basiliscus*. *Herpetologica* 38: 189-208.
- Vandermeer, J. H., Goldberg, D. 2003. Population ecology: first principles. Princeton University Press. New Jersey, U.S.A.
- Van Groenendael, J., de Kroon, H., Caswell, H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.
- Vélez-Espino, L. A. 2005. Population viability and perturbation analyses in remnant populations of the Andean catfish *Astroblepus ubidiai*. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 125-138.
- Vinegar, M. B. 1975. Demography of the Striped Plateau Lizard, *Sceloporus virgatus* *Ecology* 56: 172-182.
- Vitt, L. J. 1977. Observations on clutch and egg size and evidence for multiple clutches in some lizards of Southwestern United States. *Herpetologica* 33: 333-338.



- Vitt, L. J., Ohmart, R. 1977. Ecology and reproduction of lower Colorado River lizards: *Cnemidophorus tigris* (Teiidae) with comparisons. *Herpetologica* 33:223-234
- Vitt, L. J., Zani, P. A. 1996. Ecology of the lizard *Ameiva festiva* (Teiidae) in Southeastern Nicaragua. *Journal of Herpetology* 30:110-117.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E., Schwenk, K. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* 162: 44-60.
- Vonarx, R., Gebhardt, F. 1990. Effects of a granulosis-virus, and *Bacillus-thuringiensis* on life-table parameters of the Potato Tuber moth, *Phthorimaea-operculella*.
- Vonesh, J. R., de la Cruz, O. 2002. Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia* 133: 325-333.
- Waldschmidt, S., Tracy, C. R. 1983. Interactions between a lizard and its thermal environment - implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 64: 476-484.
- Wall, R., Smith, K. E., Berriatua, E., French, N. P. 1999. Simulation analysis of the population dynamics of the mite, *Psoroptes ovis*, infesting sheep. *Veterinary Parasitology* 83: 253-264.
- Warner, D. A., Shine, R. 2009. Maternal and environmental effects on offspring phenotypes in an oviparous lizard: do field data corroborate laboratory data? *Oecologia* 161: 209–220.
- Watling, J. I., Waddle, J. H., Kizirian, D., Donnelly, M. A. 2005. Reproductive phenology of three lizard species in Costa Rica, with comments on seasonal reproduction of neotropical lizards. *Journal of Herpetology* 39: 341-348.
- Webb, J. K., Pike, D. A., Shine, R. 2008. Population ecology of the Velvet Gecko, *Oedura lesueurii* in south eastern Australia: Implications for the persistence of an endangered snake. *Austral Ecology* 33: 839-847.
- White, G. C., Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120-S138.
- Whiting, M J, Dixon, J. R., Greene, B. D., Mueller, J. M., Thornton, O. W., Jr., Hatfield, J. S., Nichols, J. D., Hines, J. E. 2008. Population dynamics of the Concho Water Snake in rivers and reservoirs. *Copeia* 2: 438-445.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., Conroy, M. J. 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. San Diego: Academic Press. U.S.A.
- Wilson, B. 1991. Latitudinal variation in activity season mortality rates of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecological Monographs* 61: 393-414.



Wilson, B., Cooke, D. 2004. Latitudinal variation in rates of overwinter mortality in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 85: 3406-3417.

Wyneken, J., Godfrey, M. H., Bels, V. L. 2007. *Biology of turtles*. CRC press, Taylor and Francis Group. New York. U.S.A.

Xie, Yu. 2000. Demography: past, present, and future. *Journal of the American Statistical Association* 95 (450): 670-673.

Yadav, R. N. 1979. A further report on breeding the mugger crocodile *Crocodylus palustris* at Jaipur Zoo. *International Zoo Yearbook* 19: 66-68.

Yearsley, J. M., Fletcher, D., Hunter, C. 2003. Sensitivity analysis of equilibrium population size in a density-dependent model for Short-tailed Shearwaters. *Ecological Modeling* 163: 119-129.

Zhang, Y. P., Ji, X. A. 2004. The thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in southern grass lizards, *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology* 29: 45-53.

Zug, G. R., Vitt, L. J., Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology. An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 2nd edition. Academic Press, San Diego, California, U.S.A.

Zúñiga-Vega, J. J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Tesis de Doctorado. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

Zúñiga-Vega, J. J., Valverde, T., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J. A. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2: 324-335.

Zúñiga-Vega, J. J., Méndez-de la Cruz, F. R., Cuellar, O. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1397-1409.

Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Zamora-Abrego, J. G., Johnson, J. B. En revisión. Comparative demography of lizards. Relative importance of the life cycle components. *Journal of Animal Ecology*.