



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**DEMOGRAFÍA E HISTORIA DE VIDA DE
LA IGUANA NGUIO (*Ctenosaura oaxacana*: IGUANIDAE),
PARA SU CONSERVACIÓN Y MANEJO EN
LA REGION DE NIZANDA, OAXACA.**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

GABRIELA DÍAZ JUÁREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
COMITÉ TUTOR: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de mayo de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **DÍAZ JUAREZ GABRIELA** con número de cuenta 91397560 con la tesis titulada "Demografía e historia de vida de la iguana Nguio (*Ctenosaura oaxacana*: Iguanidae), para su conservación y manejo en la región de Nizanda, Oaxaca", realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**:

Presidente: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ
Vocal: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
Secretario: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
Suplente: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
Suplente: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de febrero de 2014.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad para realizar mis estudios de Maestría y por los apoyos económicos para cursos y congresos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico otorgado a través de la beca de Maestría (CVU 365623), con la cual fue posible desarrollar mis estudios.

A mi Tutor: Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por la orientación y apoyo académico incondicional para la realización del presente estudio. De manera especial le agradezco su amistad, su apoyo personal, por la confianza que siempre ha depositado en mí y sobre todo por su paciencia durante todos estos años.

Al Comité Tutor: Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa y Dr. José Jaime Zúñiga Vega por su valiosa asesoría, su gran disposición, apoyo, sugerencias y comentarios para la realización del presente manuscrito.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los Miembros del Jurado: DR. Luis Medrano González, Dr. Luis Zambrano González, Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa, Dr. Ernesto Vicente Vega Peña y Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por sus valiosas sugerencias y comentarios que enriquecieron y dieron forma al presente manuscrito.

A Paco Ríos Moya por ser mi guía y compañero de campo durante todos los muestreos, por todo lo que aprendí de él, por hacerme amena la convivencia en las salidas al campo, por su hospitalidad, apoyo y paciencia.

A la familia Reyes Manuel (Clau, Dino, Don Malaquías y Norma), a la familia Ríos Moya (Doña María, Don Mario (Q.E.P.D.), Doña Eva, Don Julián y Carlos), a Rocío y familia, y Doña Florida por brindarme su casa, por todas sus atenciones, por los gratos momentos, por su amistad y gran apoyo al cuidar de Andrea.

A Don Rafael por su gran amabilidad al prestarnos su terreno para la instalación de las jaulas y el equipo.

De manera especial a cada uno de los voluntarios que participaron en alguna etapa del proyecto: Zele, Christian, Adrián, Ángel, Ximena, Javier, Enrique y Víctor Hugo.

A Víctor Aguirre por su amistad, por aclarar mis ideas durante la realización del proyecto, por sus comentarios y sugerencia.

A Ángel por sus palabras alentadoras y llenas de optimismo, por sus sugerencias, comentarios para enriquecer mi trabajo y por ser mi amigo.

A Leonardo por su gran apoyo y disposición en todo momento, por facilitarme su computadora para el análisis de mis datos, por su crítica tan constructiva, por sus comentarios y sugerencias para la realización del presente trabajo.

A Fernando por su disposición y apoyo, por aclarar mis dudas, por compartirme conocimientos, experiencias y divertidas pláticas.

A Cinthya, Maru, Analí, Ricardo, Adrián y Alejandro por su amistad y cariño, por su apoyo incondicional, sus consejos, su optimismo y confianza, por levantarme el ánimo, por dedicarme un poco de su tiempo y por los gratos y divertidos momentos que hemos compartido juntos.

Difícilmente hubiera logrado concluir este proyecto sin el apoyo incondicional de mi excepcional familia a quienes agradezco profundamente y con todo mi amor.

A mis padres Guadalupe y Alfredo por estar siempre al pendiente de mí, por toda su comprensión y confianza, a Fátima por su valentía y seguridad que van creciendo día a día, a Camila por ser tan linda y traviesa, a mi hermana Ma. Cristina y mis hermanos J. Alfredo y L. Alberto por su grata compañía y gran apoyo.

A la familia Pérez zapata por su apoyo y confianza, especialmente agradezco a Doña Vicky y a Don Raúl por su comprensión y apoyo durante mis salidas al campo y estar siempre al pendiente y cuidado de Andrea.

A Abraham, es difícil expresar de manera breve mi agradecimiento por su gran generosidad, confianza y apoyo incondicional, por su comprensión y paciencia, por estar siempre al cuidado de Andrea, por su presencia y cariño.

A Andrea Natalia por ser el regalo más hermoso de la vida, por su amor, comprensión, apoyo y paciencia, por soportar mis ausencias, el ajetreo y las molestias ocasionadas, por ser una gran compañera y una hermosa hija.

DEDICATORIA

A mis padres:

Guadalupe y Alfredo

A mi hija:

Andrea Natalia

A mi abuelo:

Don Gonzalo Juárez

CONTENIDO

Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	5
1.1. Historia de vida	6
1.2. Demografía	8
1.2.1. Índice de máxima verosimilitud	9
1.2.2. Modelos matriciales de proyección	11
1.2.3. Análisis de sensibilidad y elasticidad	13
1.2.4. Conservación y manejo	15
1.2.5. Descripción de la especie de estudio	18
2. Objetivos	23
3. Hipótesis	24
4. Método	
4.1. Área de estudio	25
4.2. Historia de vida	27
4.3. Demografía	39
4.4. Simulaciones numéricas	44
5. Resultados	
5.1. Historia de vida	45
5.2. Demografía	67
5.3. Simulaciones numéricas	71

6. Discusión	
6.1 Historia de vida	75
6.2 Demografía	89
6.3 Conservación y manejo	93
7. Conclusiones	96
Literatura Citada	98

ÍNDICE DE FIGURAS

Figuras		Página
1	Ciclo de vida de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	13
2	Modelo de la matriz de proyección	14
3	Zona de distribución de <i>C. oaxacana</i>	20
4	Ejemplares de <i>C. oaxacana</i>	21
5	Ubicación del área de estudio	26
6	Mapa de las zonas de captura	27
7	Fragmento de la cola de <i>C. oaxacana</i>	30
8	Estimación de parámetros morfométricos	35
9	Modelo de la matriz de Lefkovitch	41
10	Número de iguanas capturadas por sexo y por zona	47
11	Número de iguanas capturadas por muestreo	48
12	Número de iguanas recapturadas por muestreo	49
13	Número de iguanas recapturadas por zona	49
14	Abundancia de <i>C. oaxacana</i> por zona	50
15	Abundancia de la población de <i>C. oaxacana</i>	51
16	Abundancia de <i>C. oaxacana</i> por muestreo	52
17	Densidad de la población de <i>C. oaxacana</i>	53
18	Estructura de la población de <i>C. oaxacana</i>	54
19	Estructura de edades para hembras y machos	55
20	Estructura poblacional agrupada en categorías de edad	56
21	Curva de crecimiento de <i>C. oaxacana</i>	57
22	Relación de la LHC y la masa corporal	58
23	Correlación de la LHC y la masa corporal	59
24	Regresión lineal del Log-LHC y Log-masa corporal	60
25	Correlación de las medidas morfométricas	62
26	Correlación de la T° corporal y la T° del aire	63
27	Porcentaje de LHC para hembras grávidas	64
28	Peso y valor reproductivo en cuatro especies de escamados.	66
29	Estructura estable de edad esperada y observada	69
30	Simulación de los valores de fecundidad	71
31	Simulación de los valores de supervivencia	72
32	Simulación de los valores de crecimiento	73
33	Variación de los valores de λ	74
34	Estrategias de supervivencia	81

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadros		Página
1	Índice de estimación de la masa relativa de la nidada	38
2	Modelos de captura y recaptura	40
3	Número de iguanas capturadas por muestreos	45
4	Número de individuos capturados por zona	46
5	Categorías por clase de edad	46
6	Proporción de sexos	47
7	Abundancia de la población de <i>C. oaxacana</i> por zona	50
8	Abundancia de la población de <i>C. oaxacana</i> por muestreo	52
9	Densidad de la población de <i>C. oaxacana</i>	53
10	Morfometría de <i>C. oaxacana</i>	58
11	Morfometría y valores de correlación	61
12	Modelos mejor ajustados de captura y recaptura	67
13	Estimación de supervivencia	68
14	Matriz de proyección poblacional	68
15	Matriz de sensibilidad	70
16	Matriz de elasticidad	70
17	Simulaciones	74
18	Parámetros de historia de vida	88

RESUMEN

En la actualidad es cada vez más frecuente que las especies adquieran mayor vulnerabilidad y deterioro de sus poblaciones debido a la destrucción y fragmentación de su hábitat, además de los cambios estocásticos que se producen en el ambiente. El estudio de la dinámica de poblaciones nos permite evaluar el deterioro real de las poblaciones naturales. *Ctenosaura oaxacana* es una especie de iguana endémica y restringida al Istmo de Tehuantepec en Oaxaca. La NOM-059-SEMARNAT-2010 la considera como una especie amenazada y la IUCN Red (List of Threatend Species) la cataloga en peligro crítico.

El presente estudio analiza la historia de vida y demografía *C. oaxacana* en la región de Nizanda (16° 39' N, 95° 00' W) de enero de 2011 al mes de julio de 2012. El total de iguanas capturadas y marcadas durante 10 muestreos fue de 363, de las cuales 42% fueron hembras, 39% machos y 19% juveniles sin sexar.

Los machos exhiben una masa y talla corporal mayor, en comparación con las hembras. La masa corporal y la longitud hocico-cloaca (LHC) se encontraron positivamente correlacionadas (R^2 de Spearman = 0.863, Rho=0.763, P=0.001). El análisis de la historia de vida mostró que la talla LHC mínima a la madurez sexual es de 11.2 ± 0.85 cm, que el tamaño promedio de la nidada es de 5.6 ± 1.75 huevos y el esfuerzo reproductivo por nidada se estimó en 0.34 ± 0.24 , que en comparación con otras especies de iguanas, el valor es alto.

Mediante el modelo de Jolly- Seber la abundancia estimada para el área de estudio fue de 1966 individuos y la densidad de la población fue estimada en 21.4 individuos/ha. Para estimar los parámetros demográficos, la población se estructuró en cuatro categorías de tamaños (crías, juveniles, adultos 1 y adultos 2). Utilizando el programa MARK se realizó un análisis matricial considerando las tasas de supervivencia (Φ) y crecimiento (Ψ) obtenidas del análisis de captura, marcaje y recaptura durante los 10 muestreos. La tasa de crecimiento poblacional estimada (λ) resultó con un valor de 1.15, indicando que la población es estable y con un gran potencial de crecimiento. Por medio de simulaciones numéricas se determinó que la supervivencia de juveniles y adultos 1 es el proceso demográfico que más influye en el valor de λ , por lo que es indispensable conservar a ambas categorías para asegurar la permanencia de la población.

A pesar de que la población de *C. oaxacana* en Nizanda es estable, ésta podría ser potencialmente sensible a los cambios provocados en las tasas de supervivencia, ocasionados por la pérdida del hábitat y al cambio en el medio ambiente. Este trabajo representa el primer estudio detallado sobre la historia de vida de la iguana *C. oaxacana*, por lo que la información aquí presentada puede ser de gran utilidad para diseñar estrategias de conservación y manejo que asegure la viabilidad de sus poblaciones, que puede ser extendido a otras poblaciones.

ABSTRACT

Declining of vulnerable species populations is increasing because of habitat destruction, habitat fragmentation, hunting and other stochastic events in the environment. The population dynamics of a species allows us to evaluate the real effects of environmental changes on natural populations. The Oaxacan spiny-tailed iguana (*Ctenosaura oaxacana*) is an endemic species with a distribution limited to the Tehuantepec isthmus in Oaxaca. The Mexican endangered species list NOM-ECOL 059-SEMARNAT-2010, considered it as threatened and the IUCN Red List of Threatend Species as critically endangered.

This study addresses the life history and demography of *C. oaxacana* in the Nizanda area (16° 39' N, 95° 00' W) from January 2011 to July 2012. Total captured and marked iguanas in 10 samplings were 363, of which 42% were females, 39% males, and 19% juveniles.

Ctenosaura oaxacana males in average resulted larger and heavier than females and their body mass and snout-vent length (SVL) are positively correlated (R^2 de Spearman = 0. 863, Rho=0.763, P=0.001). Life history analysis showed that the minimum size at sexual maturity is 11.2 ± 0.85 cm and that the average clutch size was 5.6 ± 1.75 eggs; the reproductive effort per clutch was estimated at 0.34 ± 0.24 , that when compared with other species of iguanas, it is a high value.

By using the Jolly-Seber model, the estimated population size was 1967 individuals and the population density was estimated in 21.4 individuals/ha. To estimate demographic parameters, the population was structured in four size categories (hatchlings, juveniles, and adults 1, and adults 2). With the software

MARK, it was produced a matrix analysis considering the survival (Φ) and growth (Ψ) rates, using mark capture-recapture techniques during ten field seasons. The population growth rate (λ) was 1.15, indicating that the local population is stable and with a great growth potential. Using numerical simulations it was established that the survival of juveniles and adults 1, is the demographic process that most influences the value of λ , becoming essential to conserve these categories to assure the permanence of the population.

Although *C. oaxacana* population in Nizanda is considered stable, it can be highly vulnerable to changes in the survival rates caused by habitat loss and environmental changes. This thesis represents the first detailed study on the life history and demography of the spiny-tailed iguana *C. oaxacana*, and the information may be useful for designing conservation and management strategies to ensure the viability of their populations, and can be extended to other similar populations.

INTRODUCCIÓN

Ante la gran problemática que existe en torno al manejo de especies silvestres, su normatividad y la falta de información sobre su biología, es importante realizar estudios sobre la demografía e historia de vida de sus poblaciones. Las poblaciones presentan características propias y una distribución en espacio y tiempo, además responden de manera específica a diferentes presiones como, la competencia y la depredación (Metcalf y Pavard, 2006). Dentro de las poblaciones, los organismos moldean los parámetros de historia de vida influyendo directamente en su supervivencia y reproducción (Dunham *et al.*, 1988). Para conocer cómo influyen las estrategias de historia de vida de una especie determinada, es indispensable realizar estudios demográficos que permitan conocer la dinámica de las poblaciones naturales, utilizando los modelos matriciales de proyección (Caswell, 2001).

En México, dentro del grupo de los escamados de vida larga, los estudios demográficos son escasos o inexistentes. Un ejemplo claro es de la iguana nguio (*Ctenosaura oaxacana*), especie endémica y de restringida distribución, que carece de información sobre su biología y del estado de sus poblaciones. El presente estudio tiene la finalidad de aportar información sobre la demografía e historia de vida de esta especie para el establecimiento de alternativas para su conservación y un manejo adecuado de sus poblaciones.

Historia de Vida

El estudio de la historia de vida de una especie se centra en la asignación de recursos, en términos de materia, energía y tiempo para cada uno de los procesos fundamentales de su ciclo de vida, como el crecimiento, la supervivencia y la reproducción (Cody, 1966).

Los parámetros que definen la historia de vida de un organismo bajo diferentes condiciones de disponibilidad de recursos se denominan “estrategias”. (Ballinger y Congdon, 1981). Se considera que las estrategias son un conjunto de caracteres de historia de vida que pueden evolucionar y que los organismos desarrollan dependiendo del hábitat, de la competencia intraespecífica, de su morfología, de su fisiología y sus relaciones filogenéticas (Dunham *et al.*, 1988).

El estudio de las estrategias de historia de vida se centra en el conocimiento de la ecología y la evolución de los organismos. Su objetivo es el de comprender cómo la selección natural moldea las características del ciclo de vida de los organismos y las condiciones que influyen en su crecimiento, su supervivencia y reproducción, mediante el uso óptimo de la energía para lograr una máxima adecuación como respuesta al medio (Stearns, 1976).

Los atributos de historia de vida son caracteres que describen el ciclo de vida de las especies de una o varias poblaciones a través del tiempo. Entre ellos destacan la tasa de crecimiento, el número y tamaño de las crías, edad y tamaño a la madurez sexual, edad y tamaño a la primera reproducción y número de eventos reproductivos (Roff, 1992; Caswell, 2001; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008).

La energía que utilizan los organismos en cada una de las etapas de su ciclo de vida es limitada y la distribuyen en diversas actividades como nacer,

crecer, en el tipo de forrajeo y en la reproducción, generando costos y beneficios en la adquisición de recursos (Dunham, *et al.* 1988; Congdon *et al.*, 1982).

La asignación de energía disponible a la reproducción o el esfuerzo reproductivo, es la cuantificación de energía dirigida a la reproducción. Para estimar el esfuerzo reproductivo se utiliza el índice de la masa relativa de la nidada (MRN). La masa relativa de la nidada relacionada con el peso corporal de las hembras, ha sido considerada uno de los parámetros reproductores más importantes de la historia de vida en reptiles. Se ha propuesto que este índice puede ser moldeado por la forma de forrajeo, forma del cuerpo y estrategias de escape (Rodríguez-Romero *et al.*, 2005; Pough *et al.*, 1998). Este índice se encuentra restringido a condiciones morfológicas de la madre, el tamaño de la nidada, el tamaño del huevo, condiciones ambientales y disponibilidad de recursos (Cuellar, 1984; Vitt y Price, 1982). Existen algunas variaciones en el cálculo de la MRN. Sin embargo, la mayoría se basa en el método propuesto por Tinkle (1969) y Shine (1992) para serpientes y lagartijas. En iguánidos se ha utilizado el índice de Cuellar para calcular el MRN (Aguirre-Hidalgo, 2002).

En ocasiones se considera que las poblaciones naturales o silvestres de las especies se mantienen en un estado estable, es decir, el tamaño de la población, la disponibilidad de energía, la edad, etapas de desarrollo o distribución de tamaños se mantiene estable a través del tiempo. Sin embargo, en la naturaleza rara vez encontramos a una población en un estado estable debido a las variaciones naturales y a las actividades humanas, provocando que las poblaciones permanezcan en una dinámica transitoria (Bierzychudek, 1999). Por ello, el estudio de los parámetros de historia de vida de las poblaciones silvestres

nos proporciona información útil que nos ayuda a definir y cuantificar los efectos de diversas presiones sobre las poblaciones.

Demografía

La demografía es una herramienta que evalúa de manera cuantitativa el tamaño y estructura de la población, considerando las fluctuaciones de las tasas de supervivencia y reproducción entre los organismos a través del tiempo como consecuencia de la acción de variables intrínsecas e extrínsecas que influyen directamente en la dinámica de la población (Caswell, 2001; Dahlgren y Ehrlén, 2009).

La demografía nos permite caracterizar la historia de vida de una especie por medio de parámetros específicos, como las tasas de natalidad, mortalidad, edad a la primera reproducción y esperanza de vida. La demografía nos permite estimar cambios en el tamaño de las poblaciones a lo largo del tiempo como respuesta a variaciones ambientales e identificar las tasas vitales que determinan esos cambios, además, indica la contribución específica de cada tasa demográfica para el crecimiento de la población (Coulson *et al.*, 2005; Picó, 2002), la cual se considera, como un indicador de la adecuación promedio de la población (Benton y Grant, 1999).

Los parámetros demográficos varían de acuerdo con la estructura específica de la población (estructura de edades, de tamaños y de sexo). La estructura de la población se establece mediante registros de captura y recaptura (Lebreton *et al.*, 1992).

Captura, marcaje y recaptura. El método general de marcaje y recaptura se basa principalmente en la captura, marcaje, liberación y recaptura de un individuo.

El método de captura de Jolly-Seber, es utilizado para poblaciones abiertas, es decir, con natalidad, mortalidad, inmigración y emigración, los cuales cambian en tiempo. Los supuestos de éste método son: el tipo de marca utilizada debe permitir la identificación de cada organismo y ser resistente por lo menos el tiempo que dure el estudio. Todos los individuos marcados o no marcados deben tener la misma probabilidad de ser capturados. La aplicación del método no debe provocar efectos negativos en la supervivencia del animal. La liberación del individuo debe realizarse en el mismo lugar de colecta y es muy importante establecer un lapso transcurrido entre el momento del marcaje, la liberación y el momento de recaptura para permitir la distribución homogénea de los organismos capturados y no capturados (Lemos Espinal *et al.* 2005).

Índice de Máxima Verosimilitud. Actualmente, el estudio espacio-temporal de las poblaciones se basa en la construcción de modelos matemáticos y para ello existen herramientas de análisis informático. Un ejemplo, es el método basado en el análisis de máxima verosimilitud desarrollado por White y Burnham (1999) para el programa MARK que permite estimar la supervivencia de los animales marcados cuando se vuelven a encontrar en un momento posterior.

El análisis de los datos de presencia y ausencia se realiza a través de las historias de captura, donde los organismos pueden recapturarse vivos o muertos. Cada historia de captura es individual y ocurre debido a una secuencia de eventos, los cuales tienen una probabilidad correspondiente. Por ejemplo, para

estimar los coeficientes de un modelo logístico de regresión, donde se calcula la probabilidad de que ocurra un suceso determinado. Si en un estudio la muestra es aleatoria y las observaciones son independientes entre sí, la probabilidad de que un sujeto de la muestra experimente el suceso es independiente de lo que le ocurra a cualquier otro. La probabilidad conjunta se calcula como el producto de las probabilidades individuales y de esa forma obtenemos la función de verosimilitud, que tiene en cuenta todos los datos de forma global (White y Burnham, 1999).

En el análisis de máxima verosimilitud se consideran algunos principios que garantizan la confiabilidad de las estimaciones del modelo seleccionado: a) el principio de parsimonia toma en cuenta el número de parámetros que debe sostener un modelo; de tal manera que, un modelo que contenga un número mayor de parámetros, será menos parsimonioso; b) el conocimiento de la biología básica de la población de la especie de estudio; c) el principio de la probabilidad de prueba de razón que compara a dos modelos alternativos y, d) el criterio de información de Akaike (AIC) que calcula el logaritmo de la verosimilitud para un modelo determinado y el número de parámetros estimables en el modelo (Lebreton *et al.*, 1992).

El método de máxima verosimilitud analiza la probabilidad de supervivencia (Φ), probabilidad de reencuentro (P) y probabilidad de transitar a la siguiente categoría (Ψ) implementando un modelo multiestado (White y Burnham, 1999). El modelo multiestado (Brownie *et al.*, 1993), considera que los individuos podrían moverse en un conjunto infinito de posibilidades o estados potenciales definidas por la localidad, la fisiología, el ambiente o el estado reproductivo, lo cual podrían

generar diferentes probabilidades de supervivencia y captura (White y Burnham, 1999).

Φ_i = la probabilidad de sobrevivir en tiempo (t_{+1})

P_j = la probabilidad de encontrar al individuo j

Ψ_i = la probabilidad de crecimiento o transición (t_{+1})

$(1 - P_j)$ = Es la probabilidad de no encontrar a un organismo en el tiempo j

Modelos matriciales de proyección. Los modelos demográficos matriciales de proyección poblacional (PMM por sus siglas en inglés) o también conocidos como modelos de matrices de transición, proporcionan información sobre las tasas vitales (reproducción, crecimiento y supervivencia) que más contribuyen a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) (Caswell, 2001). Además, los PMM nos permiten cuantificar y analizar la dinámica de la población y son una herramienta de gran utilidad en los problemas de conservación y uso racional de las especies (Fieberg y Ellner, 2001; Silvertown *et al.*, 1996).

Una matriz de proyección es una representación del ciclo de vida de la especie en estudio, y contiene todos los eventos demográficos de la población que se han llevado a cabo en un periodo (por lo general, un año). La matriz de proyección presenta un arreglo de datos en forma matricial que sintetizan los procesos demográficos de la población. Es decir, se representa la probabilidad de

permanencia de todos los individuos de una clase determinada o la probabilidad de crecer a otra clase dentro de un periodo seleccionado y la fecundidad de todos los individuos reproductores de cada clase durante el mismo intervalo. Existen diferentes modelos de matrices poblacionales, que pueden estar estructurados por edad (Matriz de Leslie), por tamaño o estado (Matriz de Lefkovitch). Algunos modelos consideran la estocasticidad ambiental y otros la dispersión de los individuos o heterogeneidad espacial (Naulin, 2002; Bierzychudek, 1999; Fieberg y Ellner, 2001; Caswell, 2000).

El análisis numérico de las matrices de transición anual genera una proyección del crecimiento de la población. La proyección del tamaño de la población N_{t+1} se obtiene partir del producto de los valores de la matriz A por el vector columna de densidad N_t , que representa el número de organismos presentes en cada clase en el tiempo inicial. La tasa de crecimiento poblacional (λ) se obtiene con la fórmula:

$$\lambda = N_{t+1} / N_t$$

Otros de los atributos demográficos que se obtienen con el análisis matricial son la distribución estable de clases (w) y el valor reproductivo de cada clase (v). Estos parámetros determinan las propiedades demográficas de una población en condiciones ambientales concretas (De Kroon *et al.*, 2000; Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

La construcción de una matriz de proyección a partir del ciclo de vida, genera una matriz de Lefkovitch: su construcción depende de los procesos vitales (reproducción, supervivencia y crecimiento) con respecto al número de organismos en cada clase (Figura 1).

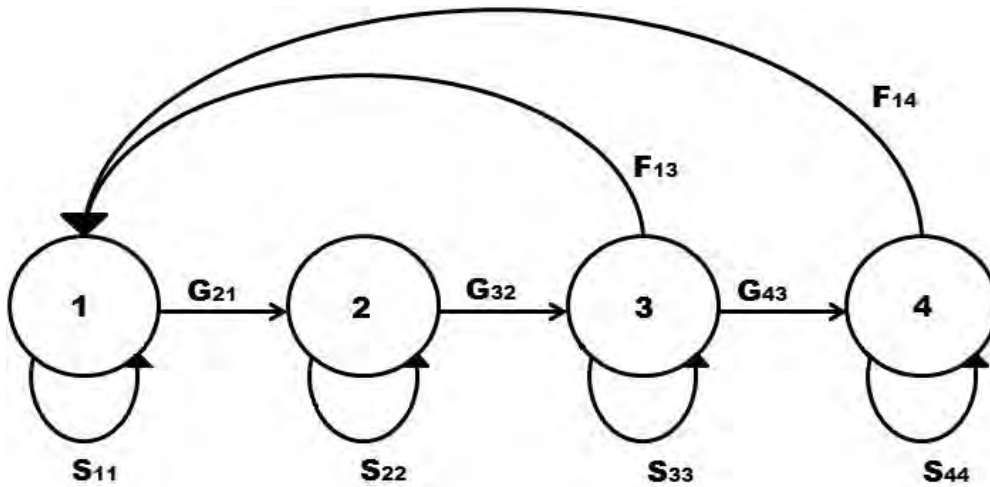


Figura 1. Ciclo de vida de *C. oaxacana*. Los nodos representan las categorías de edad, las flechas representan las probabilidades de transición, los arcos superiores representan las fecundidades y los arcos inferiores la estasis.

La dimensión de la matriz será igual al número de estadios que representan el ciclo de vida. La matriz de Lefkovitch clasifica a los individuos por tamaños, etapa, edad o por sus combinaciones, permite modelar permanencia de un individuo en el mismo estadio. Esta matriz puede representar el crecimiento o decremento a cualquier clase (Lemos-Espinal *et al.*, 2005) (Figura 2).

Análisis de sensibilidad y elasticidad. Para determinar el efecto que pueden tener las perturbaciones sobre la dinámica de las poblaciones, se modelan matrices de proyección poblacional (Caswell, 2001; Hugson *et al.*, 2006).

$$\begin{array}{cccc}
 \mathbf{S}_{11} & \mathbf{0} & \mathbf{F}_{13} & \mathbf{F}_{14} \\
 \mathbf{G}_{21} & \mathbf{S}_{22} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\
 \mathbf{0} & \mathbf{G}_{32} & \mathbf{S}_{33} & \mathbf{0} \\
 \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{43} & \mathbf{S}_{44}
 \end{array}$$

Figura 2. Modelo de la matriz de proyección de Lefkovitch para la población de *C. oaxacana*. Los valores de F representan la fecundidad o el promedio del número de hijos que deja una hembra por categoría de edad, los valores de S representa la estasis o probabilidad de permanecer en una categoría de edad y los valores de G representan el crecimiento o probabilidad de transitar a la siguiente categoría de edad.

Asociados a los modelos matriciales se desarrollan los análisis de perturbación prospectivos (análisis de sensibilidad y análisis de elasticidad), herramientas importantes para examinar los cambios en la dinámica de la población cuando una o más tasas vitales han sido modificadas. El principal interés en los análisis de perturbación es identificar las tasas vitales que más afectan a λ , es decir, en qué tasas se puede actuar para darle cambio a la dirección de λ (Lemos-Espinal *et al.*, 2005; Caswell, 2001), con fines de conservación y manejo de especies silvestres (Caswell y Takada, 2004).

El análisis de sensibilidad está determinado por el eigenvalor dominante asociado a λ y mide la sensibilidad del crecimiento de una población a ciertos cambios en las probabilidades de las tasas vitales (Caswell, 1978). El análisis de sensibilidad establece qué tan sensible es la adecuación, determinada por la

supervivencia (S) y la fecundidad (F) en cada elemento de la matriz y la relación entre el tamaño de la población o la tasa de crecimiento con las tasas vitales. Además, el análisis de sensibilidad permite proyectar los cambios y sus efectos en los parámetros de las tasas vitales, conjuntamente, en un contexto evolutivo. Las sensibilidades de λ miden la presión de selección (Caswell, 2001).

El análisis de elasticidad se establece al no poder realizar comparaciones entre las tasas de fecundidad y supervivencia, debido a que se miden en diferentes escalas. El análisis de elasticidad mide las sensibilidades como un cambio proporcional de las tasas vitales al estimar el cambio proporcional de la tasa de crecimiento poblacional producido por cambios en un determinado estadio o proceso demográfico. Al ser proporcional es muy útil para realizar comparaciones estandarizadas (Mesterton-Gibbons, 1993; Koons *et al.*, 2005; Caswell y Takada, 2004).

Conservación y Manejo

La gran diversidad de ecosistemas de México no ha sido valorada y aprovechada para el desarrollo económico y social del país, provocando un gran deterioro, principalmente por el cambio del uso de suelo, siendo más del 60% de la superficie de la tierra seriamente degradada (Valdez *et al.*, 2006).

Los ecosistemas y todas las formas que los integran (plantas, animales, hongos y microorganismos), por medio de sus procesos naturales, generan bienes y servicios ambientales indispensables para la supervivencia y bienestar económico-social. México es el primer país del mundo en realizar un estudio para

evaluar el capital natural, está es una propuesta de sustentabilidad que permite conocer el estado de los ecosistemas (Balvanera, 2009; CONABIO, 2009).

La evaluación reflejó que los ecosistemas de México presentan un impacto antropogénico severo, lo que ha generado una crisis ambiental como consecuencia del uso irracional y la sobre explotación de la biodiversidad. Para mitigar la crisis ambiental, es indispensable hacer uso del conocimiento y de la información científica actual sobre la diversidad biológica con la finalidad de establecer alternativas de conservación y uso sustentable de los recursos naturales (Dirzo *et al.*, 2009).

La propuesta de Capital Natural, establece acciones prioritarias concretas en la gestión de la biodiversidad hasta el año 2020, considerando seis ejes principales (información, conservación, uso sustentable, presiones y amenazas, educación y cultura ambiental y gobernanza) (CNM, 2013). Las principales líneas de acción consideran que se requiere de promover y fortalecer la investigación científica para incrementar el conocimiento y comprensión sobre los cambios de la biodiversidad por factores antropogénicos y sus consecuencias en el funcionamiento de los ecosistemas; se requiere de un monitoreo nacional integrado de la cobertura vegetal y del cambio de uso de suelo; generar información sobre el estado de conservación de especies de importancia económica y ecológica que permitan su conservación, su uso sustentable y realizar análisis de la pérdida de poblaciones locales de las especies de amplia distribución e importancia económica local, entre otros (CDB, 2011; Sánchez *et al.*, 2009).

Con el fin de reducir el deterioro de los ecosistemas, se ha propuesto una política integral de conservación y desarrollo económico-social, que permita mantener los ecosistemas, la biodiversidad y los servicios ambientales que proporcionan a la sociedad; el uso sustentable de los recursos biológicos con beneficio económico para los dueños de esos recursos; el fortalecimiento de las áreas protegidas; la recuperación de especies en riesgo; la conservación de la diversidad genética, en especial de especies, razas y variedades nativas de importancia económica, ecológica, cultural y social (Anta-Fonseca y Carabias., 2008)

Actualmente, en México están en práctica diversos proyectos integrales que promueven el manejo sustentable, como el corredor biológico Mesoamericano-México (CBMM), el programa de microcuencas prioritarias de la SAGARPA, además de otros instrumentos como el ordenamiento ecológico del territorio (OET), las unidades de manejo para la conservación de la vida silvestre (UMA) y el pago por servicios ambientales (PSA), en las que participan, el sector privado en cooperación con los gobiernos federales y municipales, organizaciones no gubernamentales, corporaciones y organismos internacionales (Álvarez-Icaza y Muñoz-Piña, 2008).

Los programas para la conservación y manejo de la vida silvestre, requieren de estudios demográficos y de historia de vida que proporcionen el estado y viabilidad de las poblaciones de especies de fauna silvestre con interés biológico y de aprovechamiento para garantizar su permanencia a largo plazo. Recientemente se han realizado estudios demográficos en diferentes poblaciones de iguanas: *Ctenosaura bakeri* (Gutsche y Streich, 2009; Pasachnik *et al.*, 2012a), *C.*

melanosterna (Pasachnik *et al.*, 2012b). Sin embargo, en México, sólo existe un par de estudios sobre la demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) (Medina-Mantecón, 2005; 2009).

El presente estudio es el primero en abordar aspectos básicos sobre la biología, reproducción, historia de vida y demografía de *C. oaxacana*, con el propósito de diseñar un plan de manejo y conservación a largo plazo que permita mantener viable su población en la región de Nizanda.

Descripción de la especie de estudio

El género *Ctenosaura* pertenece al grupo de escamados iguaninos. Se caracterizan de manera general al presentar una cresta dorsal prominente (machos), dientes tricúspides y la presencia de los huesos craneales completos y las fosas temporales abiertas (Reynoso-Rosales, 2008). Se diferencian del resto de las iguanas por presentar una cola con espinas sumamente prominente. Generalmente los miembros del género *Ctenosaura* son omnívoros, alimentándose de frutos, flores, hojas y de pequeños animales. Se considera que estas iguanas son insectívoras durante la primera etapa de vida (Köhler, 2002). Este grupo incluye 17 especies nativas de México y Centro América (Köhler *et al.*, 2000).

Estas iguanas son utilizadas como fuentes de alimento (especialmente como fuentes de proteína), piel y huevos. Por ejemplo, *C. pectinata*, ha sido perseguida por su carne y sus huevos, al grado que en algunos lugares la han reportado como escasa a pesar de su anterior abundancia (Guzmán-Villa y Hasbün, 2003; Reynoso-Rosales, 2008). Esto mismo también ocurre con la

iguana de Órgano *Ctenosaura palearis* (Coti y Ariano 2008) y con el Jamó Negro *C. melanosterna* (Pasachnick *et al.*, 2012b). También han sido utilizados como afrodisíacos (huevos y sangre), y en algunos casos como elemento curativo en la medicina tradicional (grasas y carne) de las zonas rurales y más recientemente son utilizadas como mascotas, animales de laboratorio y en peletería como pieles exóticas (Guzmán-Villa y Hasbün, 2003).

México cuenta con especies endémicas y representantes del género *Ctenosaura*, como: *C. clarki*, *C. pectinata*, *C. alfredschmidt*, *C. defensor*, *C. hemilofa*, *C. macrolopha* y *C. oaxacana*. La mayoría de estas especies carece de estudios demográficos que reflejen el estado de sus poblaciones. Por lo tanto, es indispensable realizar estudios sobre la historia de vida y demografía de estas especies, ante el creciente efecto de la actividad antropogénica.

La iguana nguio (*C. oaxacana*) es una especie de gran importancia, debido a que es una especie endémica del estado de Oaxaca. Su distribución es muy limitada, aproximadamente 526 km² (Köhler, 2002; Rioja *et al.*, 2012) (figura 3). Habita principalmente en bosques tropicales o subtropicales a una altitud de 0 a 250 m sobre el nivel del mar. Es principalmente arbórea protegiéndose en los agujeros de los árboles, situados aproximadamente a 2 m a nivel del suelo. Su dieta consiste básicamente de hojas e insectos (Köhler y Hasbün, 2001) (Figura 4). El análisis de uso de hábitat, mostró que esta especie prefiere el bosque seco y evitan los pastizales y la vegetación riparia. Las especies que utiliza como refugio y percha son *Tabebuia sp.*, *Genipa americana*, *G. sepium*, *Acacia sp.*, *Ficus sp.* y *Haematoxylon sp.* En todos los casos, la iguana nguio viven en árboles huecos y ramas secas (Rioja *et al.*, 2012).

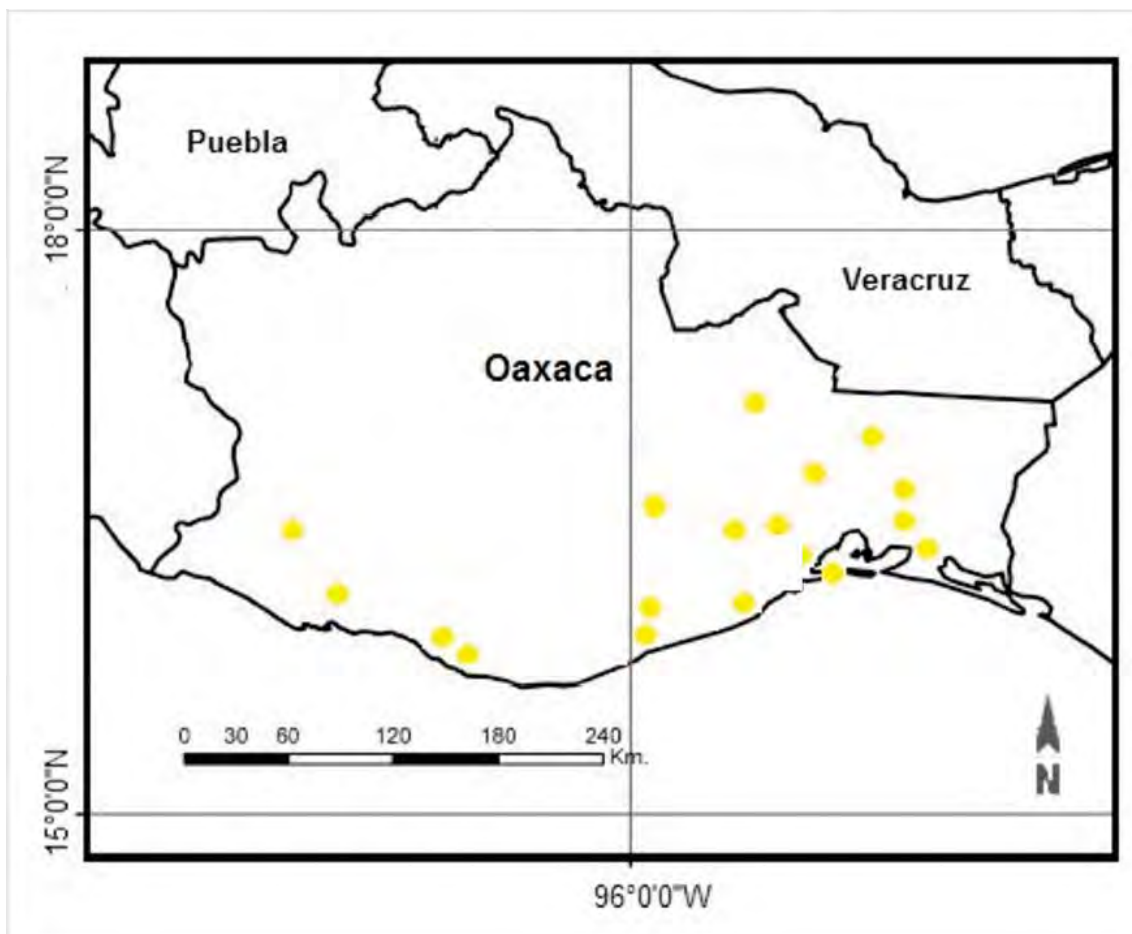


Figura 3. Zona de distribución de *C. oaxacana*. Los puntos representan las 21 localidades del estado de Oaxaca donde se ha registrado. (Köhler, 2002; Rioja *et al.*, 2012).

Ctenosaura oaxacana está relacionada con *C. quinquecarinata* pero difiere de ésta por ser de menor tamaño con LHC máxima en machos de 170 mm contra 195 mm de LHC en *C. quinquecarinata*. La cola es relativamente corta y ancha formada por escamas espinosas largas y separadas por una línea de pequeñas escamas intercaladas. El patrón del cuerpo de *C. oaxacana* presenta una banda medio dorsal pálida amplia que puede estar fragmentada en manchas grandes

ausente en *C. quinquecarinata* (Köhler y Hasbün, 2001). Además, *C. oaxacana* no presenta una bolsa gular pendular en el cuello, carece de una expansión ventrolateral de la mandíbula inferior o dentario y ausencia de rugosidades dorsales en el cráneo, a diferencia del clado Palearis (*C. palearis*, *C. melanosterna*, *C. oedirhina* y *C. bakeri*), iguanas de tamaño pequeño (figura 4 a-c

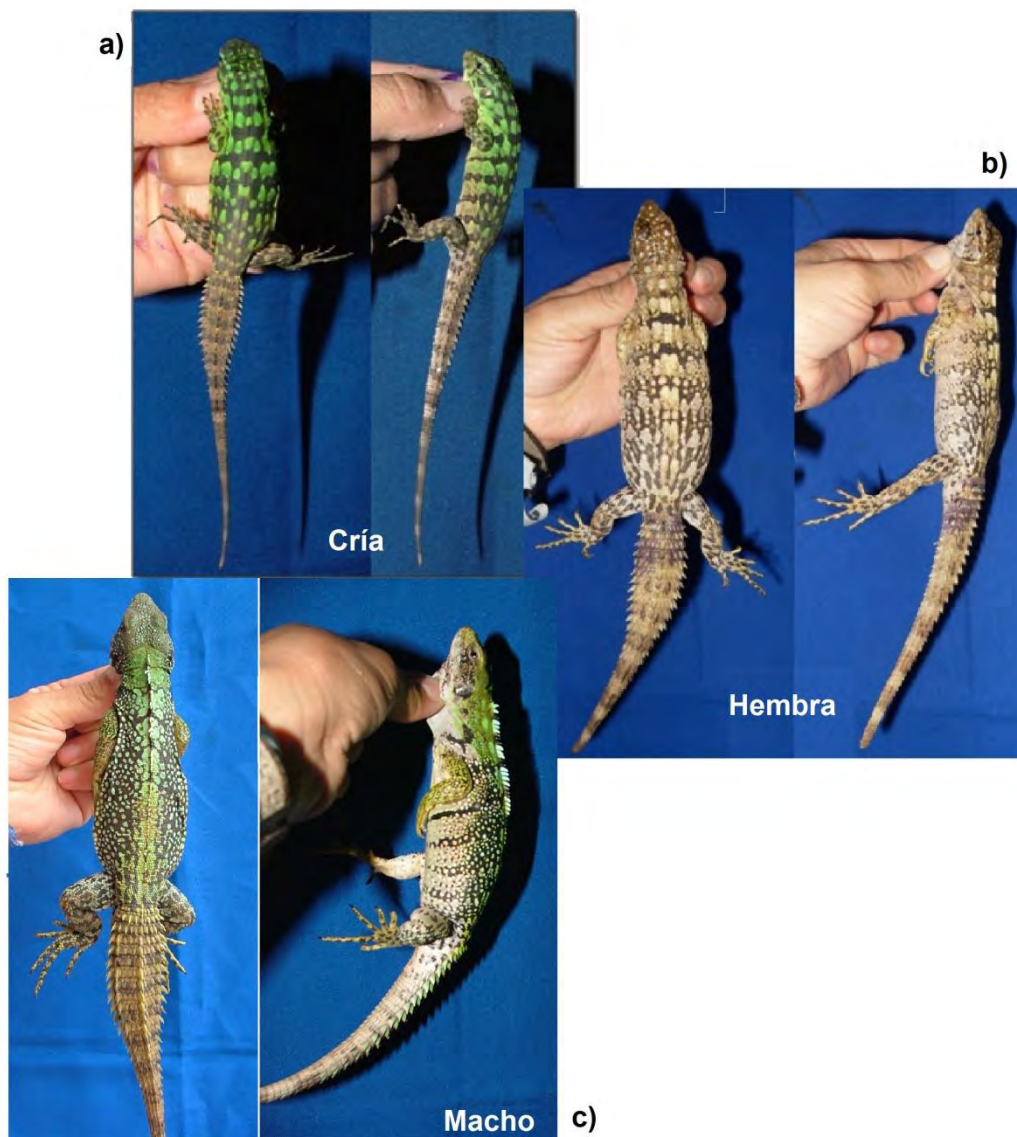


Figura 4. Ejemplares de *C. oaxacana*.

Las poblaciones de esta especie han disminuido drásticamente debido a la destrucción y fragmentación de su hábitat como consecuencia de la quema de bosques, la deforestación y la caza para consumo humano en algunas regiones (Rioja *et al.*, 2012).

La legislación mexicana prohíbe el comercio nacional e internacional de ésta especie. La NOM-059-SEMARNAT-2010 la considera como una especie amenazada y la IUCN Red List of Threatend Species la cataloga en peligro crítico.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la dinámica poblacional y atributos de historia de vida de *C. oaxacana* para evaluar la situación actual de su población y establecer alternativas para su conservación en vida silvestre.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Conocer las características morfométricas de hembra y macho de *C. oaxacana*.
- Conocer los parámetros básicos de historia de vida (edad a la primera reproducción, tamaño a la primera reproducción y tamaño de la nidada) de *C. oaxacana*.
- Determinar la abundancia y densidad de la población de *C. oaxacana*.
- Estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ).
- Determinar qué proceso demográfico contribuye más a λ , mediante simulaciones numéricas sobre algunas entradas de la matriz de transición.
- Proponer estrategias de conservación y manejo de las iguanas *C. oaxacana* en la región de Nizanda, Oaxaca.

HIPÓTESIS

En la región de Nizanda, existen factores (tala de bosques, caza, pastoreo, incendios, urbanización) que pudieran amenazar la población de *C. oaxacana*, por lo que se espera que la población presente valores bajos en sus principales tasas demográficas, debido a la alteración del hábitat y a su distribución restringida.

De acuerdo con las estimaciones morfométricas, se espera que las proporciones de masa y longitud corporal sean mayores en machos a diferencia de las hembras, como ocurre para otras especies de iguánidos (Köhler, 2002; Pasachnik *et al.*, 2012a y b).

Debido a las condiciones tan selectivas de distribución y hábitat, se espera que los valores de abundancia y densidad sean muy bajos, provocados por la pérdida y fragmentación del hábitat en Nizanda y otras regiones.

Se espera obtener una tasa de crecimiento poblacional $\lambda < 1$. Debido a que *C. oaxacana* podría presentar una baja supervivencia en la etapa de cría por efecto de los depredadores (Salvatore-Olivares, 2001) y en la etapa adulta por efecto de la destrucción del hábitat e incendios (Rioja *et al.*, 2012).

Los análisis sensibilidad y elasticidad caracterizan el efecto de las fluctuaciones en la tasa de supervivencia, crecimiento y fecundidad sobre el rendimiento de la población (Neubert y Caswell, 2000; Caswell y Takada, 2004). De acuerdo con lo anterior, se espera que la supervivencia sea el proceso que más influye en el cambio de λ .

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la vertiente del Pacífico del istmo de Tehuantepec, en el sureste del estado de Oaxaca. Se muestreó en un fragmento de aproximadamente 19 hectáreas de selva baja caducifolia y espinosa (16°39'06.01"N 95°00'31.82" W; 16°38'54.94"N 95°00'34.27"W; 16°39'05.65"N 95°00'00.87"W; 16°38'53.82"N 95°00'02.50"W), en la cercanía del poblado de Nizanda (16° 39'32.27"N, 95° 00'41.41" W), a 9 Km de la desviación al poblado de La Mata, a 30 Km al Norte de Juchitán y a 30 Km al sur del poblado de Matías Romero cerca de la carretera transistmica. Limita al norte con el poblado de Chivela y al sur con el poblado de La Mata y la planicie de La Ventosa (Figura 5).

La vegetación predominante es selva baja caducifolia. Sin embargo, en la región se presentan tres tipos de vegetación: selva mediana subperenifolia, selva baja caducifolia y selva baja espinosa. También es posible encontrar manchones aislados de vegetación xerófila asociada a formaciones cársticas. Presenta una precipitación anual de 928.7 mm. La altitud de la zona varía de los 100 a los 700 msnm y la temperatura media anual es de 27.3° C (Pérez-García *et al.*, 2001).

Dentro de la zona de estudio predominan dos tipos de árboles de las especies *Mimosa eurycarpa* (Robinson) y *Mimosa tenuiflora* (Willd.) (Poir) conocidos en la región como Gui'chibateede (árbol con espinas) y Gui'chibu (árbol de carbón con espinas), proveniente del dialecto zapoteca.

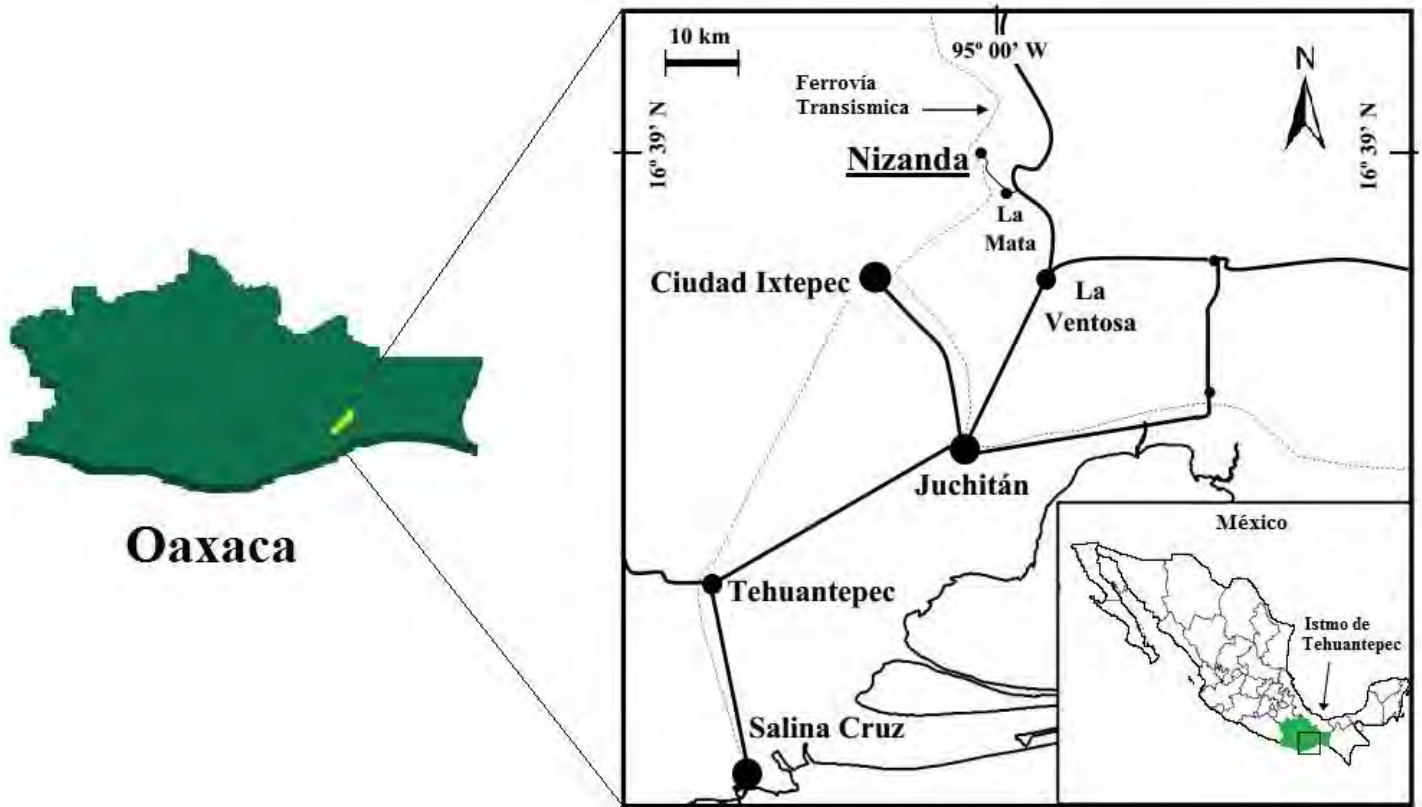


Figura 5. Ubicación del área de Estudio, Nizanda, Oaxaca. Modificado de Pérez-García y Meave (2006).

Historia de vida

Captura. Se realizaron visitas cada dos meses aproximadamente a partir de enero de 2011 a diciembre de 2012. La zona de colecta se distribuyó en pequeñas zonas, de los cuales se seleccionaron nueve, abarcando un área aproximada de 19 hectáreas (Figura 6).



Figura 6. Mapa de las nueve zonas de captura de la iguana nguio (*C. oaxacana*). Cercano a el poblado de Nizanda.

La captura de los individuos se realizó utilizando el método de captura-recaptura de Jolly-Seber. La captura de las hembras preñadas para el estudio de aspectos reproductivos se realizó en los meses de febrero-marzo de 2013. El área que presenta cada zona es la siguiente: zona uno 1.61 ha, zona dos 0.61 ha, zona tres 0.76 ha, zona cuatro 3.4 ha, zona cinco 1.1 ha, zona seis 5.76 ha, zona siete 1.9 ha, zona ocho 3.3 ha y la zona nueve 1.5 ha. En cada zona se revisaron cuidadosamente las comisuras de troncos de árboles, en especial de las especies *M. eurycarpa* y *M. tenuiflora*.

Al detectar un ejemplar dentro del tronco o comisura, se golpeó bruscamente para motivar la salida de la iguana por sí misma. En la mayoría de los casos, se optó por realizar un pequeño orificio en el tronco para facilitar la extracción del ejemplar.

Se marcó el árbol donde se colectó cada ejemplar, registrando con una pequeña etiqueta el número del individuo colectado e indicando con una cinta plástica de color naranja a las hembras y azules a los machos. Los orificios realizados se cubrieron totalmente con fragmentos de madera reforzados con alambre para permitir que fueran nuevamente habitadas. Cada vez que fue capturada una iguana se registró fecha y hora de captura; temperatura cloacal, utilizando un termómetro cloacal (Miller and Weber, 3X2408). Además, se registró la temperatura del aire con un termohigrómetro (BLUE-SV1304), y la georeferencia del sitio de colecta con un GPS (GARMIN-eTrex 10). Posteriormente, el ejemplar se introdujo en costales de manta para su traslado al laboratorio establecido en el poblado de Nizanda. En el laboratorio, para cada individuo, se registraron medidas morfométricas como: a) la longitud de cuerpo en

cm desde la punta distal de la cabeza hasta la hendidura cloacal (LHC), b) la longitud de la cola (LC) en cm desde la hendidura cloacal hasta la punta de la cola utilizando un fluxómetro (MetroMex 150P), c) las proporciones de la cabeza largo/ancho (LCabeza) en mm y d) largo de la tibia (LTibia) en mm se registraron utilizando un vernier digital (Draper Expert-46610). La masa corporal se registró utilizando una balanza digital (Sartorius BL3100). El sexo se determinó mediante la eversión de los hemipenes y la presencia de características sexuales secundarias. Además, a cada individuo se le tomó una fotografía para posteriormente identificarlo individualmente y finalmente las iguanas capturadas y marcadas se liberaron al siguiente día en el sitio donde fueron capturadas.

Marcaje. Cada iguana fue marcada individualmente con un número previamente designado en el campo, mediante el corte de las espinas de la cola, asignando a cada escama un número determinado, de manera que la combinación de varias escamas cortadas dará un número específico. La primera hilera de escamas del lado derecho representan a las unidades, la segunda hilera representan las decenas y la primera hilera del lado izquierdo representan las centenas (Figura 7).

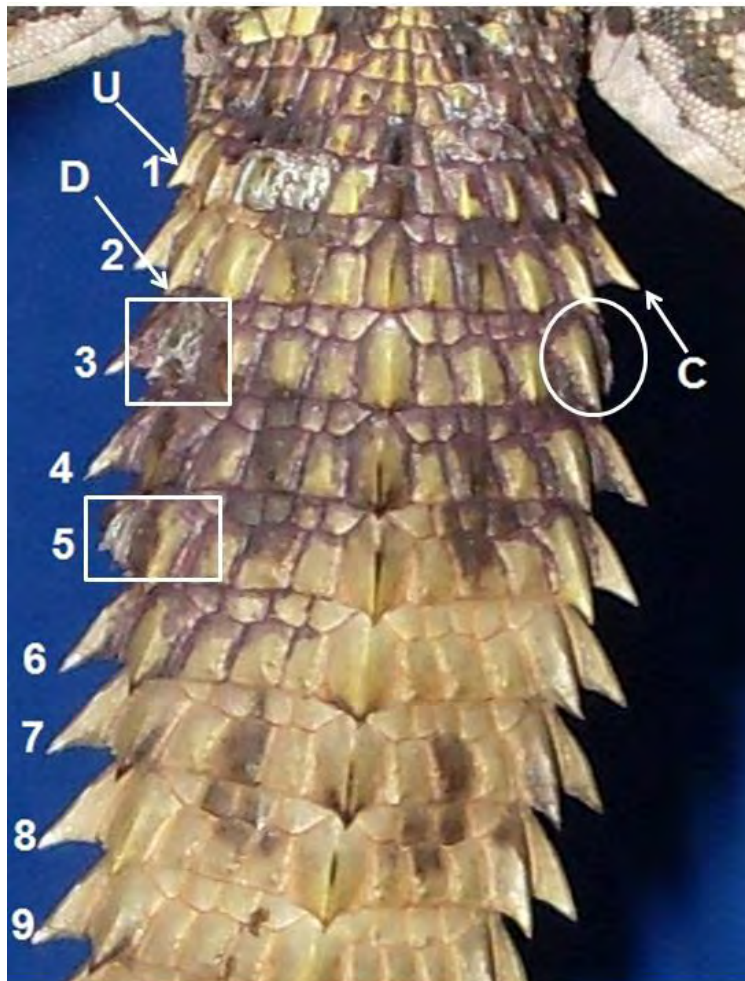


Figura 7. Vista dorsal del fragmento de la cola de iguana nguio indica las escamas que son removidas para su marcaje. (U) unidades, (D) decenas y (C) centenas. Por ejemplo, la marca que se indica dentro del círculo es 300, dentro del cuadro 30 y dentro del rectángulo el 5. La marca que corresponde a está iguana es la 335.

Recaptura. La recaptura de los individuos se inició a partir del segundo al decimo muestreo (marzo de 2011- diciembre de 2012). Para reconocer a una iguana como recapturada, inicialmente se observó que la iguana estuviera previamente marcada identificando su número de registro, a continuación se registró la masa corporal y la LHC de cada individuo capturado y por último, las iguanas se liberaron en el mismo sitio donde fueron recapturadas.

Distribución espacio-temporal. Se elaboró una base de datos con la información sobre el número de capturas, recapturas, biometría y estructura de la población de *C. oaxacana*. Se calculó el total de capturas por cada muestreo en cada zona de colecta seleccionada, el número de hembras y machos por muestreo y por zona, y el número de individuos de cada clase de tamaño (LHC) por muestreo y por zona.

La población se categorizó por clases de acuerdo con la talla (LHC), la presencia de características sexuales secundarias en machos (presencia de cresta dorsal prominente, presencia de poros femorales desarrollados y presencia del pliegue gular desarrollado) y el cálculo de la tasa de crecimiento en centímetros por día (TC) para individuos que fueron recapturados en más de dos ocasiones de acuerdo con la fórmula:

$$TC = (LHC_2 - LHC_1) / \text{Número de días}$$

Donde:

TC = Diferencia entre dos longitudes (LHC) registradas para cada individuo, y

Número de días = Días transcurridos entre las dos longitudes (LHC) registradas.

Debido a que el número de recapturas no fue suficiente para completar la curva de crecimiento se hicieron simulaciones utilizando la misma fórmula.

La categorización de las clases de edad se integró de la siguiente manera:

- Crías (5.4-10 cm). Individuos sin la presencia de características sexuales secundarias. La talla mínima se estableció por ser la talla mínima registrada.
- Juveniles (10.1-12.2 cm). Individuos con o sin presencia de características sexuales secundarias que van alcanzando la madurez sexual.
- Adultos1 (12.3-14.2). Individuos con presencia de características sexuales secundarias y maduros sexualmente, y con un aumento de TC.
- Adultos2 (14.3-17.5). Individuos con presencia de características sexuales secundarias y maduros sexualmente. La talla máxima de esta clase representa el punto donde el valor de TC es igual a cero.

Abundancia y densidad de la población. El tamaño de la población frecuentemente se expresa como la abundancia (N) o número de individuos de una población presentes en una superficie o tiempo y por medio de la densidad (D) o número de individuos por unidad de superficie. Para evaluar ambos parámetros existen diferentes modelos. En esta ocasión, la abundancia se estimó mediante el modelo de Jolly-Seber (1965), basado en el método de captura-recaptura (Badii *et al.*, 2012; Lemos-Espinal *et al.*, 2005),

$$N = \frac{M(n+1)}{(m+1)}$$

Donde:

N = Tamaño de la población,

M = Número de individuos marcados en el tiempo 1,

n = Número de individuos recapturados, y

m = Número de individuos previamente marcados,

Con el siguiente error estándar:

$$EE_N = \sqrt{N_i(N_i - n_i) \left[(Mi + ri - m) / Mi \left(\frac{1}{y_i} - \frac{1}{r_i} \right) + \frac{1}{m_i} - \frac{1}{n_i} \right]}$$

La densidad poblacional se estimó como:

$$D = \frac{N}{S}$$

Donde:

N = Número de individuos, y

S = Superficie

El área se estimó construyendo un polígono de la zona general y de cada sub-zonas utilizando el programa Google Earth. El archivo de Google Earth con formato kml se descargó en el programa MapTools para Google Map y se utilizó la herramienta Area Calculator.

Estimación de parámetros morfométricos. Las medidas morfométricas registradas fueron a) longitud de cuerpo en cm desde la punta distal de la cabeza hasta la hendidura cloacal (LHC), b) longitud de la cola (LC) en cm desde la hendidura cloacal hasta la punta de la cola, c) proporciones de la cabeza largo/ancho (LCabeza) en mm, d) largo de la tibia (LTibia) en mm, y e) masa corporal en gramos (Figura 8).

a)



c)



b)





d)



e)

Figura 8. Estimación de parámetros morfométricos: a) longitud de la tibia, b) longitud de la cola, c) masa corporal, d) ancho de la cabeza y e) longitud hocico-cloaca.

Análisis estadísticos. Para determinar la posible independencia entre el sexo y el número de iguanas capturadas por muestreo se realizó una prueba de Chi cuadrada (χ^2).

La posible asociación entre el número de iguanas capturadas y recapturadas por categoría tamaño (LHC) y la zona de captura (área) se determinó con la prueba de correlación de Spearman.

Para determinar la posible asociación entre los muestreos y el número de iguanas capturadas y recapturadas se realizó la prueba de Kruskal-Wallis.

Para establecer la presencia de dimorfismo sexual entre hembras y machos de *C. oaxacana*, se compararon las medias de la longitud corporal (LHC) y la masa corporal mediante la prueba de Mann-Whitney.

La relación entre las variables morfométricas longitud del cuerpo (LHC) con el largo (LC) y ancho de la cabeza (AC) y la longitud de la tibia (LT) para corroborar la presencia de dimorfismo sexual (N= 162, 80 hembras y 82 machos), se estimó mediante la prueba de correlación de Spearman, se graficó la relación Log-Log de la LHC y la masa corporal, y finalmente se realizó el análisis de regresión lineal.

Se estimó la relación entre la temperatura corporal de ambos sexos y la temperatura del aire utilizando el análisis de correlación de Spearman. El reporte de los análisis estadísticos presenta la media de más-menos de la desviación estándar. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa IBM SPSS Statistics 19 (Statistical Package for the Social Sciences).

Caracteres reproductivos

Fecundidad. Se capturaron 35 hembras grávidas, de las cuales se seleccionaron 19 iguanas para estimar el tamaño promedio de la nidada para las clases adultos 1 y adultos 2. Se registró para cada hembra las variables morfométricas, además del número de huevos y peso post-oviposición. Las 19 hembras se instalaron el 28 de enero de 2013 en jaulas de madera y malla de acero individuales de 1 X 0.60 X 0.60 m. Cada jaula se acondicionó con tierra de río previamente cernida y desinfectada con cloro, una teja semienterrada por donde la hembra pudo escavar para formar la cámara de oviposición (Aguirre-Hidalgo, 2002). Todas las hembras se mantuvieron en cautiverio y para cada una de ellas se registró el peso pre-oviposición y post-oviposición, el número de huevos para obtener el tamaño de la nidada y peso de la nidada. La fecha de puesta fue diferente para cada hembra, dentro de un periodo de 18 a 30 días. Posteriormente, fueron liberadas en el sitio donde fueron capturadas. Las nidadas se incubaron dentro de las jaulas a temperatura y humedad del ambiente hasta el momento en que eclosionaron y emergieron del nido. Para cada uno de los registros reproductivos se estimó el promedio, la media más-menos de la desviación estándar y el rango mínimo-máximo.

Esfuerzo reproductivo. El esfuerzo reproductivo se calculó a través de la masa relativa de la nidada (MRN) utilizando el índice de Cuellar (1984), El índice de Cuellar considera el peso total de la nidada, dividido entre la masa total de la hembra menos el peso total de la cría. En el presente estudio, se optó por este

índice, debido a que no contamos con todos los registros de la masa post-oviposición de las hembras (Cuadro 1).

Cuadro 1. Índice de estimación de la masa relativa de la nidada (MRN). Tomado de Aguirre-Hidalgo, 2002.

Índice MRN	Cita
MRN1 Peso de las crías . Peso de la hembra pre-oviposición	Tinkle, 1969; Vitt y Price, 1982; Seigel y Fitch, 1984; Shine, 1992.
MRN2 Peso de las crías . Peso total de la hembra (preñada) – peso de las crías	Cuellar, 1984; Ramírez-Bautista y Vitt, 1998
MRN3 Peso de las crías . Peso de la hembra post-oviposición	Madsen y Shine, 1993; Lourenco, <i>et al.</i> , 1996; Rodríguez, 1999

Incubación. El tiempo de incubación de las crías se determinó considerando la fecha de puesta el día que la hembra salió del nido y como fecha de eclosión, el día que las crías salieron del nido. Para el registro de los datos de incubación se estimó el tiempo promedio, la media más-menos de la desviación estándar y el rango mínimo-máximo (Aguirre-Hidalgo, 2002). Para conocer el tamaño de la nidada por hembra y la tasa de sobrevivencia de las crías se registró el número de huevos eclosionados y no eclosionados, número de crías y peso de la nidada.

Demografía

Estimación de parámetros demográficos. Para obtener los parámetros demográficos y la construcción del modelo matricial, la población se categorizó por clases de acuerdo con la talla (LHC).

Con base en los valores de TC calculados se modeló el tamaño de los individuos contra el tiempo (edad), y de esta manera se obtuvo la curva de crecimiento de *C. oaxacana*.

Estimación de supervivencia y encuentro. Las tasas de probabilidad de supervivencia, captura y crecimiento se estimaron mediante los registros de presencia y ausencia de las iguanas capturadas, marcadas y recapturadas durante diez muestreos dentro de las nueve zonas seleccionadas durante intervalos de dos meses aproximadamente. Los historiales de captura de todos los individuos marcados y recapturados fueron analizados mediante el método de máxima verosimilitud y el modelo de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton *et al.*, 1992) implementado en el programa MARK 6.0 (White y Burnham, 1999). Basado en el sistema multiestado y los historiales de captura observados, se estimaron tres parámetros: tasa de supervivencia (ϕ), probabilidad de captura (p) y la tasa de movimiento de los organismos de un estado a otro o probabilidad de crecimiento o transición (ψ).

Bajo el criterio de información de Akaike (AIC) ($-2\ln + 2K$), el Programa MARK clasificó los resultados con base en el modelo más parsimonioso o que explica mejor la variación de los datos con el menor número de parámetros, es decir, el

modelo con el menor valor de AIC. La diferencia entre dos modelos y sus valores de AIC, determinan ΔAIC . Si la diferencia es $\Delta AIC > 2$, se establece que hay una diferencia significativa entre los modelos. Por lo contrario, si $\Delta AIC < 2$, se establece que los modelos se ajustan igualmente a los datos (White & Burnham, 1999).

Los modelos seleccionados para el análisis de los datos de captura y recaptura de la población de *C. oaxacana* pueden variar entre las clases de tamaño (cat) o permanecer constantes (.). Con base en estos supuestos se ejecutaron ocho modelos que representan diferentes hipótesis sobre la variación en Φ , p y Ψ (cuadro 2).

Cuadro 2. Selección de los modelos para el análisis de MARK de captura y recaptura. Se evaluó el ajuste de cada modelo utilizando el criterio de información de Akaike (AIC).

Modelo	Descripción
Φ (cat) p (.) Ψ (.)	La supervivencia varía entre las clases y la probabilidad de recaptura y crecimiento permanecen constantes.
Φ (.) p (.) Ψ (.)	La supervivencia, la probabilidad de recaptura y el crecimiento son constantes.
Φ (cat) p (cat) Ψ (.)	La supervivencia y la probabilidad de recaptura varían entre las clases y el crecimiento permanece constante.
Φ (.) p (cat) Ψ (.)	La supervivencia permanece constante, la probabilidad de captura varía entre las clases y la probabilidad de crecimiento permanece constante.
Φ (.) p (cat) Ψ (cat)	La supervivencia permanece constante y la probabilidad de recaptura y crecimiento varían entre las clases.
Φ (.) p (.) Ψ (cat)	La supervivencia y la probabilidad de recaptura permanecen constantes y la probabilidad de crecimiento varía entre las clases.
Φ (cat) p (cat) Ψ (cat)	Los tres parámetros varían entre las clases.
Φ (cat) p (.) Ψ (cat)	La supervivencia varía entre las clases, la probabilidad de recaptura permanece constante y la probabilidad de crecimiento varía entre las clases.

Modelo matricial. La matriz de transición anual se construyó mediante la categorización de la población de hembras de *C. oaxacana* en cuatro clases de edad, considerando el supuesto, de que las hembras condicionan la dinámica poblacional al contribuir directamente en el crecimiento de la población (Caswell, 2001) (Figura 9).

$$\begin{array}{|cccc|}
 \hline
 \mathbf{S}_{11} & \mathbf{0} & \mathbf{F}_{13} & \mathbf{F}_{14} \\
 \mathbf{G}_{21} & \mathbf{S}_{22} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\
 \mathbf{0} & \mathbf{G}_{32} & \mathbf{S}_{33} & \mathbf{0} \\
 \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{G}_{43} & \mathbf{S}_{44} \\
 \hline
 \end{array}$$

Figura 9. Modelo de la matriz de proyección de Lefkovitch. Los valores de F representan la fecundidad o el promedio del número de hijas que deja una hembra por categoría de edad, los valores de S representa la estasis o probabilidad de permanecer en una categoría de edad y los valores de G representan el crecimiento o probabilidad de transitar a la siguiente categoría de edad.

Las entradas de estasis y crecimiento de la matriz provinieron de las tasas de supervivencia (Φ) y transición (Ψ) estimadas por MARK (Macip-Ríos *et al.*, 2011; Lebreton *et al.*, 1992). El crecimiento a una categoría de edad mayor (G_{ij}) se calculó como:

$$G_{ij} = \Phi_j \times \Psi_j.$$

Donde:

Φ_j representa la tasa de supervivencia de los individuos en el estado j y Ψ_j representa la probabilidad de transición anual del estado i al estado j .

La estasis S_{ij} donde $i=j$ fue calculado como:

$$S_{ij} = \Phi_j \times (1 - \Psi_{ij})$$

Las entradas de fecundidad (F_{ij}) utilizadas en el análisis matricial se representaron con el promedio del número de crías producidas para cada categoría de clase:

$$F_{ij} = TN \times \Phi_{\text{huevos}} \times PH \times 0.5$$

Donde:

TN = Tamaño de la nidada,

Φ_{huevos} = Supervivencia de huevos,

PH = Número promedio de huevos, y

0.5 = proporción de hembras.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) se estimó a partir de los eigenvalores de la matriz de transición anual. La desviación estándar se calculó como:

$$DS = \sqrt{V(\lambda)} \text{ a partir de: } V(\lambda) = \sum_{i,j} (S)^2 V(a_{ij})$$

Donde:

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

S = sensibilidad de cada entrada

$V(a_{ij})$ = varianza de las entradas individuales de la matriz (Caswell, 2001).

Los eigenvectores derecho e izquierdo asociados con el valor de λ , representan respectivamente la estructura estable de edad (\mathbf{w}) y el valor reproductivo (\mathbf{v}) (Caswell, 2001).

Modelos prospectivos de perturbación. Los análisis de sensibilidad y análisis de elasticidad se estimaron para describir el cambio relativo de λ en cada entrada de la matriz. La sensibilidad de λ representa los cambios de cada entrada de la matriz (a_{ij}) y es obtenida por la diferencial:

$$S_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} = v_i w_j / (\mathbf{w}, \mathbf{v})$$

Donde:

S_{ij} es la sensibilidad de λ a cambios de cada entrada a_{ij} de la matriz (Caswell y Takada, 2004; De Kroon *et al.*, 2000).

La sensibilidad se estimó a partir de cada una de las entradas de la matriz de transición a_{ij} (i = renglón, j = columna), multiplicada por el primer elemento del vector \mathbf{v} ($i = 1$) y el primer elemento vector del \mathbf{w} ($j=1$), dividida entre el producto escalar de los dos vectores \mathbf{w} y \mathbf{v} (Caswell, 1978).

La elasticidad de cada entrada de la matriz se obtiene a partir de:

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

De acuerdo con la fórmula, la elasticidad es el resultado del cociente entre cada entrada de la matriz (a_{ij}) y el valor de λ , multiplicado por su respectivo valor de sensibilidad (S_{ij}). La sumatoria de los elementos de la matriz e_{ij} debe ser igual a uno, lo que permite comparar la importancia relativa de cada tasa vital (Mesterton-Gibbons, 1993). El análisis matricial y los análisis prospectivos de perturbación se estimaron utilizando el programa R 2.15 y el paquete “popbio”.

Simulaciones numéricas. Se simularon diferentes escenarios para evaluar la contribución de los elementos de la matriz (a_{ij}) para el incremento de la tasa de crecimiento poblacional. Estos cambios se realizaron de manera directa sobre las entradas de la matriz, bajo un intervalo de valores que va desde 0.00 a 0.09. La finalidad de cada simulación es la de identificar las categorías más susceptibles o que más contribuyen al crecimiento poblacional y con base en ello, establecer posibles estrategias de manejo y conservación que indiquen el rango en el cual el manejo genera valores de λ mayores a la unidad.

RESULTADOS

Historia de vida

Captura. El número total de iguanas capturadas y marcadas a partir de enero de 2011 a diciembre de 2012 fue de 363. El número de hembras capturadas resultó de 153 (42%), 143 machos (39%) y 67 juveniles (19%) (individuos sexualmente inmaduros).

Los animales suelen distribuirse de forma diversa en el espacio y tiempo, posiblemente a factores como estrategias de historia de vida, cambios climáticos, estructura del hábitat o influencia de la actividad antropogénica. La porción de la población de la iguana nguio capturadas durante diez muestreos (Cuadro 3) y dentro de las nueve zonas seleccionadas se agrupó por sexos (Cuadro 4) y por clases de edad en función de la talla (LHC) y de la presencia de las características sexuales secundarias (Cuadro 5).

Cuadro 3. Número de iguanas capturadas en cada muestreo.

Año	Muestreo	Hembras	Machos	Juveniles	Total
2011	Enero	22	16	2	40
	Marzo	20	27	5	52
	Junio	15	21	5	41
	Agosto	8	12	4	24
	Octubre	7	12	1	20
	Diciembre	18	12	11	41
2012	Marzo	4	6	0	10
	Mayo	22	11	7	40
	Julio	17	14	19	50
	Diciembre	20	12	13	45
Total		153	143	67	363

Cuadro 4. Número de individuos capturados en cada zona.

Zonas	Hembras	Machos	Juveniles	Total
1	18	22	7	47
2	5	9	3	17
3	10	5	8	23
4	41	32	14	87
5	5	15	3	23
6	38	28	17	83
7	8	11	4	23
8	19	14	8	41
9	9	7	3	19
total	153	143	67	363

Cuadro 5. Categorización de clases de edad en función de la talla (LHC).

Clase de edad	LHC (cm)	No. de iguanas
Crías	5.4 - 10	62
Juveniles	10.1-12.2	76
Adultos 1	12.3-14.2	164
Adultos 2	14.3- 17.5	61

La proporción sexual para el total de iguanas capturadas (296) no difirió significativamente de 1:1 ($X^2= 0.338$, $P=0.56$) Al estimar la proporción sexual para cada muestreo, resultó que la proporción no fue diferente de uno ($P>0.05$) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Proporción de sexos de *C. oaxacana* para cada muestreo. $X^2=$ valores de Chi cuadrada y $P=$ valor de probabilidad.

Muestreo	Hembras	Machos	N	Proporción	X ²	P
Enero	24	12	36	1:0.5	3.75	0.29
Marzo	20	27	47	1:1.35	5.61	0.132
Junio	17	20	37	1:1.17	0.195	0.659
Agosto	10	19	29	1:1.17	1.151	0.886
Octubre	7	12	19	1:1.71	0.003	0.96
Diciembre	23	12	35	1:0.5	2.39	0.122
Mayo	34	20	54	1:0.5	0.499	0.779
Diciembre	19	12	31	1:0.6	0.001	0.981

Se determinó que no existe una asociación estadística entre el sexo y el número de iguanas capturadas por zona ($X^2 = 17.74$, $P = 0.338$). Sin embargo, la prueba de X^2 mostró que existe una dependencia estadística entre el sexo y el número de iguanas capturadas por muestreo ($X^2 = 44.04$ $P = 0.001$) (Figura 10 y 11).

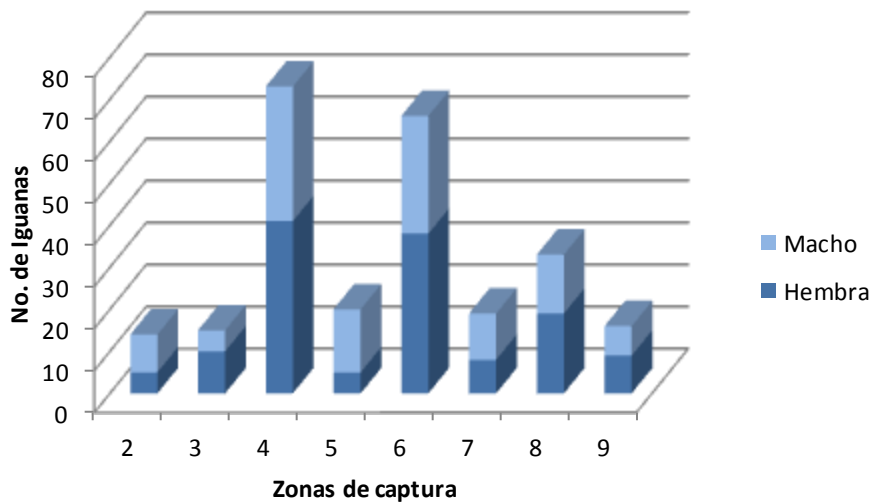


Figura 10. Número de iguanas capturados por sexo y por zona. Se observa que las zonas 4, 6 y 8 registran mayor número de capturas y la proporción de sexos es similar.

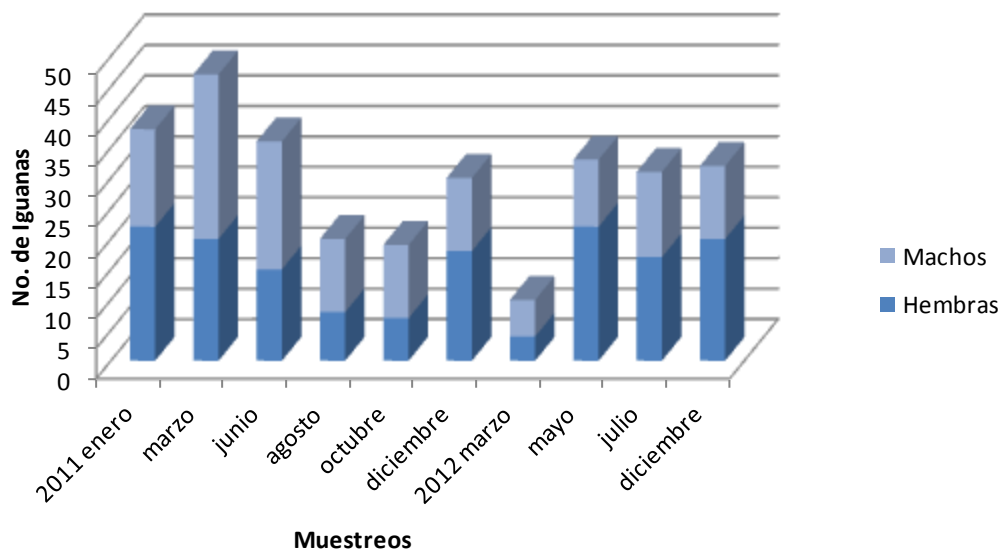


Figura 11. Número de capturas realizadas en cada muestreo. Se observa que en enero, marzo y junio de 2011 se realizó el mayor número de capturas.

El número de iguanas nguio capturadas por categoría de tamaño es independiente al tamaño de la zona de captura, debido a que no presentó una asociación estadísticamente significativa ($Rho = 0.021$ $P= 0.689$). El número de iguanas capturadas por categoría de tamaño es diferente en cada muestreo ($X^2= 356.17$ $P= 0.001$).

Recaptura. Se realizaron un total de 107 recapturas. Los muestreos con mayor número de recapturas se realizaron durante los meses de agosto y octubre, los cuales coinciden con la temporada de lluvias y la abundancia de alimento. La zona con mayor número de recapturas fue la zona 1 y 4. La prueba de Kruskall-Wallis determinó que entre el número de individuos recapturados y las ocasiones de muestreo existe una diferencia estadística ($X^2= 52.219$ $P= 0.001$) (Figura 12). El

número de iguanas recapturadas y el tamaño de la zona de captura presentan una asociación estadísticamente significativa ($Rho= 0.237$ y $P= 0.014$) (Figura 13).

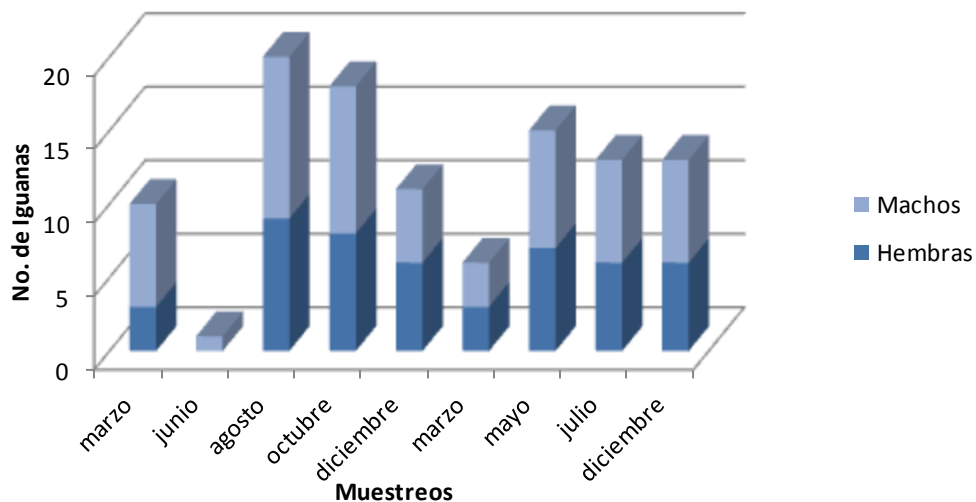


Figura 12. Número de recapturas de iguanas realizadas por muestreo.

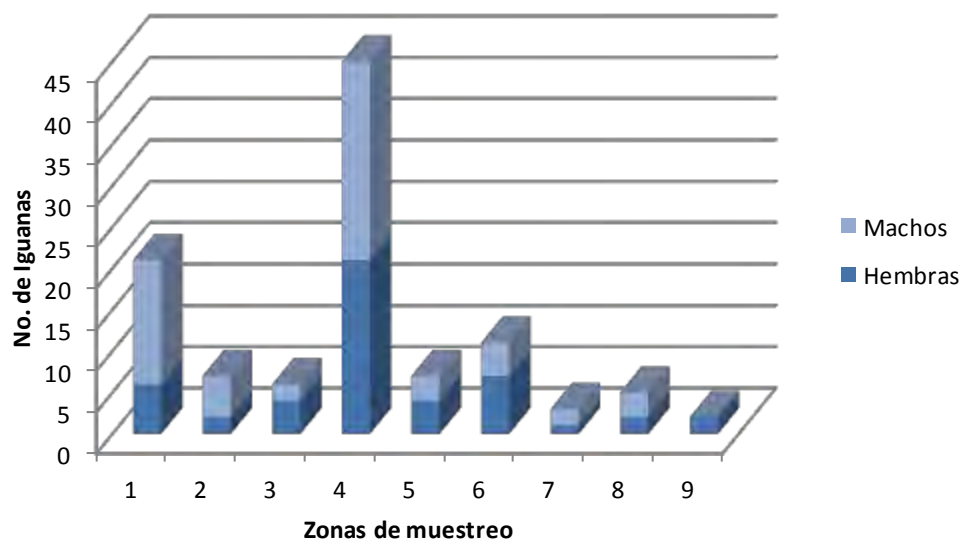


Figura 13. Número de recapturas realizadas por zona. La zona 4 presenta el mayor número de recapturas.

Abundancia y densidad de la población. La abundancia estimada por el método de captura-recaptura, basado en modelo de Jolly-Seber (1965) (Badii *et al.*, 2012; Lemos-Espinal *et al.*, 2005) durante diez muestreos indica que el tamaño promedio de la población fue de 218 ± 159 individuos dentro de las nueve zonas de captura, con un valor mínimo de 38 y máximo de 439 individuos (Cuadro 7, Figura 14 y 15).

Cuadro 7. Estimación de la abundancia de la población de *C. oaxacana*. Se muestra la abundancia y el error estándar para cada zona y cada uno de los muestreos.

Zona	Abundancia
1	145 ± 31
2	95 ± 34
3	172 ± 64
4	439 ± 59
5	228 ± 99
6	430 ± 184
7	45 ± 37
8	374 ± 157
9	38 ± 34
Total	2814 ± 319.9

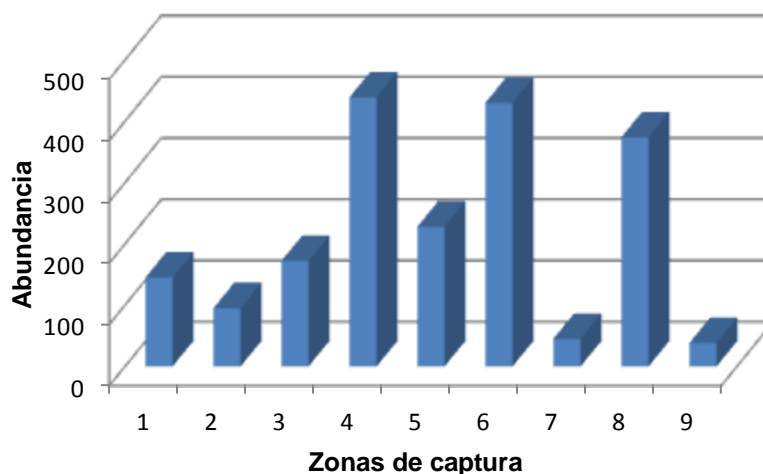


Figura 14. Abundancia de *C. oaxacana* por zona. Se observa que las zonas 4, 6 y 8 presentan abundancia mayor.

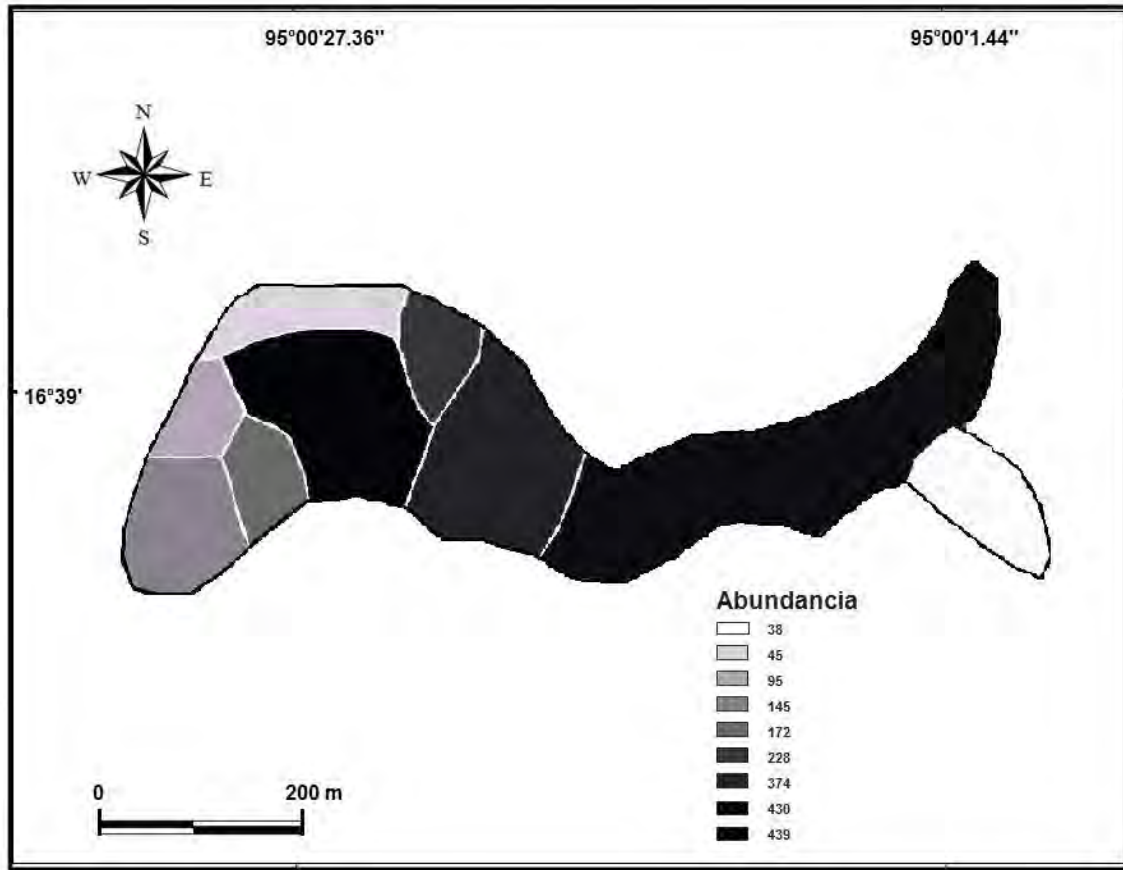


Figura 15. Abundancia de la población de *C. oaxacana*.

De acuerdo con los resultados de abundancia, se observa que existen diferencias en la distribución espacio-temporal de la iguana nguio con relación a su abundancia dentro de las nueve zonas de captura (Cuadro 8). La mayor abundancia se observa en las zonas 4, 6 y 8. La mayor abundancia con relación a las ocasiones de muestreo se dio en los meses de junio y julio, los cuales coinciden con la temporada de lluvias. Se observó una disminución en la abundancia durante la temporada de octubre a mayo (Figura 16).

Cuadro 8. Estimación de la abundancia de la población de *C. oaxacana*. Se muestra la abundancia y el error estándar para cada muestreo.

Muestreo	Abundancia
Enero	58 ± 10
Marzo	213 ± 138
Junio	918 ± 506
Agosto	481 ± 257
Octubre	166 ± 61
Diciembre	592 ± 259
Marzo	97 ± 37
Mayo	346 ± 84
Julio	1049 ± 792
Diciembre	244 ± 61

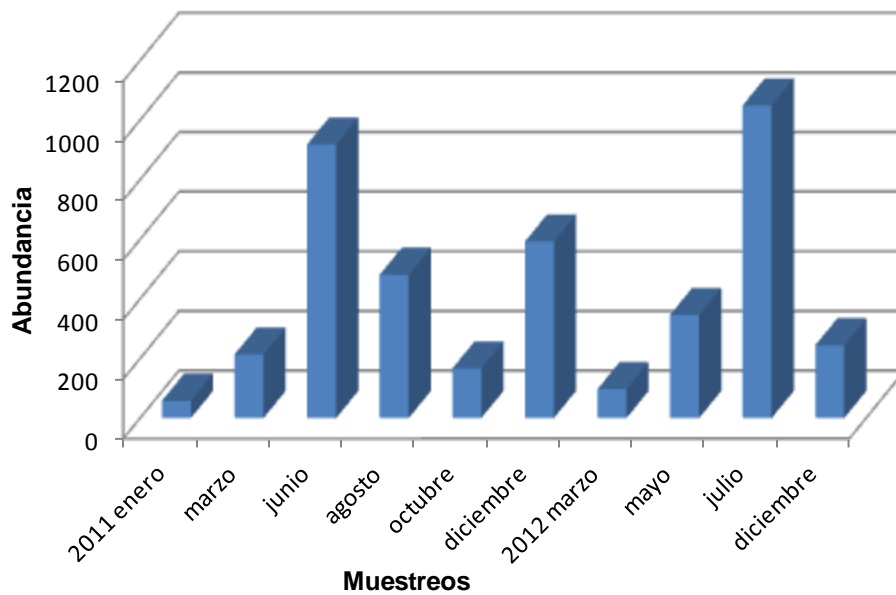


Figura 16. Abundancia por muestreo de la población de *C. oaxacana*. Se observa los meses de junio de 2011 y julio de 2012 presentan mayor abundancia.

Las densidades calculadas para la población de *C. oaxacana* variaron entre 12.10 y 29.37 individuos/ha de acuerdo con el área de cada zona de captura. La densidad promedio resultó de 21.43 iguanas/ha (Cuadro 9, Figura 17).

Cuadro 9. Estimación de la densidad de la población de la iguana nguio. Se muestra la densidad para cada una de las zonas de captura.

Zona	Densidad (Iguanas/ha)
1	29.37
2	28.33
3	32.85
4	27.18
5	20.90
6	14.31
7	12.10
8	13.22
9	14.61

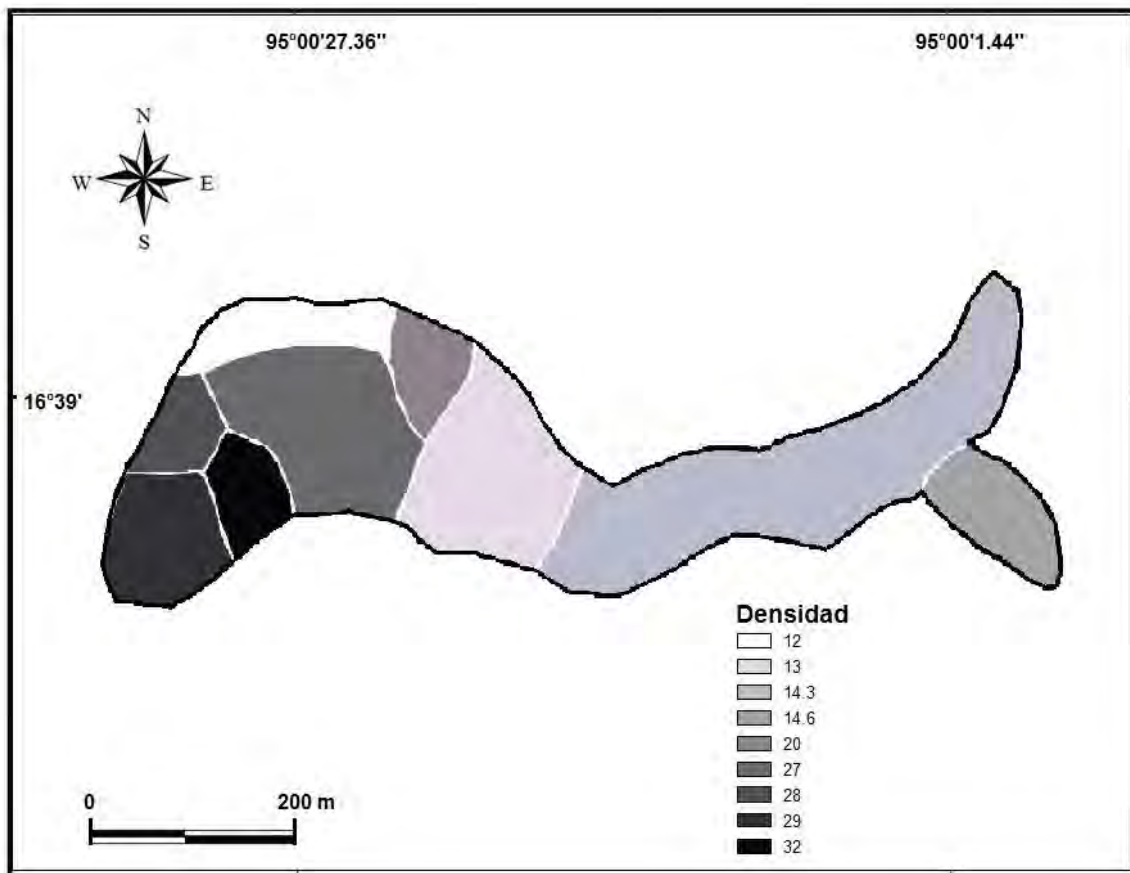


Figura 17. Densidad de la población de *C. oaxacana*.

Estructura de la población. La estructura poblacional muestra que la talla mínima al momento de eclosionar es de 5.4 ± 2.30 cm y la talla máxima de 17.50 ± 2.30 cm. La población de *C. oaxacana* consta principalmente de individuos que ostentan una LCH de 12 a 14.5 cm. La talla más representativa con el 11.8% es de 13.0 cm (Figura 18).

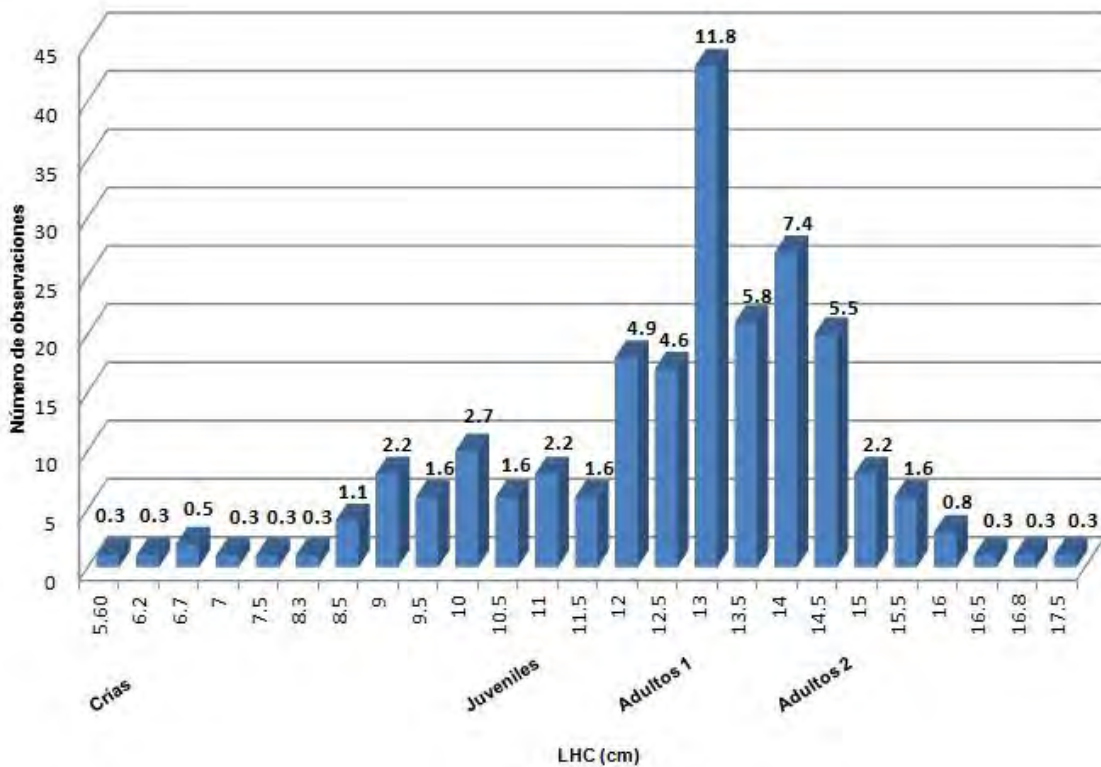


Figura 18. Estructura de la población de *C. oaxacana* distribuida por tallas (LHC) obtenida durante diez muestreos en la región de Nizanda, Oaxaca.

La estructura poblacional de las hembras muestra que la talla mínima es de 10.1 ± 2.30 cm y la talla máxima de 16.8 ± 2.30 cm. La población de hembras de *C. oaxacana* consta principalmente de individuos que ostentan una LCH de 12 a 14.5 cm. La talla más representativa con el 17.5% es de 13.0 cm.

La estructura poblacional de los machos muestra que la talla mínima es de 10.5 ± 2.30 cm y la talla máxima de 17.5 ± 2.30 cm. La población de machos de *C. oaxacana* consta principalmente de individuos que ostentan una LCH de 12.5 a 14.5 cm. Las tallas más representativas con el 10.4% son de 13.0 y 14.5 cm (Figura 19).

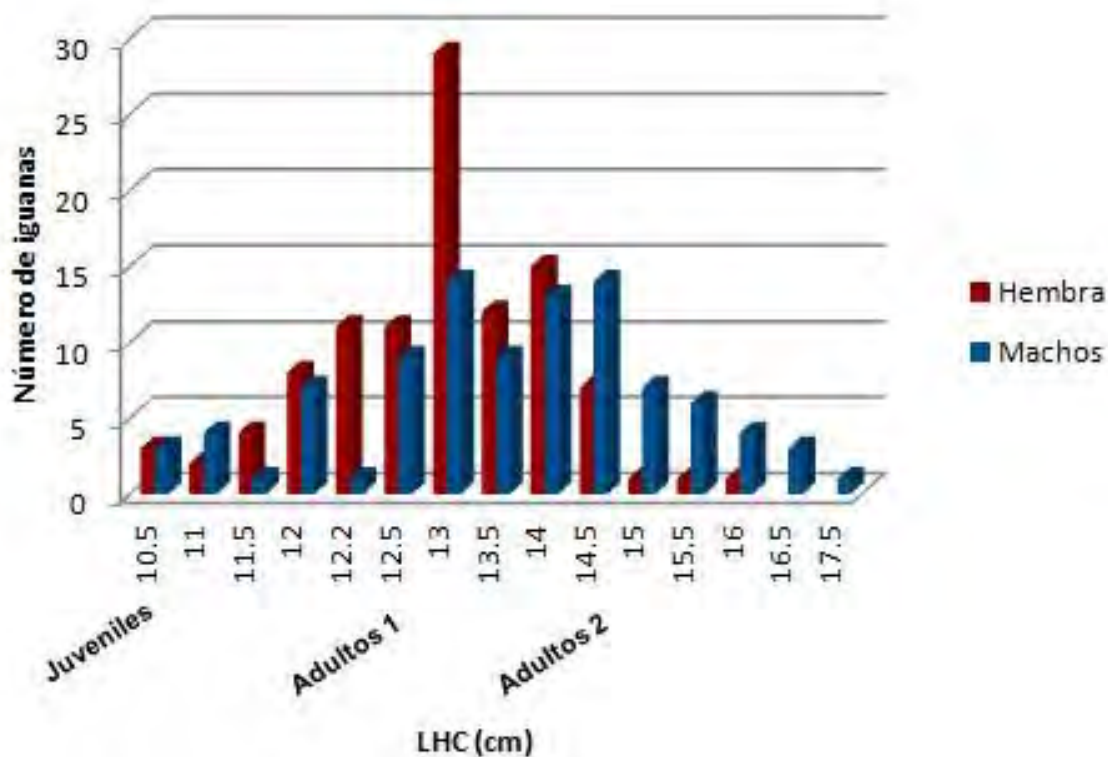


Figura 19. Estructura de edades para hembras y machos de *C. oaxacana* distribuida por tallas (LHC) obtenida durante diez muestreos en la región de Nizanda, Oaxaca.

La población se estructuró en cuatro categorías de clase o tamaño de acuerdo con TC y la curva de crecimiento, la cual proporciono la edad máxima de 6 años que presentan los individuos y las características sexuales secundarias. La población está compuesta principalmente por un 45% de individuos sexualmente

maduros de la clase adultos 1. La clase de crías y la clase adultos 2 representan el porcentaje más bajo (17%) (Figura 20).

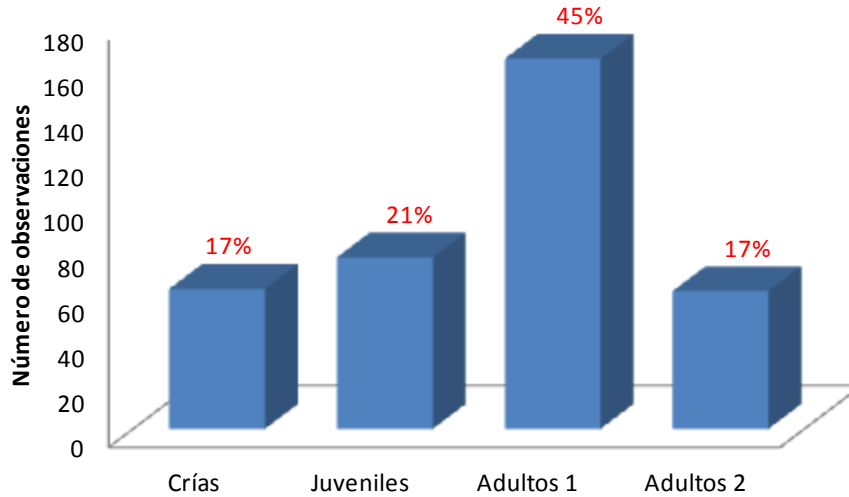


Figura 20. Estructura poblacional de *C. oaxacana* agrupadas en categorías de edad. Los números indican el porcentaje para cada categoría.

Crecimiento. A partir de la curva de crecimiento, se observó que las iguanas nguio exhiben un crecimiento rápido durante los tres primeros años de vida. A partir del cuarto año de edad, el crecimiento es más lento. La edad máxima estimada para la población de la iguana nguio en el presente estudio fue de seis años (Figura 21).

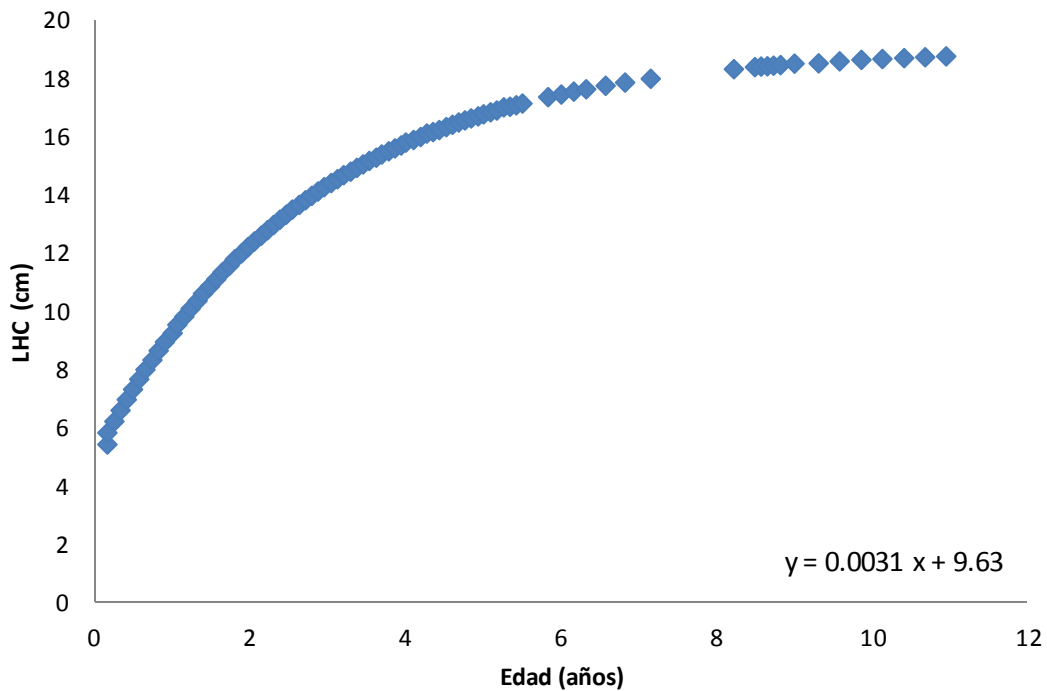


Figura 21. Curva de crecimiento de *Ctenosaura oaxacana* obtenida a partir de los valores de TC de las iguanas capturadas. $R^2 = 0.792$, $P = 0.001$.

Parámetros morfométricos. Algunos aspectos sobre la biología de *C. oaxacana* que se observaron fueron las diferencias proporcionales en la masa y longitud corporal (LHC) entre machos y hembras. Mediante la comparación de medias, se logró distinguir que los machos exhiben una masa ($U = 8242.5$ y $P = 0.001$) y longitud corporal mayor ($U = 8731.5$ y $P = 0.001$) en comparación con las hembras (Figura 22).

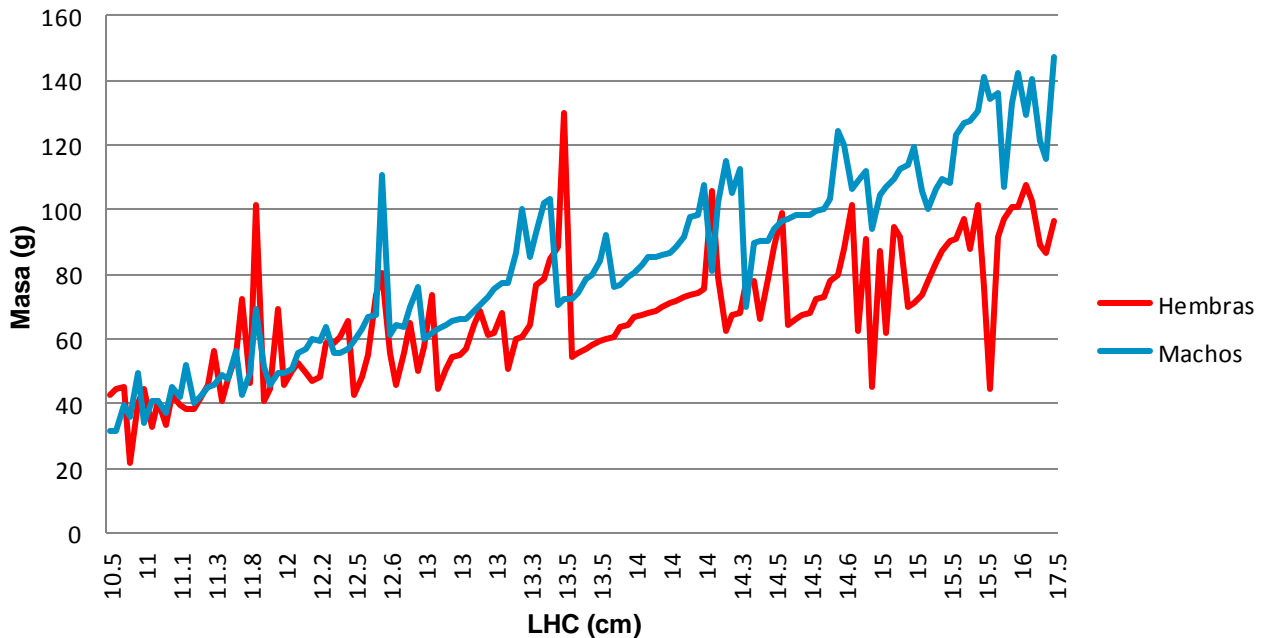


Figura 22. Relación de LHC y masa corporal de hembras y machos de *C. oaxacana*.

El promedio de la masa corporal y la LHC resultó de 67.50 ± 30.55 y 12.38 ± 2.30 respectivamente. Los valores máximos y mínimos de la masa corporal y LHC de un total de 363 iguanas capturadas, se muestran a continuación (cuadro 10).

Cuadro 10. Morfometría de *C. oaxacana*. Valores máximos y mínimos de la talla y masa corporal de hembras, machos y juveniles capturados en diez muestreos.

Iguanas	Masa (g)		LHC (cm)	
	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima
Hembras	130	31.61	15.7	9.4
Machos	146.9	31.35	17.5	9.8
Juveniles	59.78	4.32	11.8	5.6

La Prueba de Spearman indicó una relación entre la LHC y la masa corporal de hembras y machos estadísticamente significativa y positiva cuadrática con un valor de $Rho = 0.863$, $R^2 = 0.763$, $P = 0.001$ (Figura 23).

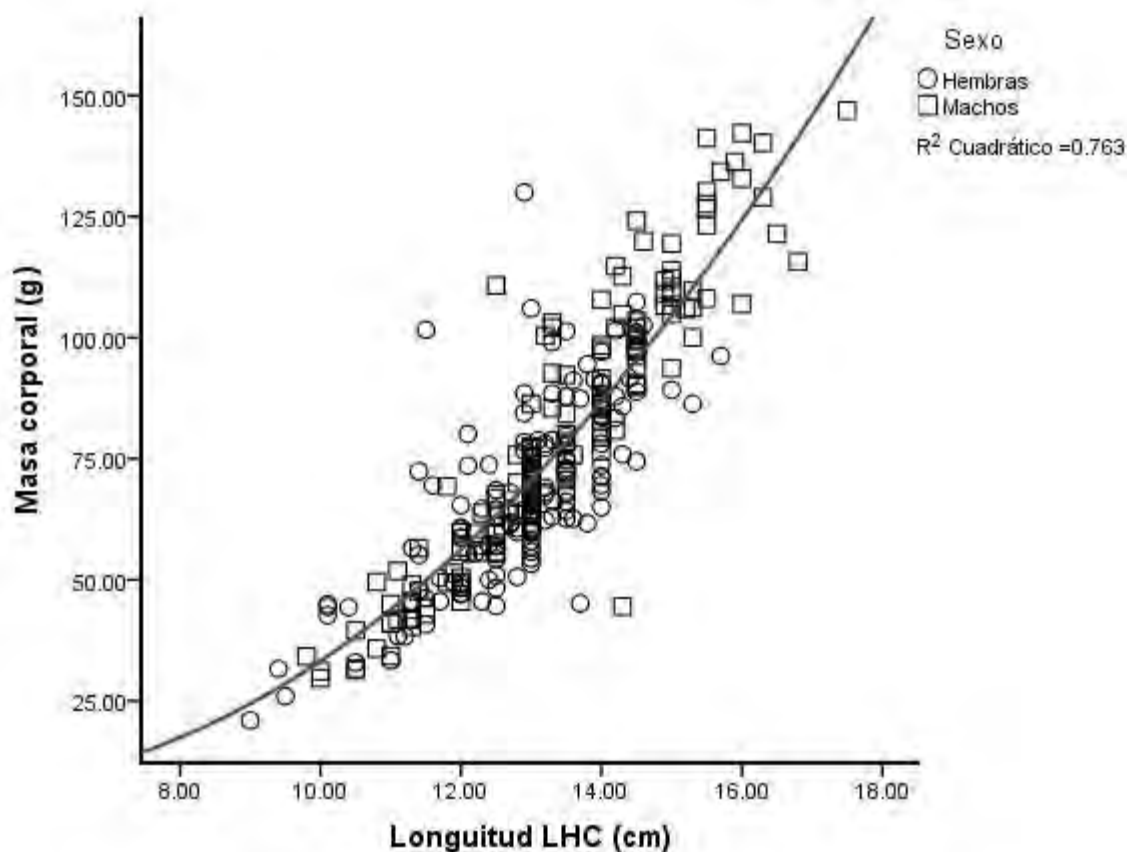


Figura 23. Correlación de la longitud hocico cloaca (LHC) y la masa corporal (g) de *C. oaxacana*. Se observa que los machos presentan una longitud-masa mayor que las hembras. Las hembras en su mayoría se agrupan en longitudes entre los 12 a 14 cm con una masa corporal entre los 50 y los 100 g.

Al graficar los datos de Log-LHC y Log-Masa corporal se obtuvo correlación positiva con un valor de $Rho = 0.863$, $R^2 = 0.784$, $P = 0.001$ (Figura 24).

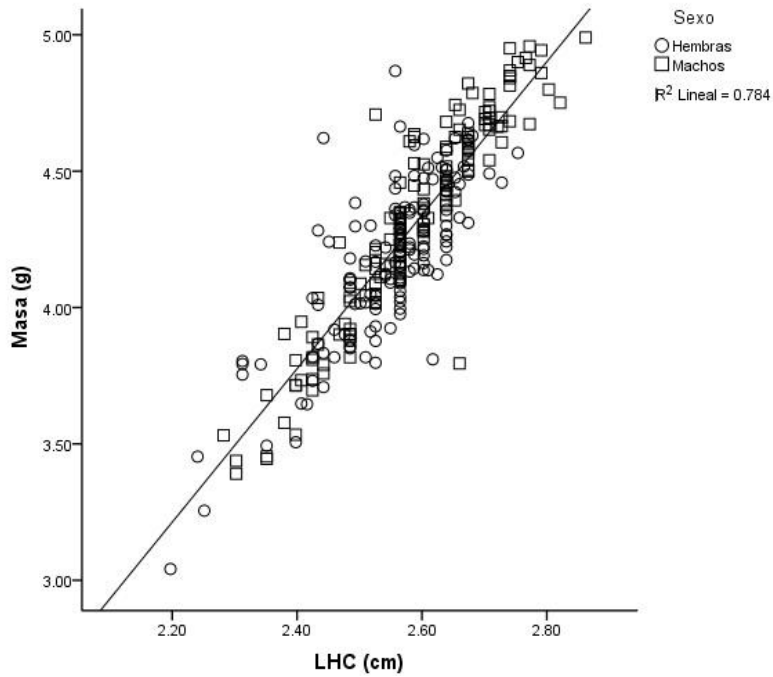


Figura 24. Regresión lineal positiva del Log-LHC y Log-Masa corporal de *C. oaxacana*.

La relación entre las medidas corporales de LHC, LC, AC y LT estableció la presencia de dimorfismo sexual (N= 162, 80 hembras y 82 machos) (Cuadro 11).

Cuadro 11 Promedios de las medidas morfométricas y valores de correlación de Spearman entre la longitud del cuerpo hocico cloaca (LHC) y el largo de la cabeza (LC); ancho de la cabeza (AC) y largo de la tibia (LT) de hembras y machos de (*C. oaxacana*). Estadísticamente la LHC y LC presentan una relación significativa.

Parámetros Morfométricos	Hembras	Machos	Rho	R ²	P
LHC	13.0 ± 1.0 cm	13.5 ± 1.5 cm			
LC	26.5 ± 1.4 mm	28.7 ± 2.7 mm	0.849	0.705	0.001
AC	19.3 ± 1.3 mm	13.5 ± 1.5 mm	0.769	0.556	0.001
LT	23.3 ± 1.4 mm	25.9 ± 2.9 mm	0.799	0.663	0.001
Masa	68.38 ± 18.23 g	81.03 ± 29.04 g	0.863	0.763	0.001

La relación de LHC vs LC, AC y LT resultó ser lineal y positiva para todos los casos. Se observa en el diagrama de dispersión que los machos se agrupan dentro de los valores de mayor tamaño de la longitud, el ancho de la cabeza y la longitud de la tibia a diferencia de las hembras (Figuras 25 a-c).

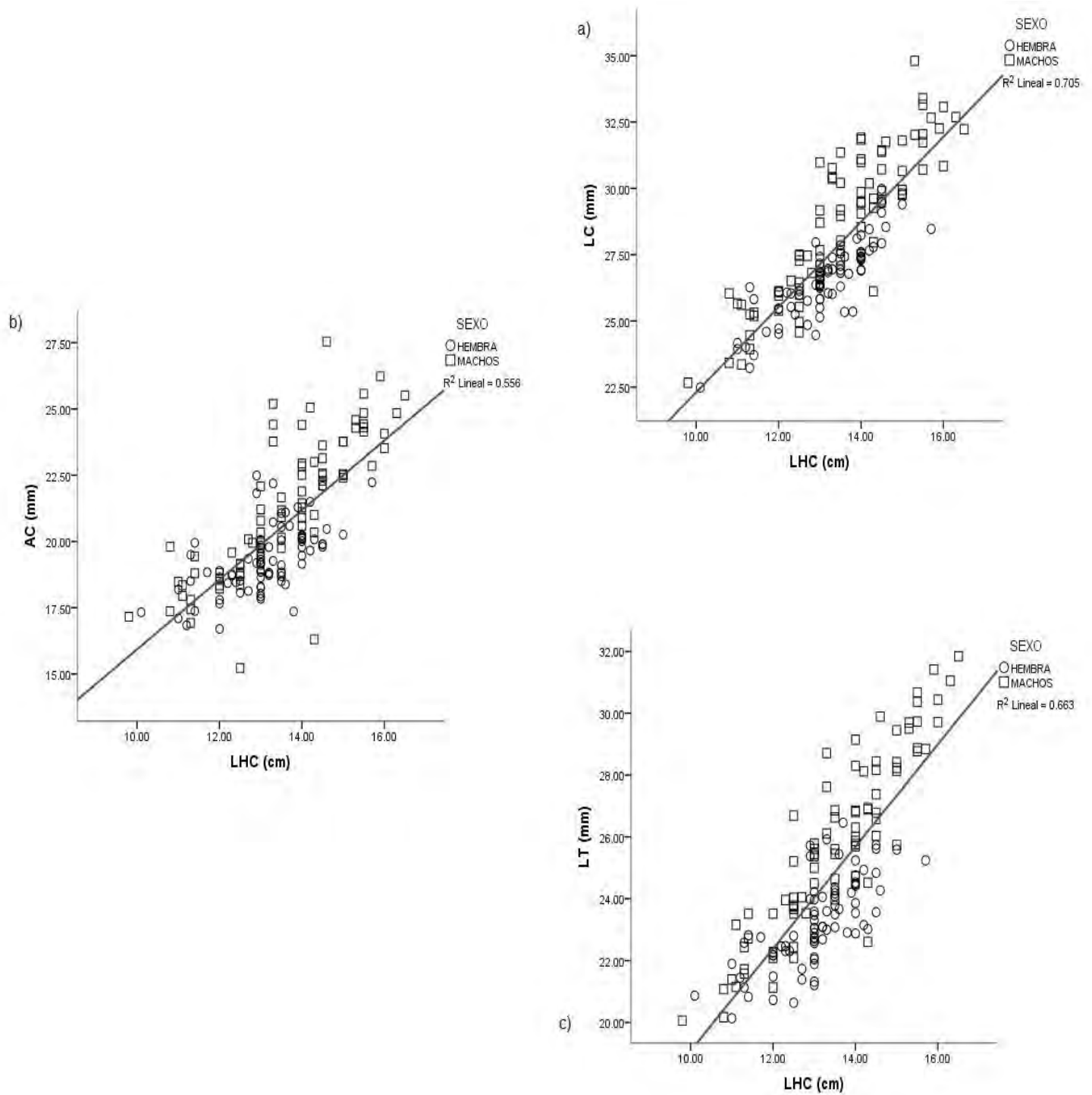


Figura 25. Correlación de las medidas morfométricas de machos y hembras en: a) LHC y LC, b) LHC y AC y c) LHC y LT. Los círculos claros representan a las hembras y los cuadros a los machos.

La temperatura media registrada para las iguanas hembras fue de $29.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.72$ y $29.63\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.37$ para machos. La temperatura ambiental media registrada durante el estudio fue de $30.13\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.7$. La temperatura del aire y del cuerpo presentan una correlación lineal positiva y estadísticamente significativa cercana al 50% ($Rho = 0.735$, $P = 0.001$, $R^2 = 0.461$) (Figura 26).

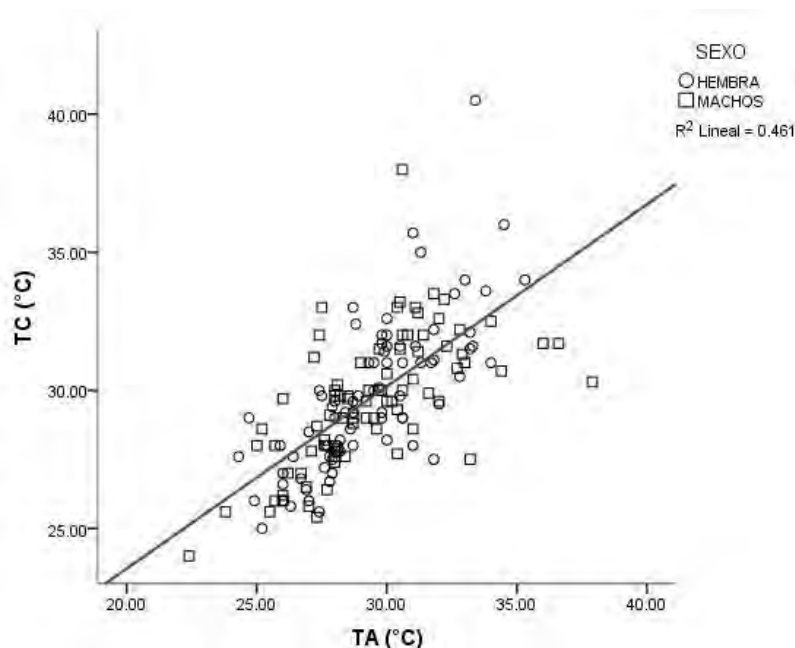


Figura 26. Correlación entre la temperatura del cuerpo (TC) de la iguana nguio (*C. oaxacana*) y la temperatura del aire (TA). No se observan diferencias entre la temperatura corporal de hembras y machos con relación a la temperatura del aire. Los círculos representan a las hembras y los cuadros a los machos.

Caracteres reproductivos

Fecundidad. A partir de la información recopilada de 35 hembras grávidas, se observó que la talla mínima registrada para una hembra preñada fue de 11.2 cm. Con base en la curva de crecimiento, ésta talla equivale a una edad de 1.6 años aproximadamente. En esta población, la talla promedio de las hembras grávidas fue de 13.56 ± 0.85 (2.5 años), ésta talla, representa al mayor porcentaje de hembras preñadas capturadas (Figura 27).

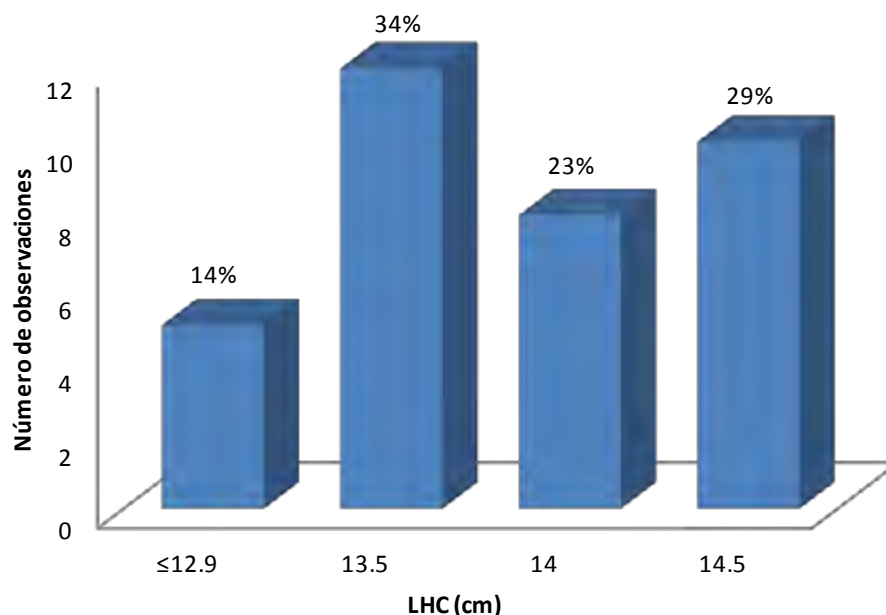


Figura 27. Frecuencias y porcentaje de talla (LHC) de 35 hembras grávidas capturadas durante 10 muestreos. LHC promedio= 13.56 ± 0.85 .

La fecundidad específica calculada, considerando la supervivencia de las hembras por clase, el promedio de la nidada, la supervivencia de los huevos y la proporción de sexos resultó de 1.5, es decir que, cada hembra reproductora produce por lo menos una hembra.

Peso post-oviposición. El peso promedio de las hembras grávidas seleccionadas resultó de 89.94 ± 13.20 g (63.01 - 111.57 g). El peso promedio post-oviposición resultó de 55.55 ± 11.76 g (34 - 72 g).

Tamaño de la nidada. El tamaño promedio de la nidada a partir de 19 hembras fue de 5.6 ± 1.75 (3 - 11 huevos).

Peso de la nidada. El peso de la nidada se obtuvo solamente para cuatro nidadas, de las cuales el promedio fue de 21.56 ± 11.80 g (9.28 - 36.24 g). El peso de la nidada coincide con la pérdida de peso de la madre, solamente en dos de las nidadas. El promedio del peso de la hembra preñada resultó de 89 ± 4.64 g y el promedio del peso de la hembra post-oviposición resultó de 41.6 ± 27.83 g.

Esfuerzo reproductivo. El esfuerzo reproductivo estimado a partir de la MRN se registró para cuatro hembras, de las cuales se obtuvo la masa de la hembra pre-oviposición, la masa post-oviposición y la masa de la nidada. La masa relativa de la nidada promedio resultó de 0.345 ± 0.242 , es decir que las hembras invierten en promedio el 34.5% de su peso por evento reproductivo.

A modo de comparación, se modeló el valor de esfuerzo reproductivo de cuatro especies de escamados: *Anolis sp*, *Conolophus subcristatus*, *C. pectinata* y *C. oaxacana*. La comparación se realizó con base en las características de ciclo de vida que presenta cada especie (Figura 28).

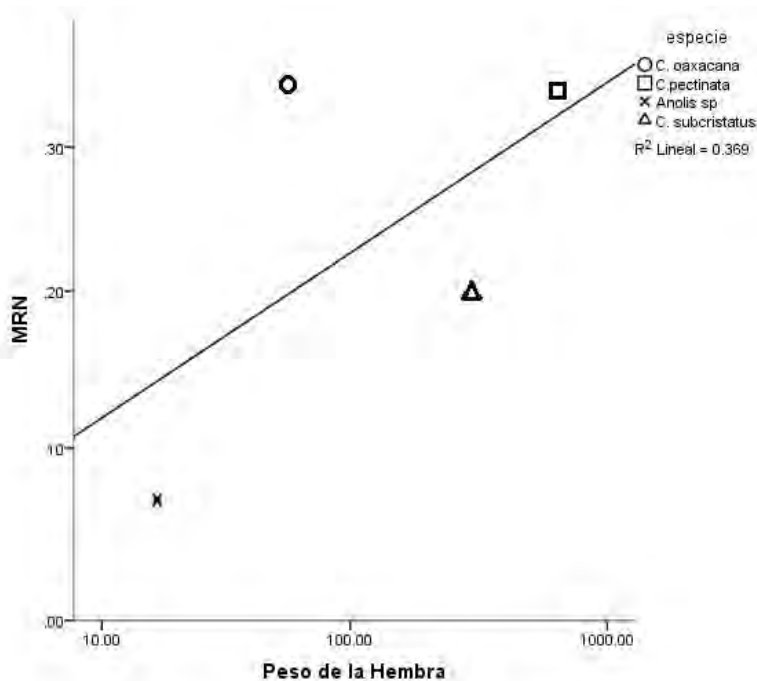


Figura 28. Relación entre el peso de la hembra y el valor reproductivo en cuatro especies de escamados. Se observa que *C. oaxacana* presenta un esfuerzo reproductivo mayor.

Incubación. El tiempo promedio de incubación transcurrido entre la salida de la hembra del nido y la salida de las crías del nido fue de 92.25 ± 12.44 días (80 - 108 días) (N=4). El tamaño promedio de las crías recién eclosionadas (N=30) fue de $4.31 \pm 0.0.21$ y el promedio de la masa corporal de las crías fue de 2.46 ± 0.39 .

Sobrevivencia de nidos. Se contabilizaron un total de 108 huevos pertenecientes a 19 hembras. El porcentaje de eclosión fue del 27.7%.

La pérdida de la mayor parte de las nidadas se debió a diferentes factores. Seis de las hembras exhibieron la conducta de oviposición dentro del tronco que se acondicionó como refugio o sobre la tierra, provocando la desecación de los

huevos. Dos hembras murieron antes de ovipositar y el resto de las nidadas murieron por ataque de hormigas y exceso de humedad.

Demografía

Estimación de supervivencia y encuentro. El análisis basado en un modelo multiestado de las historias de presencia y ausencia de las iguanas capturadas, marcadas y recapturadas a partir de ocho modelos, mostraron que el modelo que mejor se ajustó a los datos fue el que indica diferentes probabilidades de supervivencias (ϕ) entre las categorías de edad, y probabilidades de recaptura (P) y crecimiento (Ψ) constantes (Cuadro 12).

Cuadro 12. Tres modelos mejor ajustados para el análisis de las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (P) y crecimiento (Ψ) con base en el criterio de información de Akaike (AICc).

Modelo	AICc	Δ AICc	Peso AICc	Probabilidad	Desviación
$\phi(\text{cat})p(.)\Psi(.)$	809.51	0	0.76	1	352.58
$\phi(.)p(.)\Psi(.)$	812.22	2.70	0.20	0.260	372.75
$\phi(\text{cat})p(\text{cat})\Psi(.)$	815.87	6.36	0.03	0.42	338.40

El modelo promediado estimado por Mark, refleja una probabilidad de supervivencia y de encuentro constantes para la población durante diez muestreos (Cuadro 13).

Cuadro 13. Estimación de la probabilidad de supervivencia y encuentro obtenidas del modelo promedio para cada categoría de edad de la población de *C. oaxacana*.

Categoría	Supervivencia	Error E.	Recaptura	Error E.
Crías	0.921	0.170	0.410	0.214
Juveniles	0.873	0.117	0.043	0.034
Adultos 1	0.914	0.032	0.181	0.048
Adultos 2	0.929	0.037	0.239	0.065

Las probabilidades más altas de supervivencia y recaptura se presentaron en las categorías adultos 2 (0.929) y crías (0.410), respectivamente. La categoría juvenil resultó ser la categoría más vulnerable, al presentar la probabilidad más baja para ambas tasas.

Análisis del modelo matricial. Se construyó una matriz de transición anual para determinar la tasa de supervivencia, crecimiento, fecundidad y la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la distribución estable de clases y el valor reproductivo. El análisis matricial indicó una $\lambda = 1.15 \pm 0.687$, estableciendo que la población presenta un crecimiento poblacional del 15% anual (Cuadro 14).

Cuadro 14. Matriz de proyección poblacional. Se presenta el valor de la estructura estable para cada categoría (w) y el valor reproductivo específico para cada categoría de edad (v).

	Crías	Juveniles	Adultos 1	Adultos 2	w	v
Crías	0.17431	0	0.93070	2.00648	0.26348	1
Juveniles	0.74623	0.75995	0	0	0.49982	1.31196
Adultos 1	0	0.11334	0.87243	0	0.20166	4.55366
Adultos 2	0	0	0.03902	0.92866	0.03502	8.93043

Al comparar la estructura de la población observada y la estructura de la población esperada (w), se estableció una diferencia entre ellas ($X^2= 32.48$, $P= 0.0001$). Se observa una frecuencia observada relativamente baja para crías, juveniles y adultos 2. Sin embargo, las frecuencias esperadas indican valores mayores para la clase juvenil y los valores más bajos para las clases adultas. Los valores reproductivos se distribuyen de acuerdo a la madurez sexual y reproductiva de los individuos. Los valores más altos los presentaron las categorías adultas (Figura 29).

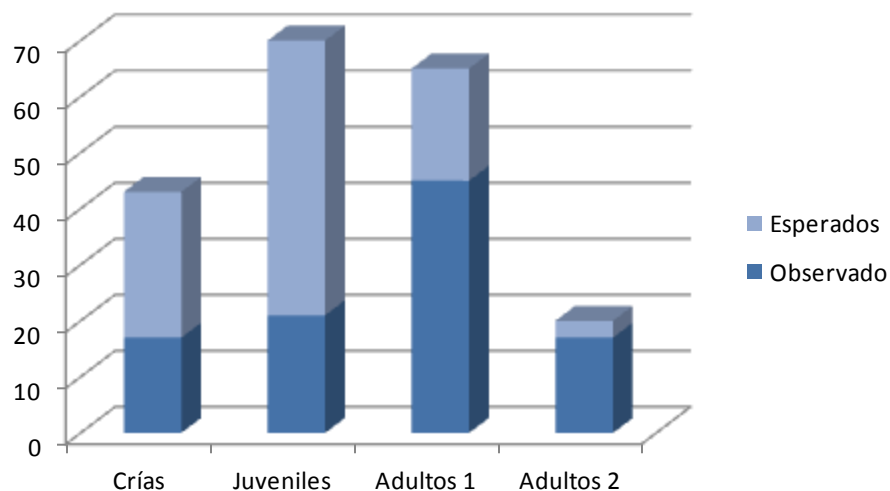


Figura 29. Comparación de la estructura estable de edad (w) observada y esperada para la población de *C. oaxacana*.

Análisis de sensibilidad y elasticidad. De manera general se observó que la tasa de crecimiento poblacional, reflejó ser más sensible al crecimiento de la categoría juveniles para alcanzar la madurez sexual (entrada S_{32}) y de la categoría de adultos 1 para alcanzar la siguiente categoría (entrada S_{43}) (Cuadro 15).

Cuadro 15. Matriz de sensibilidad correspondiente a la matriz de proyección de la población de *C. oaxacana*. Se enfatizan en letras negritas las sensibilidades de mayor importancia para el crecimiento poblacional.

	Crías	Juveniles	Adultos 1	Adultos 2
Crías	0.12225	0	0.09378	0.01662
Juveniles	0.16076	0.30495	0	0
Adultos 1	0	1.05845	0.42705	0
Adultos 2	0	0	0.83752	0.14545

El análisis de elasticidad mostró que los cambios en la supervivencia de la categoría juvenil (E_{22}) y la categoría de adultos 1 (E_{33}), tendrían un impacto proporcional sobre la tasa de crecimiento poblacional (Cuadro 16).

Cuadro 16. Matriz de elasticidad correspondiente a la matriz de proyección de la población de *C. oaxacana*. Se enfatizan en letras negritas las elasticidades de mayor impacto para el crecimiento poblacional.

	Crías	Juveniles	Adultos 1	Adultos 2
Crías	0.01851	0	0.07567	0.02833
Juveniles	0.10401	0.20093	0	0
Adultos 1	0	0.10401	0.32304	0
Adultos 2	0	0	0.02833	0.11711

La mayor contribución relativa para la tasa de crecimiento poblacional fue aportada por la permanencia (0.6595), después, el crecimiento (0.2363), y finalmente la fecundidad (0.1040).

Simulaciones numéricas. Se realizaron simulaciones con base en los resultados del análisis de perturbación (sensibilidad y elasticidad), mediante un intervalo de posibilidades con valores de 0 a 0.9 para cada entrada de la matriz. En la primera simulación, se modificaron las entradas de fecundidad (1,3), (1,4). La segunda simulación consideró las entradas de supervivencia (1,1), (2,2), (3,3), (4,4). La tercera simulación consideró las entradas de crecimiento (2,1), (3,2), (4,3). Las simulaciones proyectaron una tasa de crecimiento estable, con un valor de $\lambda=1$.

La simulación para la tasa de fecundidad proyectó un valor de $\lambda=1$ para cada entrada (Figura 30).

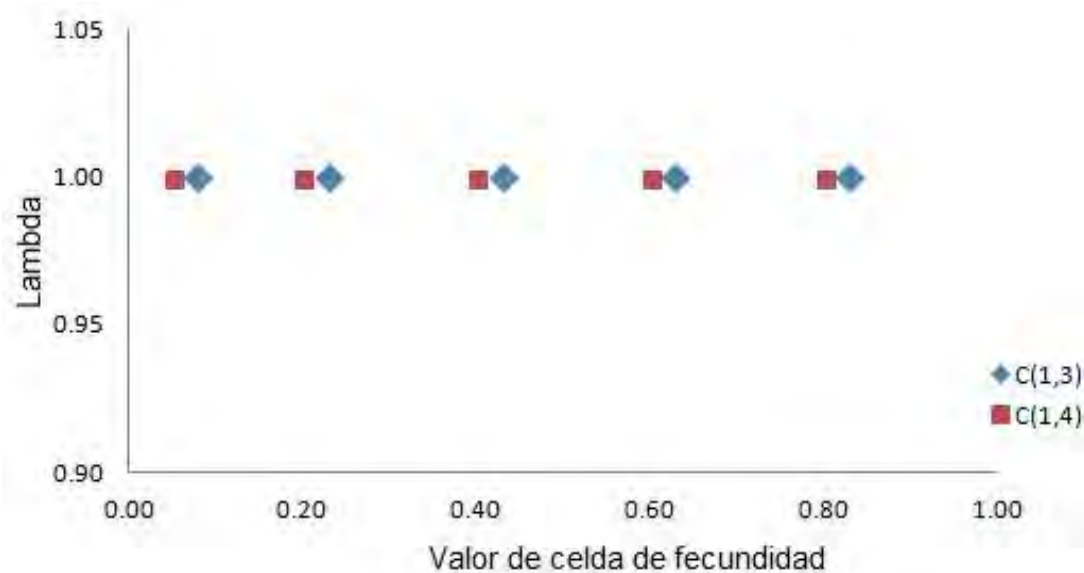


Figura 30. Simulación de los valores de la tasa de fecundidad: a) Entrada (1,3) adultos 1; b) Entrada (1,4) Adultos 2.

La simulación para la tasa de supervivencia proyectó un decremento en λ para valores de cada entrada menor a 0.8. Sin embargo, observamos que para las entradas (1,1; 2,2 y 4,4) el valor de $\lambda > 1$. El valor la entrada (3,3) menor a 0.2 provocaría un valor de $\lambda < 1$ (Figura 31).

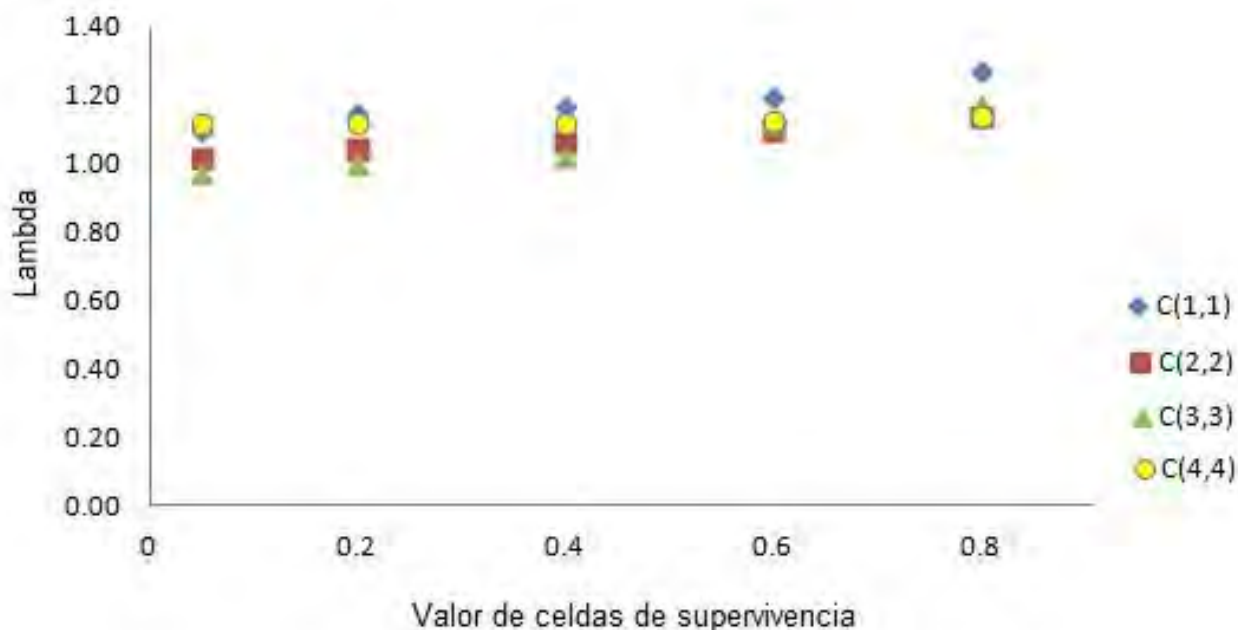


Figura 31. Simulación de los valores de la tasa de supervivencia: a) Entrada (1,1) o crías; b) Entrada (2,2) o juveniles; c) Entrada (3,3) o adultos 1 y d) Entrada (4,4) o adultos 2.

La simulación para la tasa de crecimiento proyectó un incremento de λ a partir de un valor menor de 0.1 para la entrada (2,1) y para la entrada (3,2) a partir de un valor de 0.1. Cualquier incremento del valor de la entrada (4,3), proyectaría un valor de $\lambda > 1$ (Figura 32).

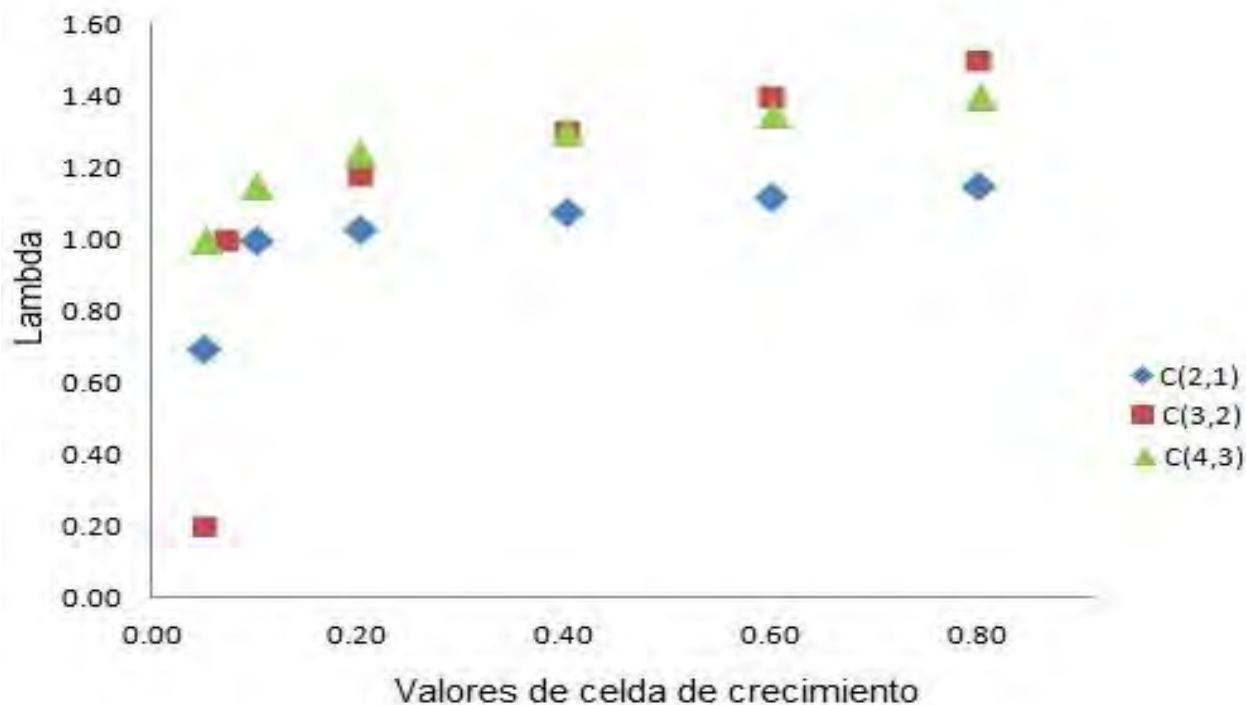


Figura 32. Simulación de los valores de la tasa de crecimiento: a) Entrada (2,1) o crías a juveniles; b) Entrada (3,2) o juveniles a adultos 1 y c) Entrada (4,3) o adultos 1 a adultos 2.

Posteriormente se simularon valores específicos para cada celda, considerando un valor de -25%, -50%, -75%, 25%, 50%, y 75% para las entradas anteriormente simuladas (Cuadro 17). La simulación proyectó valores de λ de 0.94 a 1.12. La supervivencia resultó ser el proceso demográfico con menor tasa de crecimiento proyectado (Figura 33).

Cuadro 17. Resultados de las simulaciones realizadas para las entradas de la matriz (supervivencia, crecimiento y fecundidad), de acuerdo con el análisis de perturbación.

Celdas Modificadas	Simulaciones Valor de Lambda		
	-25%	-50%	-75%
	λ	λ	λ
Supervivencia	1.03	0.98	0.95
Crecimiento	1.11	1.06	1.00
Fecundidad	1.12	1.08	1.03
	25%	50%	75%
Supervivencia	1.32	1.50	1.69
Crecimiento	1.18	1.22	1.20
Fecundidad	1.19	1.20	1.25

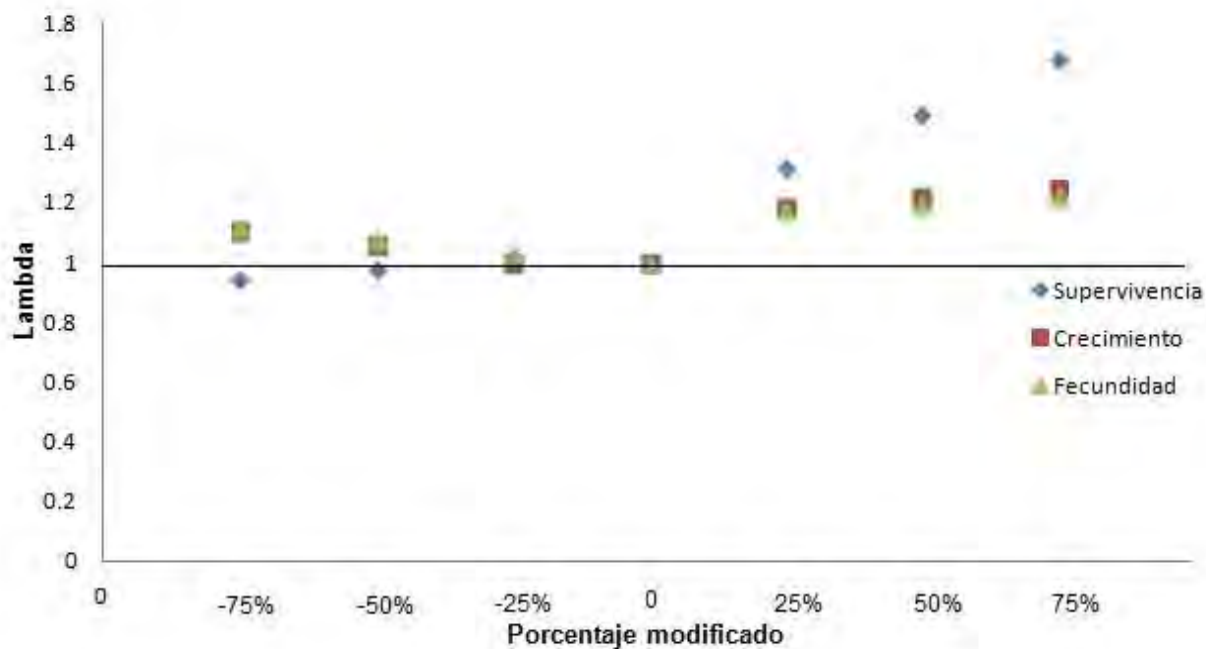


Figura 33. Variación de λ al modificar las entradas de supervivencia, crecimiento y fecundidad. Los diferentes escenarios de simulación indican que la supervivencia es el proceso demográfico que más influye en la tasa de crecimiento poblacional.

DISCUSIÓN

Historia de vida

En el presente estudio, se logró identificar algunos de los parámetros relacionados con la historia de vida de *C. oaxacana* que anteriormente eran desconocidos. La variación de la distribución espacio-temporal de los individuos, por lo general se debe a aspectos de su historia de vida, a los cambios climáticos, la estructura del hábitat o a la actividad antropogénica. En esta ocasión, se observó que el número de iguanas capturadas dentro de las nueve zonas de muestreo, no es dependiente del sexo. Este patrón es esperado, ya que las hembras tienen la misma probabilidad que los machos para ser capturados, al presentar una proporción sexual muy cercana a 1:1. Sin embargo, se encontró una relación entre el sexo y el número de iguanas capturadas por muestreo, debido, posiblemente a que las iguanas hembras realizan un desplazamiento de su ámbito hogareño para el momento de anidación y por parte de los machos para encontrar hembra y lograr reproducirse. El desplazamiento para la anidación ha sido observado en la iguana *C. acanthura* que muestra un comportamiento sedentario, dedicando más del 90% de su actividad diaria al reposo durante los meses no reproductivos de enero-junio, excepto en los meses de marzo y mayo, cuando las iguanas se desplazan para ovipositar (Villanueva *et al.* 2004; Suárez-Domínguez *et al.*, 2010).

Se observó que el número de iguanas capturadas por zona no fue dependiente de la categoría de edad establecida, de tal manera que todas tienen la misma probabilidad de ser capturadas. Sin embargo, al igual que el sexo, la captura por categoría de edad es diferente para cada muestreo. La categoría de

con mayor número de iguanas capturadas fue adultos 1. Una causa posible es que esta categoría, sexualmente madura, podría ser la más abundante dentro de la zona de estudio; otra causa es que las categorías de menor tamaño se refugian en sitios de difícil acceso como grietas y raíces durante algunos meses, hasta que alcanzan una longitud determinada para habitar en los huecos de los troncos de los árboles y no fue posible capturarlas en gran número. Es posible que el resultado refleje un efecto del método de captura.

En el presente estudio se registró información sobre el uso del hábitaculo. Se observó que los árboles que utilizan como refugio son principalmente especies del género *Mimosa*, capaces de formar oquedades en el interior de su tronco. La especie más utilizada es *Mimosa eurycarpa* (Gui'chi bateede), que se ocupó el 93% de las veces, y sólo en algunas ocasiones capturamos iguanas en el tronco de árboles de las especies *Mimosa tenuiflora* (Gui'chi bu), *Chloroleucon manguense* (Gui'chi dxita) y *Caesalpinia platyloba* (Tepeguaje). El reporte de éstas especies como hábitaculo no coincide con el realizado por Rioja *et al.* (2012) en la región San Francisco del Mar, Oaxaca, ya que ellos reportan las especies *Acacia* sp. (Smith, 1754), *Acacia farnesiana* (L.) Willd. (1806), *Casearia* sp. y *Aristida* sp. Es muy posible que *Ctenosaura oaxacana* no sea especialista en el tipo de árbol que ocupa como hábitaculo, siempre y cuando tenga oquedad. Es posible que la mayor concentración de ejemplares en Nizanda, se deba a una mayor densidad de árboles con oquedades que en San Francisco del Mar.

El mayor número de capturas se presentó durante la temporada de apareamiento (noviembre-diciembre) y la temporada de puesta de nidos (enero-marzo). Por lo contrario, el mayor número de recapturas fue en la temporada de

lluvias (junio-agosto), donde se espera que las iguanas son más activas ya que asociado a la temporada de lluvias la cobertura vegetal se torna abundante, proporcionando alimento y protección a los individuos de *C. oaxacana*.

La distribución espacio-temporal de *C. oaxacana* en la región de Nizanda parece estar relacionada directamente con la presencia de las mimosas que utilizan como refugio, y a los cambios de actividad estacional de la especie, vinculada con la disponibilidad de recursos (refugios, pareja reproductiva, zona de anidación, alimento y agua).

Abundancia. Una de las principales contribuciones de este estudio fue proporcionar información sobre la abundancia absoluta de individuos de *C. oaxacana* y la variación en los registros a lo largo del año. La abundancia promedio para las nueve zonas de captura resultó de 218 individuos. La mayor abundancia de iguanas nguio, se registró en las zonas 4 y 6. Estas zonas de bosque seco, coinciden con las características de preferencia de hábitat reportada por Rioja *et al.* (2012), las cuales, proporcionan abundantes sitios de refugio. La mayor abundancia de iguanas en éstos dos sitios está asociada a una mayor abundancia de *Mimosa eurycarpa*. Los agujeros que se forman en las especies *Mimosa eurycarpa* y *Mimosa tenuiflora* posiblemente, constituyen un microhábitat que les facilita una termorregulación corporal adecuada y la disponibilidad de recursos, necesarios para un rendimiento óptimo en los procesos de crecimiento, reproducción y supervivencia (Dunham *et al.*, 1988). Por ejemplo, la temperatura corporal promedio de las iguanas fue de 29° C para hembras y machos mientras que la temperatura del ambiente fue muy similar de 30° C.

Smith y Ballinger (2001) observaron que las variaciones del medio ambiente modifican la distribución espacio-temporal de los organismos, afectando su rendimiento. En Nizanda, la variación de la abundancia durante los muestreos, mostraron un aumento en los registros de las iguanas en la temporada de lluvias (junio-agosto), donde hay un incremento de la cobertura vegetal y por ende de alimento. En contraste, se observó una disminución de abundancias en la temporada de secas (octubre a mayo) asociado a una menor actividad. Se cree que de febrero a marzo durante la temporada de puesta las hembras se desplazan a las zonas de anidación, evitando su registro. Otro evento que se presentó, y que posiblemente influyó en la reducción de los registros de abundancia, fue un incendio en una pequeña porción de la zona de estudio.

Densidad. Los resultados del presente estudio indican una densidad promedio de 21.43 ind/ha para un total de 363 iguanas capturadas dentro de un área de 19 ha, menor a los 33.75 ind/ha reportado por Rioja *et al.*, (2012), para San Francisco del Mar para bosque seco. Sin embargo, creemos que el estimador empleado por Rioja *et al.* sobrevalúa las densidades al estar basado exclusivamente en avistamientos, excluyendo áreas de no avistamiento. Esta sobreestimación es aún mayor si se considera que los muestreos se hacen donde ya se sabe se encontrarán ejemplares de la especie en cuestión.

La densidad de *C. oaxacana* registrada para Nizanda se puede considerar una densidad alta en comparación con los reportes realizados para otras ctenosauras: Robleto, (2010), reportó una densidad de 0.93 ind/ha para *C. quinquecarinata* para el Refugio de Vida Silvestre Río Escalante-Chaconcete,

Nicaragua; Gómez-Mora *et al.* (2012), reportaron una densidad de 1.06 ind/ha para *C. pectinata* para el municipio de Buenavista, Michoacán, y Terán (2006) una densidad de 3.1 ind/ha para *C. similis* en la región de Zamorano, Honduras.

Durante los muestreos se destacó que por lo general solamente habita una iguana por agujero y por árbol. Solamente en cuatro ocasiones se registró la presencia de más de una iguana por árbol e incluso, en una ocasión, se observó la presencia de dos individuos de *C. oaxacana* compartiendo un agujero y de un individuo de *C. pectinata* y un de *C. oaxacana*, también compartiendo el agujero. Estas observaciones coinciden con las realizadas por Köhler y Hasbün (2001) y Rioja *et al.* (2012), pero son notoriamente escasas y lejos de ser una norma.

Estructura de la población. La estructura obtenida para la población de *C. oaxacana* de Nizanda espera ser constante en los parámetros demográficos dentro de un periodo determinado. En relación con los valores de la estructura de la población observados, al parecer, podría presentarse una mayor mortalidad en las categorías de crías, posiblemente al ser depredadas por aves, lagartijas y serpientes, como se observa con crías de iguana negra *C. pectinata* en la misma región (Salvatore, 2001). Por otro lado, es extraña la baja frecuencia de adultos 2, ya que esta especie aparentemente no sufre de cacería por parte de los pobladores de la región. Una causa posible de esta baja frecuencia es que la supervivencia de los adultos 2 presenta algunas restricciones impuestas por el medio (disponibilidad de alimento, refugio o depredación), provocando que disminuya el número de individuos que transitan de la categoría anterior.

Se estableció una diferencia estadística entre la estructura estable de la población y la estructura observada, mostrando que los parámetros demográficos que actúan sobre la población de *C. oaxacana* no permanecen constantes, debido a las presiones de selección que se ejercen sobre ella, principalmente para las categorías de crías y juveniles. Las posibles causas de las diferencias entre la estructura de la población estable y observadas se explican brevemente en la figura 34.

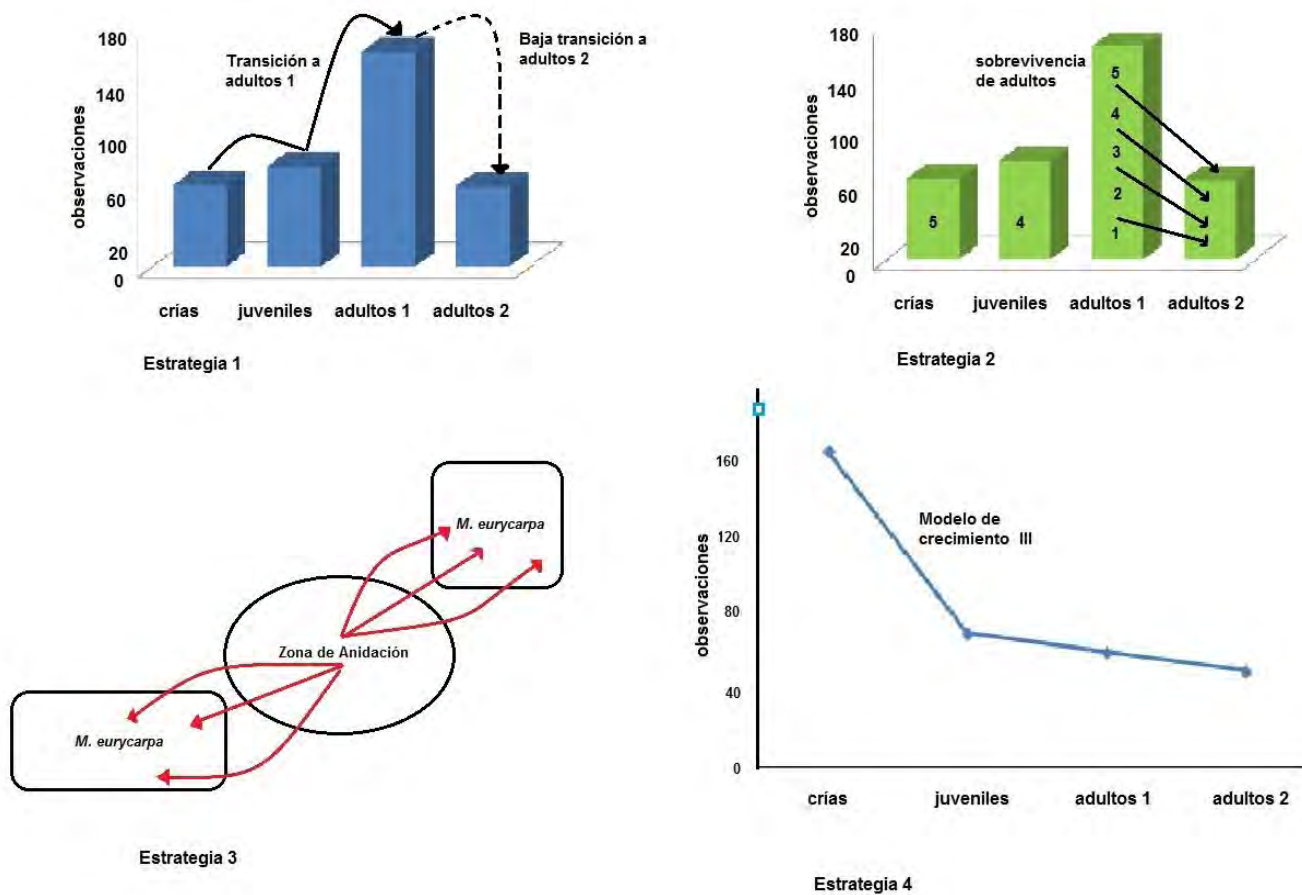


Figura 34. Estrategias de Supervivencia. La estrategia 1 propone que las categorías jóvenes trascienden a la categoría 1, pero por factores limitantes del medio, la transición a la categoría adultos 2 es muy baja. La estrategia 2 explica que el número reclutamiento de individuos de las categorías jóvenes podría ser anual con la finalidad de agrupar individuos de diferentes generaciones en la categoría adultos 1, de esta categoría, solo podrían transitar a la siguiente categoría los individuos que logran crecer. La estrategia 3 plantea la posibilidad de que las categorías jóvenes provenientes de las zonas de anidación se desplazan hacia las zonas donde abundan los refugios que ellos utilizan, arriesgando su supervivencia. Finalmente, la estrategia 4 sugiere un modelo de crecimiento en que las primeras categorías sufren de una elevada mortalidad, teniendo luego una mayor probabilidad de supervivencia.

Parámetros morfométricos. Se observó que los individuos de *C. oaxacana* de ambos sexos presentaron diferencias entre las dimensiones corporales. El macho es más grande en comparación con la hembra. Del mismo modo, las proporciones morfométricas entre hembras y machos revelaron que los machos ostentan una longitud mayor de la tibia y la cabeza. La diferenciación en las proporciones de cabeza en machos y hembras concuerda con las observadas en otras especies de *Ctenosaura*: por ejemplo *C. bakery* (Gutsche y Streich, 2009; Pasachnik *et al.*, 2012a), *C. melanosterna* y *C. pectinata* (Arcos *et al.*, 2005), como esperado en la mayoría en los iguánidos (Pasachnik *et al.*, 2012b). Arcos *et al.* (2005) en *C. pectinata* provenientes de Nizanda y crecidas en cautiverio, logró identificar el sexo a partir de los 21 meses de edad a través de la masa corporal y la longitud de la cabeza. En esta especie, también se estableció un marcado dimorfismo sexual, típico de las iguanas del género, considerando la presencia de una cresta dorsal prominente, abultamiento de los hemipenes, mayor masa corporal y poros femorales desarrollados (Arcos *et al.*, 2005; Köhler y Hasbün, 2001).

De acuerdo con las observaciones realizadas, *C. oaxacana* parece haber seleccionado una estrategia de vida semisedentaria, con muy poco movimiento. Es decir, los individuos pasan la gran mayoría de su tiempo en las grietas o refugios, y sólo realizan movimientos ocasionales para comer, reproducirse y buscar nuevos refugios. De las 107 iguanas recapturadas, el 28% fueron recapturadas en su mismo refugio la temporada siguiente, e incluso el 7.5 % fueron recapturadas dos veces en su mismo refugio. El hecho de que *C. oaxacana* sea herbívora y viva rodeada de su alimento le conferiría una estrategia de

forrajeo sentarse y esperar (sit-and-wait) (Verwaijen y Van Damme, 2007). Esta estrategia le permite ahorro sustancial de energía.

El registro de temperatura mostró una correlación entre la temperatura del aire y la temperatura corporal de la iguana dentro de su agujero, en la que la temperatura del agujero es apenas 1 °C por debajo de la temperatura ambiental. La similitud entre ambas temperaturas le permite a la iguana realizar sus actividades metabólicas suficientes aprovechando los cambios de ésta durante el día, sin salir de su agujero. La temperatura del cuerpo afecta la velocidad de los procesos bioquímicos y fisiológicos, y por lo tanto tiene un efecto profundo en el rendimiento del individuo al modificar sus patrones de reproducción, en la distribución del presupuesto de energía en los procesos de supervivencia y crecimiento, por lo tanto, en su historia de vida y su demografía (Karasov y Anderson, 1984; Smith y Ballinger, 2001; Shine, 2005; Verwaijen y Van Damme, 2007). Para conocer mejor este efecto, es imperante contar con información más precisa sobre el uso del microhábitat, de las estrategias de forrajeo y de termorregulación de esta especie para comprender la forma del aprovechamiento de la energía.

Fecundidad. Los reptiles presentan una gran diversidad de tasas y rutas para la reproducción, generando una gran diversidad de historias de vida. Aunque algunas especies de reptiles se encuentren estrechamente relacionadas y vivan en la misma zona, pueden diferir en sus mecanismos de reproducción, así como en la edad de la primera reproducción, en el número y tamaño de los hijos que

producen y la temporada y frecuencia de los eventos reproductivos (Shine, 2005). En el caso de particular de *C. oaxacana*, nuestros resultados indicaron que, la primera reproducción ocurre a la edad aproximada de 1.6 años, al presentar la hembra una LHC de 11.2 cm.

Se considera que el tamaño de la nidada es una estrategia que se encuentra relacionada con el tamaño corporal de la hembra. Así hembras grandes presentan mayor espacio abdominal para sostener mas huevos (Shine, 2005; Meiri, 2008). En las ctenosauras, se observa una maduración tardía de las hembras, resultado de su historia evolutiva. Sin embargo, en ocasiones se presentan algunas variaciones, posiblemente relacionadas con los cambios en su entorno y la disponibilidad de recursos. En este estudio, *C. oaxacana* presentó una edad a la primera reproducción cercana a los dos años, similar a la que presentan otros iguaninos (Krekorian, 1984; Angelini y Ghiara, 1984; Aguirre-Hidalgo, 2002 y Aguirre-Hidalgo *et al.* en proceso).

La fecundidad específica estimada para *C. oaxacana*, resultó de por lo menos una iguana hembra producida por cada hembra reproductora. La fecundidad es variable entre las especies de reptiles, incluso entre hembras de una misma población. La causa de esta variación es el tamaño de la hembra, ya que a mayor LHC de la hembra, será mayor el tamaño de la nidada (Olsson y Shine, 1997). En el presente estudio no se logró establecer una relación de tamaño de la hembra con el número de huevos. Sin embargo, de acuerdo con el valor reproductivo observado y el valor reproductivo esperado (v), el número de huevos se incrementa conforme la hembra aumenta de tamaño. Aun cuando *C. oaxacana* sólo produce en promedio cinco huevos por nidada, en comparación de

las especies grandes de ctenosaura quienes producen hasta 74 huevos, el patrón es similar al reportado para *C. pectinata* y *C. similis* (Aguirre-Hidalgo, 2002; Medina-Mantecon, 2005; Terán, 2006; Castro-Franco *et al.*, 2011; Van Marker y Albers, 1993).

Tamaño de la nidada. Otra contribución de este estudio, fue determinar el tamaño promedio de la nidada (5.6 ± 1.75 huevos), se logró registrar que las crías tardan en eclosionar 92 días en promedio, similar al reportado para otros iguánidos (Aguirre-Hidalgo, 2002; López- Rojas y Fuentes-Mascorro, 2007). En el presente estudio, se registró un número promedio de cinco huevos que corresponden a iguanas de la clase adultos 1, por lo que posiblemente el número promedio se incrementará si obtenemos registro de iguanas adultos 2, con mayor espacio abdominal. De cualquier modo, está información es importante para conocer un poco más de la biología reproductiva de la especie.

Esfuerzo reproductivo. El esfuerzo reproductivo estimado para *C. oaxacana*, indicó que cada hembra invierte en promedio el 34% de su aporte energético a la reproducción (MRN = 0.34). Este valor es idéntico al reportado por Aguirre-Hidalgo (2002) para *C. pectinata*. En lagartijas se ha dicho que existe una relación entre la energía que designan las hembras para el tamaño de nidada y el número de eventos reproductivos al año. Por ejemplo, en el género *Anolis*, todas las especies producen un huevo por cada evento de oviposición, los cuales resultan ser muy frecuentes. La cría de *Anolis* llega a representar el 7% del peso de la hembra con máxima LHC con un esfuerzo reproductivo de MRN = 0.2 (Tinkle, 1969; Andrews y

Rand, 1974). En comparación, las lagartijas de gran tamaño como las iguanas, el MRN llega a ser de entre 20 y 30%. Por ejemplo, la iguana *Conolophus subcristatus* presentó MRN= 0.199 y fue considerado bajo para ser de una iguana (Werner, 1983). El valor de MRN= 0.34 de *C. oaxacana*, podría considerarse como alto, aun entre los iguánidos.

Se ha propuesto que un valor alto de MRN puede ser favorecido por los hábitos alimenticios, la conducta antidepredatoria e incluso por la variación ambiental (Andrews y Rand, 1974; Werner, 1983; Aguirre-Hidalgo, 2002). También se cree que cuando hay un sólo evento reproductor por año se favorece la asignación de energía para la reproducción durante el periodo reproductivo únicamente como sucede en *C. oaxacana*, *C. pectinata*, entre otras ctenosauras. De esta forma, en un período al año se asigna toda la energía al crecimiento y en otro período se asigna toda la energía a la reproducción (Aguirre-Hidalgo y Reynoso-Rosales, 2000).

Es de esperarse que iguánidos pequeños de vida corta como *Anolis*, *Sceloporus* y *Uta* (Shine, 1992; Vitt y Price 1982), tengan dos o más periodos reproductivos al año. *C. oaxacana* al tener una talla corporal pequeña y un número de huevos reducido, se esperaría que tenga dos o más eventos reproductivos por año, cuando en realidad sólo presenta uno, seguramente por gran costo energético que le representa reproducirse. Como las demás ctenosauras, esta especie requiere una inversión de recursos y energía para crecer y sobrevivir hasta alcanzar los dos años aproximadamente y llegar una madurez sexual tardía. Con esta estrategia, *C. oaxacana* logra tener crías relativamente grandes en relación a su tamaño (e.g. 0.38 % de la masa de la madre, comparado con 0.80 %

en *C. pectinata*) con una mayor probabilidad de supervivencias esperada en las crías. Al igual que a otras iguanas (*Cyclura cyclura* y *Dipsosaurus*) (Iverson *et al.*, 2006; Krekorian, 1984) *C. oaxacana* produce crías de talla similar a las crías de *C. pectinata*, especie de gran tamaño y con nidadas grandes (Aguirre-Hidalgo, 2002; Arcos *et al.*, 2005). Aparentemente el tamaño del huevo está restringido filogenéticamente al interior de las ctenosauras, y *C. oaxacana*, a pesar de su pequeño tamaño, tendría pocos huevos pero grandes, en relación a su tamaño. El tamaño de las crías al nacimiento está relacionado al tamaño de los huevos (Rodríguez-Romero *et al.*, 2005).

El número de huevos que puede tener una especie se relaciona con el número de nichos germinales en el ovario y aparentemente está delimitado filogenéticamente (Proaktor *et al.*, 2007). El número de nichos germinales limita el valor máximo del tamaño de la nidada y el tamaño de la nidada intraespecífico en las poblaciones varía por factores como el tamaño de la hembra el cual varía conforme a la edad y a la disponibilidad de alimento, lo que determina la adecuación del individuo posiblemente relacionada con una selección intensa (Radder *et al.*, 2008). *C. pectinata* presenta dos nichos germinales por ovario (Díaz-Juárez, 2008) que podría estar relacionado a la producción de nidadas grandes. Hasta el momento se desconoce el número de nichos germinales en *C. oaxacana* pero se espera que al tener nidadas pequeñas presente solamente un nicho germinal.

Dunham y Miles (1985) y Roff (1992) indicaron los rasgos de historia de vida y demográficos se encuentren limitados filogenéticamente. Aparentemente esto no sucede en ctenosauras ya que por ejemplo *C. oaxacana* y *C. pectinata*

son especies simpátricas y vinculadas filogenéticamente pero que han evolucionado estrategias particulares en función de su entorno y a lo largo de su historia, lo que les ha permitido coexistir. Se mantienen estables filogenéticamente la madures sexual tardía, un evento reproductor al año, tamaño del huevo y tamaño de la cría al nacimiento; pero, ambas especies difieren en tamaño corporal (y seguramente tasas alimentarias), fecha en el periodo de cortejo y de oviposición edad a la primera reproducción y número de huevos (Cuadro 18). *Ctenosaura pectinata* podría tener un evolución particular comparada a *C. oaxacana*, ya que la primera especie sufre de caza intensa furtiva, que podría haber modificado ya sus patrones de historia de vida.

Cuadro 18. Comparación de los parámetros de historia de vida entre *C. pectinata* y *C. oaxacana*, dos especies de iguanas simpátricas y filogenéticamente relacionadas.

Parámetros	<i>C. pectinata</i>	<i>C. oaxacana</i>
Edad a la 1 ^a reproducción	3.5 años	1.5 años
Fecha de apareamiento	dic - ene	Nov-dic
Fecha de oviposición	mar- abril	feb - mar
Tiempo de incubación	85 días	92 días
Fecha de eclosión	jun - jul	Jun-jul
No. de huevos	26-66	5-11
Tamaño de las crías	5.53 cm	5.4 cm
Proporción de sexos	1:1	1:1
Esfuerzo reproductivo	0.34	0.34
Tamaño estimado de la Población	4054 ± 677.98	2814 ± 319.9

Demografía

Estimación de supervivencia. El análisis demográfico para la población de *C. oaxacana* en la región de Nizanda indican una tasa finita de crecimiento (λ) estable con un valor ligeramente arriba de la unidad y con un crecimiento anual del 15%, considerando un escenario donde las condiciones ambientales y las tasas vitales se mantienen constantes.

Las tasas de supervivencia estimadas para las cuatro categorías de tamaño de la población de *C. oaxacana* ($\bar{\phi}$ = 87 a 92), son similares a las estimadas para hembras y machos de la población de *Cyclura cythlura* de las islas Bahamas ($\bar{\phi}$ = 87 a 93), realizadas a lo largo de 16 temporadas de estudio (Iverson *et al*, 2006); sin embargo Iverson, no separó las categorías de edad. La categoría con mayor impacto para λ es la juvenil ($\bar{\phi}$ =0.87); la supervivencia de esta categoría podría estar relacionada con el paso de crías a la siguiente categoría, la cual se ha observado es limitada como muestran los cuatro modelos descritos arriba.

Análisis de sensibilidad y elasticidad. El análisis de sensibilidad mostró sus valores más altos en el crecimiento de juveniles y adultos 1. Estableciendo que se está ejerciendo una presión de selección en el incremento de tamaño de los juveniles que van a transitar a la siguiente categoría. La sensibilidad de la categoría juvenil podría ser consecuencia de que en esta categoría de edad los individuos no cuentan con un refugio permanente en el bosque, y por consiguiente podría estar más expuesta a los depredadores, tener que competir por un espacio, ganarlo o tener que desplazarse a otras zonas. Esto pondría en riesgo su

supervivencia y por ende la probabilidad de transitar a la siguiente categoría. En especies como *C. oaxacana*, una alta variabilidad en las tasas de supervivencia a través de las clases de edad o de tamaño, generan cambios en el valor neto reproductivo y sus poblaciones son más sensibles a los cambios de su entorno (Tuljapurkar, 1985; Koons, 2005). Esto es particularmente importante para esta especie debido a que el bosque donde habita sufre consistentemente cambios de uso del suelo a ganadería, eliminando las especies arbóreas donde habita al 100%.

Una disminución en las tasas de supervivencia y crecimiento afecta la fecundidad en escalas espacio-temporales, por lo que resulta importante mantener la supervivencia de tallas juveniles y adultos 1, con la finalidad de generar hembras adultas grandes (adultos 2), productoras de nidadas grandes que favorecerán la tasa de reclutamiento y el crecimiento poblacional. El mantenimiento de los adultos 1 en la población es imperante para su supervivencia.

En contraste con su estado de conservación (amenazada para la NOM-59-SEMARNAT-2010 y crítico para la IUCN, 2013), los resultados consideran que la población de *C. oaxacana* tiene tasas de crecimiento estable, ligeramente positivas, si las condiciones ambientales fueran estables. Sin embargo, no hay que olvidar que, factores intrínsecos e extrínsecos pudieran modificar la estabilidad del ambiente. El factor que podría influir considerablemente en la sobrevivencia de las poblaciones naturales es la destrucción del hábitat, ya que, al alterarse el entorno, las estrategias de historia de vida se modifican, provocando la reducción del número de huevos por deficiencia alimentaria, incubaciones fallidas por exceso de

asoleamiento de los nidos, mayor mortalidad de crías, juveniles y adultos por la falta de refugios y alimento; entre otras; por lo que la población permanecería en estado transitorio e inestable (Bierzychudek, 1999).

El estudio demográfico de la población de *C. oaxacana*, sugiere que la conservación del hábitat y microhábitats dentro de la región de Nizanda favorecerá a la estabilidad de las tasas de supervivencia, principalmente en las categorías menores y al mismo tiempo incrementará las tasas de reproducción de las categorías adultas. En otras iguanas, aparentemente la caza tiene una mayor afectación que los cambios de uso del suelo. Por ejemplo, en iguanas como *C. melanosterna* se ha sugerido que la presión que ejerce la caza furtiva ha provocado cambios en el tamaño, masa, principalmente de las hembras en las, debido a que son cazadas en la época de oviposición, provocando serios problemas demográficos en poblaciones de la región de Valle de Aguán y en Cayos Cochinos, Honduras, (Pasachnik *et al.* 2012b). Así mismo, la población de *C. bakeri* en la isla de Utila, Honduras, la presión de caza sesgada hacia las hembras provoca graves repercusiones en términos demográficos, como: la baja fecundidad en hembras adultas y el crecimiento de las categorías juveniles (Pasachnik *et al.* 2012a). Sin embargo, en estudios más detallados se demostró que la población de *C. pectinata* en la región de Nizanda, Oaxaca, aun cuando es fuertemente cazada, tiene un crecimiento del 17% anual, modelándose que esta tasa de crecimiento mejoraría si se llegarán a modificar las tasas de captura estableciendo vedas o zonas de cacería cero (Medina-Mantecón, 2005; 2009). En realidad, la información sobre las características demográficas de las poblaciones de la mayoría de las especies del género *Ctenosaura* es escasa, por lo que sería

recomendable continuar este tipo de estudios para conocer la viabilidad de las poblaciones de iguanas en general, bajo diferentes esquemas de modificación de hábitat y cacería.

Simulaciones numéricas. Las simulaciones mostraron que al modificar los valores de fecundidad no se altera el valor de λ para cualquier clase reproductiva, asumiendo que el reclutamiento de hembras es constante. Los resultados de las simulaciones en las entradas de crecimiento indicaron un incremento potencial en el valor de λ , lo que sugiere que se debe de garantizar el tránsito de una categoría de edad a otra. La mejor manera de lograrlo es evitando la alteración de su hábitat y delimitando zonas de protección con la finalidad de mantener los recursos necesarios para la sobrevivencia y reproducción adecuada de las iguanas.

Las simulaciones en sobrevivencia mostraron que a partir de un incremento del 25% de la sobrevivencia de cada categoría de edad, el crecimiento de la población presenta un aumento del 32%. De modo contrario, una disminución del 75% de las sobrevivencias, reduce el valor de λ , sin llegar a ser menor a la unidad, excepto en la categoría adultos 1. Estas simulaciones ponen en claro que la categoría adultos 1 es la más vulnerable al ser la que contribuye más al incremento de λ , al ser la categoría que recluta más crías.

La población de *C. oaxacana* es sensible a las alteraciones de los parámetros demográficos, principalmente a la supervivencia y en todas las categorías. Las simulaciones demuestran que la situación de la población podría tornarse crítica, si la categoría adultos 1, la más importante del sistema, sufre un

detrimento considerable ($> 75\%$). Esta situación podría existir si la destrucción del bosque seco continúa como ha venido sucediendo hasta nuestros días (Meave *et al.*, 2012).

Las categorías de juveniles y adultos 1 y su supervivencia son los que más influyen en el valor de λ . Este valor surge de una población donde las características ambientales son estables. Para evaluar el efecto real de la degradación y destrucción de hábitat sobre las tasas vitales es muy importante realizar estudios comparativos considerando la variación ambiental de donde habita la especie, así como situaciones de diversos grados de destrucción de hábitat. También es importante llevar a cabo un análisis de la dinámica transitoria de la población para medir los gradientes de selección a partir de las condiciones iniciales de la población en el tiempo (Cawell, 2007).

Conservación y manejo

La conservación y manejo sostenible de las especies requiere del desarrollo de programas que integren información sobre demografía, que permitan determinar la variabilidad temporal y ambiental a la que están sometidas y el tamaño de la población que permita considerar a una población como viable (Bierzychudek, 1982). Los estudios demográficos permiten el acceso a características poblacionales básicas, además de proveer información para el estudio de algunos aspectos de las historias de vida, aplicables para numerosas alternativas de manejo de las poblaciones para algún fin determinado. Como complemento, los análisis de perturbación (sensibilidad y elasticidad), revelan los efectos de los cambios ambientales y dan dirección las acciones de manejo.

Las observaciones realizadas durante el presente estudio y por comentarios de los pobladores de la región de Nizanda, muestran que la población de la iguana nguio no sufre de cacería, ya que se consume de manera ocasional y principalmente por adultos mayores, a diferencia de *C. pectinata*. Sin embargo, las causas probables del deterioro de la población son la pérdida de hábitat por ganadería, agricultura e incendios en mayor grado, y tala selectiva de árboles para leña y cercos, en menor medida.

Para el desarrollo de estrategias que permitan la conservación y un posible manejo de esta especie, es importante ampliar el estudio de la zona para confirmar la presencia de otras poblaciones y delimitar la distribución total de *C. oaxacana*. También es importante repetir estudios demográficos en algunas de las de las 20 poblaciones de *C. oaxacana* registradas (Köhler y Hasbün, 2001; Rioja *et al.* 2012) con diferentes características de hábitat para determinar la viabilidad de cada población e identificar las zonas y hábitats más adecuados para la conservación y manejo de la especie. Es indispensable continuar con un estudio ecológico y demográfico detallado de la población de Nizanda e incluir estudios sobre la variabilidad genética y uso del hábitat para establecer con exactitud la viabilidad de la población a largo plazo.

Posiblemente, la supervivencia de la iguana nguio se encuentra relacionada con la selección del microhábitat que le confieren los árboles que utiliza como refugios. Por tanto, es importante proponer medidas de control sobre la de tala de árboles en la zona, particularmente de las especies *Mimosa eurycarpa* y *Mimosa tenuiflora*, por lo cual se requiere un estudio de la densidad, conservación y uso de estas especies de árboles.

Para conservar globalmente las poblaciones identificadas de *C. oaxacana* deben realizarse modelos más complejos y multidisciplinarios que incluyan información de diversos aspectos como distribución, diversidad de hábitats, disponibilidad de recursos, la influencia del cambio climático, entre otros, que permitan identificar áreas prioritarias de conservación. Por ejemplo, desarrollando un estudio con base en el marco teórico de la Planeación Sistemática de la Conservación (PSC), el cual pretende representar la mayor cantidad de especies en la menor área posible para la selección y priorización de nuevas áreas de conservación. En este tipo de estudios, se hace uso de los valores subrogados, que se refieren a una entidad individual, ya sea una especie o ecotipo, siendo estos una medida que representa a la biodiversidad presente en un lugar determinado. Estos valores subrogados deben ser evaluados y cuantificados en campo mediante técnicas de monitoreo biológico o sensores de percepción remota (Margules y Pressey, 2000; Botello *et al.* 2012).

Complementando dicho estudio, podría recurrir a la aplicación de herramientas de modelado de distribución geográfica de especies y permitirán la identificación de nuevas zonas de conservación, el conocimiento sobre distribución de especies, la biogeografía y la ecología, incorporando información puntual de una especie relacionada con las variaciones ambientales. Además, se podrán generar modelos que permitan evaluar los posibles escenarios de distribuciones futuras como respuesta al cambio climático (Navarro *et al.* 2003; Illoldi-Rangel *et al.* 2004).

CONCLUSIONES

C. oaxacana presenta una talla mínima a la madurez sexual es de 11.2 cm, con aproximadamente 1.5 años de edad.

El tamaño promedio de la nidada es de 5.6 huevos por nidada.

El esfuerzo reproductivo para *C. oaxacana* se estimó de 0.34. En comparación con otras especies de iguanas, este valor es alto. La presencia de un valor de esfuerzo reproductivo alto, un evento reproductivo anual y madurez tardía son rasgos de historia de vida de *C. oaxacana* que han favorecido mantener una tasa de crecimiento estable.

La población de *C. oaxacana* en la región de Nizanda, está estructurada por individuos de 0 (5.4cm) a 5 (17.5 cm) años de edad.

La abundancia total estimada para las nueve zonas de muestreo resultó de 1967 individuos. La densidad de la población de *C. oaxacana* en la región de Nizanda resultó de 21.4 individuos/ha.

La tasa de crecimiento poblacional resultó ligeramente superior a la unidad. Sí, se llegarán a mantener las condiciones actuales, la población de *C. oaxacana* presentaría un crecimiento anual del 15%.

Es importante proteger a las categorías de adultos 1 para generar un incremento en su supervivencia y asimismo incrementar la tasa de crecimiento poblacional.

Las simulaciones indican que el proceso demográfico que más contribuye al crecimiento de la población es la supervivencia. Con base en las observaciones realizadas durante el estudio, consideramos que la posible causa del deterioro de

la población de *C. oaxacana* sería la pérdida del hábitat, debido a que entre las zonas de muestreo se registraron densidades diferentes de iguanas, que pudieran estar relacionadas con la densidad de árboles que utilizan de refugio.

LITERATURA CITADA

Aguirre-Hidalgo, V. 2002. Tamaño, estructura poblacional y algunos aspectos de historia de vida de la iguana negra *Ctenosaura pectinata*, en una población sujeta a alta incidencia de caza. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias. UNAM, México. 130 pp.

Aguirre-Hidalgo, V. y V. H. Reynoso. 2000. In the black iguana *Ctenosaura pectinata* the reproductive effort is assigned to increase both clutch size and the egg mass of its progeny. En 80th Annual Meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologist. 68 pp.

Aguirre-Hidalgo, V; C. S. Venegas-Barrera; R. Clark-Tapia and V. H. Reynoso. Patterns of reproductive trait allocation: relative clutch mass and hatchling variation in the mexican spiny-tailed iguanas *ctenosaura pectinata*. *En proceso*.

Álvarez-Icaza, P. y C. Muñoz-Piña. 2008. Instrumentos territoriales y económicos que favorecen la conservación y el uso sustentable de la biodiversidad, en Capital Natural de México: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad. CONABIO, México. vol. 3: 229-258 pp.

Andrews, R. y A. S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology*. 55:1317-1327.

Angelini, F. y G. Ghiara. 1984. Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution. *Bolletino di zoologia*. 51:1-2, 121-203.

Anta-Fonseca, S. y J. Carabias. 2008. Consecuencias de las políticas públicas en el uso de los ecosistemas y la biodiversidad, en Capital Natural de México: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad. CONABIO, México. vol. III: 87-153 pp.

Arcos, J. L., V. H. Reynoso- Rosales, G. Mendoza, F. Sánchez, L. Tarango y M. Crosby. 2005. Efecto del tipo de dieta y temperatura sobre el crecimiento y eficiencia alimenticia de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). *Revista Científica. FCV-LUZ XV*. 4:338-344.

- Badii, M.H., A. Guillen, J.L. Abreu, E. Cerna, J. Landeros y Y. Ochoa.** 2012. Absolute and relative sampling methods. *International Journal of Good Conscience*. 7(1):78-84.
- Ballinger, R. y J. Congdon.** 1981. Population ecology and life history strategy of Montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in Southeastern Arizona. *Journal of Natural History* 15:213-222.
- Balvanera, P., H.** 2009. Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos, en *Capital natural de México: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México. vol. 2:85-245 pp.
- Benton, T.G. y Grant, A.** 1999. Optimal reproductive effort in stochastic, density-dependent environments. *Evolution* 53:677-688.
- 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.
- Botello, F., V. Sánchez-Cordero, G. E. Magaña-Cota, R. Cecaíra-Ricoy, y E. Kato-Miranda.** 2012. “Prioridades e instrumentos de conservación en el estado de Guanajuato”. En: *La Biodiversidad en Guanajuato: Estudio de Estado*. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (IEE). 406-412 pp.
- Brownie, C., J.E. Hines, J.D. Nichols, K.H. Pollock y J.B. Hestbeck.** 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biometrics*. Vol. 49(4):1173-1187.
- Capital Natural de México (CNM).** 2013. Acciones estratégicas para su valoración, preservación y recuperación. CONABIO, México. www.conabio.gob.mx
- Castro-Franco, R., M. G. Bustos-Zagal y F. R. Méndez-De la Cruz.** 2011. Variation in parental investment and relative clutch mass of the spiny-tail iguana, *Ctenosaura pectinata* (Squamata: Iguanidae) in central México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:199-204.
- Caswell, H.** 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in the life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.

- Caswell, H.** 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses and their use in conservation biology. *Ecology* 81:619-627
- Caswell, H.** 2001 Matrix population models. Sunderland, Massachusetts: Sinauer. Segunda edición. 727 pp.
- Caswell, H. y T. Takada.** 2004. Elasticity analysis of density-dependent matrix population models: the invasion exponent and its substitutes. *Theoretical Population Biology* 65:401–41
- Caswell, H.** 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology Letters*. 10:1–15.
- Cody, M. L.** 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184
- Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB).** 2011. Strategic Plan for Biodiversity 2011-2020, including Aichi Biodiversity Targets, en <<http://www.cbd.int/sp/>> (consultado en octubre de 2013).
- CONABIO.** 2008-2009. Capital Natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad; Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio; Vol. III: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. www.conabio.gob.mx
- Congdon, J. D., A. E. Dunham y D. W. Tinkle.** 1982 Energy budgets and life histories of reptiles. Vol.13:233-272pp. En C. Gans (Ed). *Biology of the reptilian*. Academic Press, London and New York.
- Coti, P. y D. Ariano.** 2008. Ecology and traditional use of the Guatemalan black iguana (*Ctenosaura palearis*) in the dry forests of the Motagua Valley, Guatemala. *Iguana* 15 (3):142-149.
- Coulson, T., J. M. Gaillard y M. Festa-Bianchet.** 2005. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology*. 74:789–801.
- Cuellar, O.,** 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: With a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* Vol. 111 (2): 242-258.
- Dahlgren, J. P., y J. Ehrlén.** 2009. Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology* 97: 667-674.

- De Kroon., Van Groenendael, J. y Ehrlen, J.** 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81:607-618
- Díaz-Juárez, G.** 2008. Desarrollo de las gónadas en crías de *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Iguanidae) Aspectos histológicos y ultraestructurales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencia. UNAM, México. 79 pp.
- Dirzo, R., R. González Montagut e I.J. March.** 2009. Estado de Conservación del Capital Natural de México: Retos y perspectivas, en *Capital natural de México: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México. vol. II 805-809 pp.
- Dunham, A. E. y D. B. Miles.** 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles : The effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist*. Vol. 126(2):231-257.
- Dunham, A. E. D. B. Miles y D. N. Reznick.** 1988. Life history patterns in squamata reptiles. 442-522 pp. En *Biology of reptilia*, Vol. 16 (Gans, C. and R. B. Huey. Eds). Alan R. Liss Inc. New York.
- Fieberg, J. y S. P. Ellner.** 2001. Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters*. 4:244-266.
- Gómez-Mora, A., I. Suazo-Ortuño y J. Alvarado-Díaz.** 2012. Distribución, abundancia y uso de hábitat de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) y la iguana verde (*Iguana iguana*) en el municipio de Buenavista, Michoacán. *Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*. 14(2): 67 – 74.
- Gutsche, A. y W. J. Streich.** 2009. Demography and endangerment of the Utila Island Spiny-Tailed Iguana, *Ctenosaura bakeri*. *Journal of Herpetology*. 43(1):105-113.
- Guzmán-Villa, U. y C.R. Hasbün.** 2003. Notas sobre la alimentación de la iguanita “Nguio, enguicharrito”: *Ctenosaura quinquecarinata*, (*C. oaxacana*) en Nizanda y Niltepec, Oaxaca, México. VI Taller Sobre Iguanas de México, Programas y Memorias. México. 51-56 pp.

- Hodgson, D., S. Townley y D. McCarthy.** 2006. Robustness: Predicting the effects of life history perturbations on stage-structured population dynamics. *Theoretical Population Biology* 70: 214–224.
- IBM SPSS Statistics 19 made simple/ Colin D. Gray y Paul R. Kinnear
- Illoldi-Rangel, P., V. Sánchez-Cordero y T. Peterson.** 2004. Predicting distributions of mexican mammals using ecological niche modeling. *Journal of Mammalogy*. 85(4): 658-662.
- Iverson, J. B., S. J. Converseb, G. R. Smith y J. M. Valiulisd.** 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.
- Karasov, W. H. y R. A. Anderson.** 1984. Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology* 65(1):235-247.
- Köhler, G. W. Schroth y B. Streit.** 2000. Systematics of the *Ctenosaura* group of lizards (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 21:177-191.
- Köhler, G. W. y C. R. Hasbün.** 2001. A new species of spiny-tailed iguana from Mexico formerly referred to *Ctenosaura quinquecarinata* (Gray 1842) (Reptilia, Squamata, Iguanidae). *Senckenbergiana biologica*. 81(1/2): 257-267.
- Köhler, G. W.** 2002. *Schwarelenguane*. Herpeton Verlag Köhler im Mittelfeld. Offenbach, Germany. 142 pp.
- Koons, D. N., J. B. Grand, B. Zinner y R. F. Rockwell.** 2005. Transient population dynamics: Relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling* 185: 283–297.
- Krekorian, C. O.** 1984. Life History of the Desert Iguana, *Dipsosaurus*. *Herpetologica*. Vol. 40(4):415-424.
- Lebreton, J.D., K.P. Burnham, J. Clobert, y D.R. Anderson.** 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., R.I. Rojas González y J.J. Zúñiga Vega.** 2005. Técnicas para el Estudio de Poblaciones de Fauna Silvestre. UNAM, México. 157pp.

- López-Rojas F.A. y G. Fuentes-Mascorro.** 2007. Incubación de nidadas de iguana en dos tipos de arena y tres materiales diferentes. Memorias X Reunión Nacional sobre Iguanas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 23 al 25 de mayo. 79- 84pp.
- Macip-Ríos, R., P. Brauer-Robleda, J. J. Zúñiga-Vega y G. Casas-Andreu.** 2011. Demography of two populations of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in central Mexico. Herpetological Journal 21: 235–245
- Margules, C. R. y R. L. Pressey.** 2000. Systematic conservation planning. Nature 405:243 -253.
- Meave, J.A., M.A. Romero-Romero, S.H. Salas-Morales, E.A. Pérez-García, J.A. Gallardo-Cruz.** 2012. Diversity, threats and opportunities for tropical dry forest conservation in Oaxaca State, Mexico. Ecosistemas 21(1-2):85-100.
- Medina-Mantecon, W.** 2005. Demografía de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) de la región Nizanda-Zapote, Oaxaca y sus implicaciones en la conservación y manejo. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México. 75 pp.
- Medina-Mantecon, W. 2009.** Efectos del cambio en los parámetros demográficos en el crecimiento poblacional de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). Tesis de Maestría (Biología Ambiental). Instituto de Biología, UNAM. México. 101pp.
- Meiri, S.** 2008. Evolution and ecology of lizard body sizes. Global Ecology and Biogeography. No.17:724–734.
- Mesterton-Gibbons, M.** 1993. Why demographic elasticities sum to one: apostscrip to De Kroon et al. Ecology 74: 2467-2468.
- Metcalfe, C. J. E. y S. Pavard.** 2006. Why evolutionary biologists should be demographers. Ecology and Evolution. 22:4 205-212.
- Naulin, J.M.** 2002. A contribution of sparse matrices tools to matrix population model analysis. Mathematical Biosciences. 177 y 178: 25-38.
- Navarro, A. G., S. A. T. Peterson, Y. J. Nakazawa U. e I. Liebig-Fossas.** 2003. Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. 115-122pp. En: Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets (Eds.) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- NOM-059-SEMARNAT-2010.** Norma Oficial Mexicana 2010 Modificada. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestre. Diario Oficial de la Federación, 5 de septiembre de 2013.
- Neubert, M. G. y H. Caswell.** 2000. Density-dependent vital rates and their population dynamic consequences. *Journal of Mathematical Biology* 41:103–121
- Olsson, M. y R. Shine.** 1997. The limits to reproductive output: Offspring size versus number in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *The American Naturalist* Vol. 149(1):179-188.
- Pasachnik, S. A., C. E. Montgomery, A. Martínez, N. Belal, S. Clayson y S. Faulkner.(a)** 2012. Body size, demography, and body condition in utila spinytailed iguanas, *Ctenosaura bakeri*. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):391–398.
- Pasachnik, S. A., C. E. Montgomery, L. E. Ruyle, J. P. Corneil y E. E. Antúnez. (b)** 2012. Morphological and demographic analyses of the black-chested spiny-tailed iguana, *Ctenosaura melanosterna*, across their range: implications for population level management. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):399–406.
- Pérez-García, E. A., C. Gallardo y J. A. Meave.** 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec. Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*. 56: 19-88.
- Pérez-García, E. A., C. Gallardo y J. A. Meave.** 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33: 438-447.
- Picó, F. X.** 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*. No. 3:1-5.
- Pough, F. H., R.M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells.** 1998. *Herpetology*. Prentice-Hall, New Jersey, USA.
- Program R.** Development Core Team. 2013.
- Proaktor, G., E. J. Milner-Gulland y T. Coulson.** 2007. Age-related shapes of the cost of reproduction in vertebrates. *Biology Letters*. 3:674–677.

Radder, R. S., L. Pizzato y R. Shine. 2008. Morphological correlates of life-history variation: is lizard clutch size related to the number of germinal beds in the ovary? *Biological Journal of the Linnean Society*. 94:81–88.

Reynoso-Rosales, V.H. (2008) Ecología, evolución y biología de las iguanas. XI Reunión Nacional Sobre Iguanas. Subcomité Técnico Consultivo para la Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de las iguanas en México, Colección nacional de anfibios y reptiles, programas y resúmenes en extenso, Instituto de Biología, UNAM. 146 pp.

Rioja, T., A. Carrillo-Reyes, E. Espinoza-Medinilla y S. López-Mendoza. 2012. Basic ecology of the oaxacan spiny-tailed iguana *Ctenosaura oaxacana* (Squamata: Iguanidae), in Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. Vol. 60 (4): 1613-1619.

Robleto, J. 2010. Estado poblacional de *Ctenosaura quinquecarinata* en el refugio de Vida Silvestre Río Escalante-Chaconcete. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, Managua, Nicaragua. 56 pp.

Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez y L. López-González. 2005. Análisis comparado del esfuerzo reproductor en algunos lacertilios mexicanos de ambientes tropical y templado. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 3a época Vol. II (1):168-177.

Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall, New York, U.S.A. 537 pp.

Salvatore-Olivares, O. M. 2001. Patrones de dispersión de neonatos de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México. México D.F. 102 pp.

Sánchez C. S., A. Flores-Martínez, I.A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en Capital Natural de México: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México. vol. II 75-129 pp.

Shine, R. 1992. Relative Clutch mass and the body shape in lizard and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution*. 46:828-833.

- Shine, R.** 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36:23–46.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges.** 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10:591–597.
- Smith, G. R., y Ballinger, R. E.** 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*. United States. 1-27.
- Stearns, S. C.** 1976 Life- history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47
- Stibbin y Milligan,** 2005. Paquete popbio.
- Suárez-Domínguez, E. A., A González-Romero, J. E. Morales-Mávil y G. Aguirre-León.** 2010. Tamaño del ámbito hogareño y uso de hábitat de hembras de iguana negra (*Ctenosaura Acanthura*. Shaw, 1802). *Memorias: Manejo de Fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. 300-319 pp.
- Terán, F. M. A.** 2006. Densidad Poblacional del garrobo (*Ctenosaura similis*) en cuatro hábitats del Zamorano y su percepción por la comunidad local. Tesis de Licenciatura. Carrera De Desarrollo Socioeconómico y Ambiente. Zamorano, Honduras. 28pp.
- Tinkle, D. W.** 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*. 103-933: 501-516.
- The IUCN Red List of Threatened Species.** 2013. International Union for Conservation of Nature. 21 de septiembre de 2013.
- Tuljapurkar, S.D.,** 1985. Population dynamics in variable environments. VI. Cyclical environments. *Theoretical Population Biology*. 28:1–17.
- Valdez R., J.C. Guzmán-Aranda, F. J. Abarca y L. A. Tarango-Arámbula.** 2006. Wildlife conservation and management in Mexico. *Wildlife Society Bulletin* 34(2):270-282.
- Van Marker L. W. D. y K. B. Albers.** 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. *Copeia* 790–798.

Verwajen D. y R. Van Damme. 2007. Correlated evolution of thermal characteristics and foraging strategy in lacertid lizards. *Journal of Thermal Biology* 32:388–395.

Villanueva, N. M. J., J. Morales-Mavil, M. Garza-Castro. 2004. Patrón de actividad diaria de *Ctenosaura achantura* (Shaw, 1802) en la región de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz. Memorias de la VII Reunión Nacional Sobre Iguanas. Subcomité Técnico Consultivo para la Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de las iguanas en México. 27 al 29 de mayo. Puerto Escondido, Oaxaca.

Vitt, L. J. y H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizard. *Herpetologica* 38:237-255.

Werner, D. I. 1983. Reproduction in the iguana *Conolophus subcristatus* on Fernandina Island, Galapagos: Clutch size and migration costs. *The American naturalist*. 121-6: 757-765.

White, G. C., Burnham, K.P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46:129-139.

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.