



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DEMOGRAFÍA COMPARADA DE DOS ESPECIES DE LAGARTIJAS
DEL GÉNERO *SCELOPORUS*: INTEGRANDO LA DENSIDAD EN LA
DINÁMICA POBLACIONAL MEDIANTE UN ENFOQUE MATRICIAL**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL**

P R E S E N T A

BIOL. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por los apoyos económicos para realizar el presente estudio.

Al director de esta tesis Dr. José Jaime Zúñiga Vega, quien me ha brindado su amistad, sus conocimientos y su pasión por entender los procesos que subyacen a las relaciones entre las especies.

A los miembros del comité tutorial Dr. Oscar Alberto Flores Villela y Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz, que a lo largo de este proceso han ido aportando ideas y conocimientos para el desarrollo de esta tesis.

A los miembros del jurado Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dr. Oscar Alberto Flores Villela, Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y M. en C. Irene Pisanty Baruch; que tuvieron a bien revisar esta tesis y mejorarla sustancialmente con comentarios acertados y bien intencionados.

Al Dr. Jack W. Sites Jr. y a los curadores de las colecciones zoológicas (BYU, CAS, MVZ, UK, UNR y UU) que proporcionaron individuos para este estudio.

A mis compañeros del laboratorio especializado de ecología, especialmente a Jimena Cortés Duque, Jonathan Maceda Cruz, Claudia Molina, Fernanda Reneé Rodríguez Reyes, Yuri Gerónimo Quesnel y Mariana Romano García colegas de cuyas discusiones me he nutrido y con los cuales he podido compartir momentos muy especiales.

A mi familia, que sin ellos no sería lo que hoy soy y que son siempre un apoyo, una guía y un motivo para salir adelante.

A mis amigos, en especial a Ivan Velázquez Varela (este es un nuevo logro hermano y me da gusto vivirlo a tu lado), porque alguien tiene que aguantarme de vez en cuando. Gracias por brindarme su tiempo, su espacio y su paciencia.

A mis compañeros biólogos de quienes he recibido afecto y un sin número de lecciones, gracias Miya, Fausto, Van, Viole, Dydy, Astrid, Ivonne, Ruby, Fernando, Violeta, Fátima, Mariano, Alfonso y Deisy.

A mis coreógrafas y maestras de danza, especialmente a Christa Lledías, porque me mantienen cuerdo y me ayudan a ver el mundo con esa perspectiva tan especial.

A mis amigos los físicos, mi familia aquí en el sur, gracias César, Mena, Nila, Beto. Y a sus lindas familias que me han abierto las puertas de sus casas y me han dado su cariño, gracias familia Martínez Villegas, Nava Martínez y Castro Gutiérrez.

Finalmente a la persona que me ha cambiado la vida, que me hace sentir en un sueño y que me da su amor incondicionalmente. Sylvia, este trabajo, esta alma y esta vida, son todas para ti, porque eres más que una razón, más que un alma y más que un cuerpo, eres mi todo y por ello todo mi ser te pertenece.

A ti Syl

*Que tu luz es más fuerte
y hermosa que la de Telperion,*

Laurelin o los silmarilis

Con todo mi amor

“Yavanna, la dadora de frutos es amante de todas las cosas que crecen en la tierra y conserva en la mente todas las innumerables formas, desde los árboles como torres en los bosques antiguos hasta el musgo de las piedras o las criaturas pequeñas y secretas del moho”

J. R. R. Tolkien VALAQUENTA, El Silmarillion

Introducción	8
Métodos	11
Resultados	21
Discusión	39
Conclusiones	48
Literatura citada	49
Apéndice	54

Resumen

Los modelos demográficos básicos, que han sido empleados para el estudio de la dinámica poblacional de una gran diversidad de especies, suponen que el crecimiento poblacional es ilimitado. Sin embargo, al crecer e incrementar su densidad, las poblaciones consumen sus recursos, lo cual las lleva a competir por ellos y esto puede traer como consecuencia una modificación en las tasas vitales. Se realizó un estudio con dos especies de lagartijas simpátricas, *Sceloporus graciosus* y *Sceloporus occidentalis*. Se encontró que *S. graciosus* tiene un tamaño de puesta (TP) independiente de la talla (LHC), mientras que *S. occidentalis* presenta una relación LHC-TP positiva. *S. graciosus* presenta una dinámica poblacional densoindependiente, mientras que *S. occidentalis* presenta densodependencia intra e interespecífica, puesto que sus tasas de supervivencia estuvieron en función de la densidad de ambas especies. La estructura proyectada por el modelo densodependiente se asemeja más a la observada en campo que aquella proyectada por los modelos densoindependientes, por lo que estos últimos resultan mejores para predecir la estructura poblacional. Los resultados sugieren que ambas especies compiten y que la competencia entre ellas puede jugar un papel significativo en la estructura de la comunidad de lagartijas de la zona de estudio. Aparentemente, *S. graciosus* parece ser un mejor competidor. Se demuestra aquí que el estudio de las relaciones entre las especies permite hacer simulaciones que proyecten fluctuaciones numéricas y estructurales de las poblacionales semejantes a lo que se observa en condiciones naturales, por lo que es un medio útil para predecir el comportamiento numérico de las especies y la magnitud de las relaciones que se establecen entre las mismas.

Abstract

The basic demographic models which have been used to study the population dynamics of a wide variety of species assume that population growth is unlimited. However, when a population grows and its density increases, individuals consume the available resources, leading them to compete and causing a modification in vital rates. I conducted a study of two sympatric species of lizards, *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*, and

found that *S. graciosus* has a clutch size (TP) independent of female snout-vent length (LHC), whereas *S. occidentalis* exhibits a positive relationship between LHC and TP. *S. graciosus* has density-independent population dynamics, whereas *S. occidentalis* presents density-dependence both intra and inter-specifically, as their survival rates were a significant function of the density of both species. The projection of the population structure derived from the density-dependent model had a better fit than the density-independent model, in terms of how closely it resembled the observed population structure. Therefore, the former is better to predict the population structure than the latter. Results suggest that the two species compete and that competition between them may play a significant role in the community structure of the lizards in the study area. Apparently, *S. graciosus* is a better competitor. The study of relationships among species allows the construction of numerical simulations that project population structures and fluctuations similar to those observed in natural conditions. Density-dependent demographic modeling is a useful way to forecast the number of species and the magnitude of the relations established among them.

INTRODUCCIÓN

Los estudios demográficos permiten comprender los aspectos cuantitativos de la dinámica de las poblaciones naturales (Caswell 2001). Este tipo de información resulta fundamental para comprender procesos ecológicos (Bierzychudek 1982, Golubov *et al.* 1999) y evolutivos (Franco y Silvertown 1996, Benton y Grant 1999), así como para evaluar el estado de conservación de las poblaciones (Crouse *et al.* 1987, Contreras y Valverde 2002, Esparza-Olguín *et al.* 2002).

Los modelos demográficos básicos, que han sido empleados para el estudio de la dinámica poblacional de una gran diversidad de especies, suponen que el crecimiento poblacional es ilimitado (Sæther y Bakke 2000, Vandermeer y Goldberg 2003, Lemos-Espinal *et al.* 2005). Este supuesto está fundamentado en la necesidad de estimar parámetros demográficos bajo un escenario lo más simple posible en el que frecuentemente sólo se calculan las tasas de fecundidad, supervivencia y crecimiento en un momento determinado del tiempo en el que se supone que los recursos son ilimitados. Sin embargo, al crecer e incrementar su densidad, las poblaciones consumen sus recursos, lo cual lleva a los individuos que las componen a competir por los mismos, y esto puede traer como consecuencia la reducción en algunas tasas vitales (Caswell 2001). Estos efectos densodependientes pueden presentarse entre individuos de una misma especie o entre individuos de diferentes especies (Taniguchi y Nakano 2000, Begon *et al.* 2006).

La dinámica de las poblaciones en la naturaleza comúnmente es muy variable a través del tiempo y depende de una u otra forma de la densidad. La densidad poblacional ha sido propuesta como uno de los principales reguladores del tamaño de las poblaciones (Williams *et al.* 2002, Vandermeer y Goldberg 2003). El impacto de la densidad puede ser evaluado al estudiar la dinámica poblacional mediante la estimación y el modelaje de la relación que existe entre la variación en el tamaño y la estructura de las poblaciones y los posibles efectos que provoca dicha variación sobre las tasas vitales (DeAngelis *et al.* 1980, Tilman *et al.* 1981, Neubert y Caswell 2000). Por lo tanto, el uso de modelos básicos que son

densoindependientes e invariantes se vuelve insuficiente al tratar de modelar poblaciones en las que existen fenómenos de densodependencia, ya sea intra o interespecífica (Caswell 2001). Diversos estudios empíricos han demostrado que las poblaciones naturales muestran algún grado de denso-dependencia (Ferrer y Donazar 1996, Caswell 2001). En plantas la mayoría de las proyecciones generadas a partir de estos modelos resultan en una gráfica de crecimiento poblacional en la que se alcanza un punto máximo que se considera como una estimación de la capacidad de carga del sistema para esa especie (Alvarez-Buylla 1994, Tanner 1999, Silva-Matos *et al.* 1999). Debido a lo anterior, la aplicación de modelos que consideren los efectos de la densidad, ya sea de la misma especie o de dos o más especies que coexisten y que compiten por algún recurso, se vuelve imprescindible para entender de una manera más cercana y adecuada el comportamiento demográfico de las poblaciones naturales.

El estudio de las relaciones entre las especies permite hacer simulaciones que proyecten fluctuaciones numéricas y estructurales de las poblacionales semejantes a lo que se observa en condiciones naturales, por lo que es un medio útil para predecir el comportamiento numérico de las especies y la magnitud de las relaciones que se establecen entre las mismas. De los estudios de estas relaciones es posible plantear escenarios distintos para conocer su importancia dentro de las comunidades y las posibles repercusiones que tendría el aumento o disminución en el tamaño poblacional de cada especie (Caswell 2001).

Las lagartijas (Reptilia: Squamata) han sido empleadas como modelo en diversos estudios ecológicos debido a su abundancia, facilidad de captura, a que son organismos dominantes en las zonas en las que se encuentran y a que son conspicuos, entre otras razones (Sites *et al.* 1992, Pianka y Vitt 2003). Algunos trabajos han mostrado que existe competencia entre los distintos lacértidos insectívoros que coexisten en algún sistema y discuten acerca de los efectos que puede tener la densidad de una especie sobre las tasas vitales de otra (Schoener y Gorman 1968, Lister 1976, Huey y Pianka 1977, Dunham 1980, Cuellar 1993); sin embargo, este enfoque ha sido poco explorado y la mayoría de los estudios poblacionales con lagartijas que han tratado de proveer evidencia de competencia interespecífica, han

usado especies filogenéticamente lejanas (i.e., de diferentes géneros), mientras que el análisis de especies más cercanas (congéneres) podría mostrar de manera más clara los efectos demográficos de la densodependencia (que pueden sugerir competencia), debido a que, por ser más parecidas, tienden a exhibir requerimientos ecológicos similares (Dunham 1980).

El objetivo principal de esta investigación es analizar la dinámica poblacional de dos especies congéneres de lagartijas simpátricas comparando dos modelos demográficos diferentes: el primero de ellos densoindependiente para cada especie y el segundo densodependiente, que incluye los efectos que tiene la densidad de ambas especies sobre las tasas vitales. La predicción que subyace a este trabajo es que los resultados de los modelos en los que se toman en cuenta los fenómenos densodependientes, particularmente los tamaños y estructuras poblacionales que proyectan, serán considerablemente más cercanos a los parámetros demográficos observados en las especies estudiadas en comparación con los resultados de los análisis densoindependientes. De este modo se intenta comprobar en un sistema formado por dos especies congéneres y simpátricas la idea de que los efectos de la densidad, tanto dentro de las especies como entre las mismas, es una fuerza reguladora de la dinámica de las poblaciones de especies de lagartijas.

MÉTODOS

Especies de estudio

Sceloporus graciosus (Baird & Girard 1852)

Esta es la menor de las especies de estudio, rara vez superior a 60 mm de longitud-hocico-cloaca (LHC) y una cola de aproximadamente 1,3 veces la LHC. Presenta una coloración que va de gris a café en el dorso, generalmente con una banda de color más claro en el medio. Los machos crecen a tallas superiores que las de las hembras, pero la diferencia sexual en LHC de los individuos adultos es únicamente de entre 1 y 4 mm (Tinkle 1973). Se distribuyen de manera continua desde el norte del estado de Washington hasta el estado de California, pasando por la región de la costa pacífica de Estados Unidos de América (Burkholder y Tanner 1974). *S. graciosus* es normalmente la lagartija más frecuente en las planicies de artemisas (*Artemisa tridentata*) y también habita en bosque abierto de juníferos y pinos. Estas lagartijas presentan hábitos fosoriales y son usualmente vistas entre los arbustos bajo los que se protegen. Tienen actividad desde inicios de abril hasta finales de septiembre. La temporada reproductiva dura desde inicios de mayo hasta finales de junio o inicios de julio. En junio las hembras depositan entre 2 y 7 huevos, con un promedio de 5 en el área de estudio (Cuellar 1993). Las hembras más grandes tienden a tener puestas mayores. El tamaño promedio de los huevos es de 7.5 por 12 mm, con un peso de 0.25 gramos cuando acaban de ser puestos; son enterrados pocos centímetros en suelo suelto, generalmente en la base de algún arbusto (Goldberg 1975a). En Utah las hembras presentan una segunda puesta cerca del final de la temporada reproductiva. Los nuevos individuos eclosionan aproximadamente dos meses después de haber sido puestos los huevos, lo cual significa que aparecen a mediados de agosto pesando aproximadamente 0.5 g y midiendo 25 mm LHC. En este sitio, los machos crecen un poco más rápido que las hembras y ambos sexos maduran en alrededor de 22 meses a una talla de 50 mm LHC (Fitch 1940, Tinkle 1973). Se alimentan de escarabajos, moscas, mariposas, orugas, hormigas, arañas, avispas, garrapatas, ácaros, áfidos y alacranes, entre otros artrópodos (Withaker y Maser 1981).

Sceloporus occidentalis (Baird & Girard 1852)

Estas lagartijas crecen a una talla máxima de 88 mm LHC y su cola es de casi 1.5 veces la longitud de la LHC (Davis 1967). El dorso va de pardo a gris llegando a casi negro con manchas oscuras triangulares o concéntricas usualmente en dos líneas dorsolaterales. La coloración ventral es grisácea con puntos negros. Presentan una mancha grande y azul en cada lado del vientre y la garganta también presenta estas manchas que se unen en el medio o algunas veces son continuas (Tanner 1972). Se distribuyen de manera continua desde el suroeste de Canadá hasta el noroeste de Baja California en México, pasando por la región de la costa pacífica de Estados Unidos de América (Stebbins 1954). *S. occidentalis* habita en una gran variedad de ambientes, desde el nivel del mar hasta 2750 msnm. Normalmente hay un componente vertical en su ambiente, como peñascos, árboles, cercas, edificios viejos o pilas de leña. Viven en cañones rocosos y pendientes en áreas desérticas y boscosas. Pueden emerger de sus refugios invernales a finales de febrero y buscar un refugio a inicios de octubre (Davis y Verbeek 1972, Sheldahl y Martins 2000). Los machos emergen de la hibernación pocos días antes que las hembras. El cortejo y el apareamiento suceden desde finales de abril hasta inicios de junio. La puesta de huevos sucede entre junio y julio. Los huevos (8 por 14 mm) tienen cascarones blancos y son enterrados en suelo suelto. El tamaño de la nidada varía entre 3 y 17 huevos (normalmente ponen 8) y las hembras de mayor tamaño ponen un mayor número de huevos. Por lo general sólo se presenta una nidada por temporada reproductora. Los nuevos individuos eclosionan después de dos meses aproximadamente, midiendo alrededor de 28 mm LHC y pesando aproximadamente 0.65 g. Los individuos se reproducen por primera vez en la primavera de su segundo año a una talla que varía entre 65 y 70 mm LHC (Goldberg 1974 y 1975b). *S. occidentalis* se alimenta principalmente de insectos (especialmente de escarabajos, moscas, orugas y hormigas) y arañas (Jameson *et al.* 1980, Withaker y Maser 1981). Estas lagartijas normalmente se encuentran activas desde poco después del amanecer hasta que atardece y en noches cálidas también se les puede encontrar activas. Normalmente perchan a la luz directa del sol, pero se mueven hacia áreas sombreadas al medio día.

Ambas especies comparten área de distribución, aunque pueden habitar en altitudes distintas y por tanto es posible encontrarlas separadas en algunas áreas. En las áreas en que están presentes las dos especies tienen ciclos de actividades iguales, aunque se ha observado que los individuos de *S. graciosus* pueden tener cierta actividad en invierno si las condiciones lo permiten, ya que al ser de menor tamaño se pueden calentar lo suficiente como para estar activos (Mueller 1970). Resulta evidente que ambas especies consumen alimentos similares, aunque varía el tamaño de las presas que pueden ingerir cuando son adultos; *S. occidentalis* es la especie que puede ingerir presas más grandes por tener un mayor tamaño (Davis 1967). Emplean sitios de percha distintos ya que *S. graciosus* prefiere estar en el suelo o cerca de él, mientras que *S. occidentalis* prefiere perchar sobre árboles o peñascos (Mueller 1970, Rose 1976, Adolph 1990).

Sitio de estudio y experimento de marca y recaptura

Se utilizaron los datos de marca y recaptura de *Sceloporus graciosus* y *S. occidentalis* de las notas de campo de Orlando Cuellar (Universidad de Utah). Dichos datos corresponden a muestreos anuales realizados en las colinas del este de las montañas Deep Creek, ubicadas en el centro-oeste de Utah (Condado de Juab) en un área de 2.5 ha que se encuentran a una altitud de 1627 m. El área tiene distintos tipos de vegetación, que van desde un bosque de pino-junípero, hasta un matorral, cuyos elementos dominantes son *Sarcobatus vermiculatus*, *Artemisa tridentata*, *Tetradymia spinosa*, *Chrysithamnus nauseosus*, *C. viscidiflorus*, *Ephedra nevadensis*, *Artiplex confertifolia* y *Xantocephalum sorothrae*. La región presentó una temperatura promedio de 9.7°C y una precipitación promedio de 16.73 cc durante el periodo de estudio. Los muestreos se llevaron a cabo a mediados del mes de junio desde 1976 hasta 1986, lo cual suma 11 muestreos o 10 transiciones anuales. En los muestreos se registró el sexo, la talla (LHC) y el peso de los organismos. Se les asignó un número único para su seguimiento mediante ectomización de falanges (para conocer en mayor detalle los métodos de campo revisar Cuellar 1993).

Estimación de la probabilidad de supervivencia

Se estructuró a ambas especies en 3 categorías de talla: jóvenes (J), adultos (A1) y adultos asintóticos (A2), es decir aquellos que alcanzan la talla a la cual el crecimiento es imperceptible. En *S. graciosus* la categoría J incluye individuos de tallas (LHC) entre 35 y 52 mm, A1 entre 53 y 58 mm y A2 entre 59 y 74 mm. Para *S. occidentalis* la categoría J incluye tallas de entre 39 y 70 mm, A1 entre 71 y 78 mm y A2 entre 79 y 91 mm. Las categorías fueron definidas considerando la talla a la madurez registrada por Cuellar (1993), y también a través de un modelo de crecimiento corporal. Así, la categoría joven se considera hasta antes de alcanzar la talla a la madurez, mientras que las categorías adultas fueron separadas porque se ha observado que los adultos que no invierten recursos en su crecimiento en talla pueden destinar una mayor cantidad de recursos a la reproducción, con lo cual presentan tasas vitales distintas de los que aún crecen. Por lo tanto, el tamaño al cual se registraron tasas de crecimiento corporal iguales a cero se usó como límite entre A1 y A2. La estimación de tasas de supervivencia se hizo para cada una de estas categorías y para cada año.

De los datos obtenidos se construyeron historias de captura mediante el registro de presencias y ausencias en cada ocasión de muestreo para poder obtener estimaciones de supervivencia mediante métodos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK (White y Burnham 1999). En este programa se realizó un análisis multiestado¹, que permite incluir distintas categorías de talla (que son precisamente los estratos) dentro de un mismo modelo. Se pusieron a prueba 512 modelos densoindependientes para ambas especies, dichos modelos constituyen todas las combinaciones biológicamente posibles (ya que las retrogresiones fueron fijadas como un evento imposible) de los 3 parámetros distintos que emplea MARK para calcular los modelos multistrata: 1) la probabilidad de supervivencia (ϕ), 2) la probabilidad de reencuentro (p) y 3) la probabilidad de un

¹ En el programa, el análisis aparece en el menú como multistrata, pero por tratarse de un texto en español se emplea una traducción.

organismo de transitar de una categoría a la siguiente (ψ) (Lebreton *et al.* 1992). En los modelos densodependientes se corrieron 12 y 18 modelos para *S. graciosus* y *S. occidentalis*, respectivamente, que combinan los parámetros anteriormente descritos. MARK permite integrar el efecto de la densidad (o cualquier otra variable de interés) sobre los parámetros que estima mediante un modelo lineal. Tanto ϕ como ψ y p pueden estar en función del tiempo (t), de la categoría (g), de la densidad de ambas especies (D_{gra} = densidad de *S. graciosus*, D_{occ} = densidad de *S. occidentalis* y $D_{gra*occ}$ = interacción de la densidad de ambas especies) y de sus interacciones. Con base en el objetivo principal de este trabajo se analizó únicamente la relación de la densidad sobre el parámetro ϕ , los parámetros ψ y p fueron considerados como variables a través del tiempo y entre grupos ya que de este modo se sigue el modelo generalizado (que estima la mayor cantidad de parámetros con sentido biológico) y por tanto se incluye toda la posible variabilidad en estos dos parámetros. El número de modelos puestos a prueba es distinto para las especies, debido a que ϕ en *S. graciosus* no mostró estar asociada al número de individuos de ninguna categoría en particular, por lo que no fue necesario probar modelos que combinaran categorías. De los modelos probados se comparó el ajuste que presentaban respecto a los datos con y sin efecto de la densidad de ambas especies.

MARK identifica el mejor modelo mediante el criterio AIC de información de Akaike corregido (AICc), que es una modificación que funciona mejor para muestras pequeñas porque corrige por el tamaño de la muestra y en caso de analizar una muestra grande converge con el valor de AIC (Sugiura 1978; Hurvich y Tsai 1989, Burnham y Anderson 2002). Esta herramienta calcula la verosimilitud de cada modelo ajustado y la penaliza por el número de parámetros calculados, de tal manera que identifica el modelo más parsimonioso. En síntesis, el modelo con el mejor apoyo es aquel con el menor valor de AICc. Ahora bien, una manera de poner a prueba la importancia del efecto de algún factor (grupo, tiempo, densidad, etc.) sobre los parámetros que estima MARK es comparar el ajuste de un modelo con el efecto de interés y otro sin ese mismo efecto. Si el modelo que incluye al factor (e.g. densidad) tiene un mejor ajuste (e.g., menor valor de AICc), entonces hay evidencia de un efecto real de ese factor sobre el parámetro estimado. Si la diferencia

en AICc ($\Delta AICc$) entre dos modelos es mayor a 2, existe evidencia de una diferencia real entre esos dos modelos (Johnson y Omland 2004). Este enfoque se usó aquí para determinar el efecto de las densidades de ambas especies sobre sus tasas de supervivencia.

De cada uno de los modelos que se pusieron a prueba, se pueden obtener parámetros de supervivencia para cada categoría y cada transición. Sin embargo, MARK también calcula el peso relativo que tiene cada modelo en los datos (AICc W) y con base en estos pesos relativos MARK puede calcular promedios ponderados de los parámetros de interés (Burnham y Anderson 2002). Estos parámetros son más confiables que si se derivaran solamente de uno de los modelos ajustados, simplemente porque toman en cuenta la incertidumbre inherente a un proceso de selección de modelos biológicos (Johnson y Omland 2004).

Estimación de la fecundidad

Se revisaron ejemplares pertenecientes a ambas especies depositados en distintas colecciones (Apéndice 1), que hubiesen sido colectados en zonas cercanas al área de estudio que fueran ambientalmente similares. Estos ejemplares fueron disecados y se contó el número de huevos presentes en ambos oviductos. En total se disecaron 68 hembras de *S. graciosus* y 24 de *S. occidentalis*, de las cuales 34 y 15, respectivamente, estaban grávidas y fueron empleadas para la obtención de la fecundidad por hembra. Con estos datos se obtuvo la relación entre LHC y el tamaño de puesta, a partir de la cual se estimó un promedio para las categorías A1 y A2.

En las matrices de transición poblacional (Caswell 2001) la fecundidad (F) implica la contribución que hacen los organismos adultos a la primera categoría, que en este caso no son huevos, sino jóvenes. Por esta razón, para estimar el número promedio de jóvenes que producen las hembras adultas de un determinado año al siguiente fue necesario considerar el éxito de eclosión, la probabilidad de que los que recién eclosionados sobrevivan su

primer invierno y el número de jóvenes y hembras reproductivas observados cada año. Para integrar los elementos anteriores se empleó la siguiente ecuación:

$$F = \frac{J_{eAi} * \left(\frac{N_{Jot+1}}{J_e} \right)}{N_{hAi_t}} \times \frac{1}{2}$$

donde F es el parámetro que entrará a la matriz y está en función de: J_{eAi} que es el número de jóvenes que se espera produzcan las hembras de la categoría Ai ; N_{Jot+1} que es el número de jóvenes observados en el muestreo siguiente; J_e que es el número total de individuos de la categoría J que se esperan; y finalmente N_{hAi_t} que es el número de hembras de la categoría Ai presentes en el tiempo t . Esto debe ser multiplicado por $1/2$, debido a que se ha sugerido que en los análisis demográficos únicamente se considere a las hembras, ya que son éstas las que dejarán descendencia. Para ello se supone una proporción sexual 1:1.

Modelos densoindependientes

A partir de las estimaciones de supervivencia y fecundidad se construyeron matrices de proyección poblacional para cada transición anual (Caswell 2001). Una matriz de Lefkovitch (1965) incorpora las contribuciones que hacen los organismos en la categoría j (columnas) al tiempo t a la categoría i (renglones) al tiempo $t+1$ ($A = a_{ij}$). Se construye situando las tasas vitales de la forma siguiente: en el primer renglón se insertan las fecundidades (entradas F en la fig. 1), en la diagonal principal la permanencia de las categorías (entradas P en la fig. 1) y en las subdiagonales el crecimiento o contribuciones de una categoría a alguna superior (entradas G en la fig. 1). En el modelo, los elementos supradiagonales pueden contener retrogresiones, sin embargo por la naturaleza de las especies de estudio, este evento no puede ocurrir. A partir de estas matrices se obtuvo la tasa finita de crecimiento (λ , estimada como el valor propio dominante de la matriz), la estructura estable por edades (w , vector propio derecho asociado al valor propio dominante) y el valor reproductivo de cada categoría (v , vector propio izquierdo asociado al valor propio dominante). Estos modelos pueden proyectar el comportamiento de la población en

condiciones ideales al multiplicar a la matriz por un vector de densidad. De este modo, el tamaño y la estructura de la población al tiempo $t+1$ (n_{t+1}) puede estimarse con base en la matriz de transición (A) y el vector que representa la estructura de la población al tiempo t (n_t), de la siguiente manera:

$$n_{t+1} = An_t$$

Esta proyección no considera la existencia de recursos limitantes, y supone que los parámetros que la conforman permanecen constantes a través del tiempo, por lo que no existe dependencia de ningún factor que no haya operado ya sobre la población, por lo que las poblaciones que presentan valores de λ mayores a 1 aparentemente tienen potencial de crecimiento y las que presentan valores de λ menores que 1 tienen una tendencia numérica negativa.

$$\begin{bmatrix} P_J & F_{A1} & F_{A2} \\ G_J & P_{A1} & 0 \\ G_J & G_{A1} & P_{A2} \end{bmatrix}$$

Fig. 1. Estructura básica de una matriz de transición donde se especifican las entradas. P indica permanencia de individuos en una misma categoría de un periodo al siguiente, G representa el crecimiento de los individuos de una categoría a otra y F la fecundidad o contribución de las categorías adultas a la primer categoría. J indica la categoría joven, $A1$ representa a la primer categoría adulta y $A2$ a la segunda categoría adulta.

Incorporación de la densodependencia a los modelos de proyección demográfica.

Se identificó a las relaciones densodependientes mediante correlaciones de Pearson entre el número de individuos de ambas especies y sus tasas vitales (tasas de supervivencia, crecimiento y permanencia) empleando el programa Statistica (StatSoft). Todas las tasas fueron transformadas al arcoseno de la raíz cuadrada de acuerdo a lo propuesto por Zar (1999). Una vez identificadas las relaciones significativas se les ajustaron diferentes modelos a través de técnicas de regresión no lineal. El criterio de selección consistió en probar cinco tipos distintos de regresión (lineal, exponencial, logística, potencial y

polinómica), y se seleccionó aquella con la mayor R^2 . De este proceso fue posible derivar las funciones que explicaron la relación de la densidad con los parámetros componentes de la supervivencia (crecimiento y permanencia).

Se incorporaron las funciones seleccionadas a la matriz promedio (construida simplemente a través de la media aritmética de todas las entradas de todos los años; Lemos-Espinal *et al.* 2005) en las entradas correspondientes (e.g., si la permanencia de las crías estuvo afectada por la densidad, la ecuación correspondiente se colocó en la entrada que denota justamente esta tasa vital; Fig. 2). Debido a que el crecimiento puede ser de una categoría a su inmediata siguiente o a una superior (e. g., crecer de J a A1 o de J a A2) fue necesario determinar a cual estaba afectando para integrar la función en la entrada de la matriz correspondiente. Estas funciones dependen del modelo de regresión que ajustó mejor a los datos y están formadas por elementos β , x y un intercepto; que denotan la relación entre la densidad (x) y cómo influye ésta sobre la probabilidad de supervivencia (los elementos β indican la forma, dirección e intensidad del efecto). Estas matrices densodependientes (denotadas por A_d) fueron proyectadas para conocer la estructura poblacional promedio que se obtenía después de 100 generaciones, de la siguiente manera:

$$n_{t+1} = A_d n_t$$

Las principales diferencias entre esta proyección y la anterior densoindependiente son: 1) que la matriz A_d está en función de la densidad de ambas especies (de los vectores n_t) y 2) que estas matrices incluyen los efectos de ambas especies sobre sus dinámicas poblacionales (fig 2).

$$\begin{bmatrix} P_J & F_{A1} & F_{A2} \\ G_J & P_{A1} & 0 \\ G_J & G_{A1} = \beta_0 x^2 + \beta_1 x * \text{int} & P_{A2} \end{bmatrix}$$

Fig. 2. Estructura básica de una matriz de transición densodependiente donde se especifican las entradas. P indica permanencia de individuos en una misma categoría de un periodo al siguiente, G representa el

crecimiento de los individuos de una categoría a otra y F la fecundidad o contribución de las categorías adultas a la primer categoría. J indica la categoría joven, $A1$ representa la primer categoría adulta y $A2$ a la segunda categoría adulta. β indica la magnitud y dirección de la relación que guarda la densidad con la probabilidad de supervivencia en su totalidad o sus partes componentes.

En los casos en los que se incorporó el efecto de la densidad de una especie sobre la otra se simuló que la densidad de la especie que afecta a la otra fluctuaba al azar, ya que no se encontró el factor que explicara los cambios en la densidad poblacional. Para este efecto se generó una secuencia pseudoaleatoria generada en el programa Excel a partir de los vectores observados durante el estudio.

La estructura poblacional proyectada (proporción de individuos en cada categoría) por los modelos densoindependientes (vector w) y densodependientes fueron comparadas entre sí y con a estructura poblacional promedio observada para los años de estudio a través de pruebas de χ^2 . La predicción central era que un modelo densodependiente representará mejor a la realidad y, por lo tanto, su proyección se acercará más a la estructura demográfica observada.

RESULTADOS

Estimación de la supervivencia densoindependiente

De entre los distintos modelos densoindependientes que fueron puestos a prueba en el programa MARK, fue posible identificar los mejores para el cálculo de la probabilidad de supervivencia a través del AICc y de sus respectivos AICc W. Para ambas especies se presentan los cinco mejores modelos que tienen pesos diferentes de cero (≥ 0.0001) (Tabla 1). En *S. graciosus* los cuatro modelos con mejor soporte son muy similares entre sí en términos de su AICc (presentan un valor de ΔAICc menor a 2), y exhiben 36.23%, 26.19%, 18.63 y 16.63% de peso relativo, respectivamente (Tabla 1). Por otra parte, *S. occidentalis* presenta un modelo que es mejor y distinto de los demás (el segundo mejor modelo tiene un ΔAICc con respecto al primero mayor a 2) y que tiene un apoyo relativo del 74.1%, que sumado al segundo mejor modelo, que tiene el 24.14%, acumula casi el 100% del ajuste en los datos (Tabla 1). Para ambas especies el mejor modelo indica que la probabilidad de supervivencia (ϕ) fue constante para las categorías J y A2, mientras que para la categoría A1 varió a través del tiempo. La probabilidad de transitar de una categoría a otra fue constante para el crecimiento de J a A1 y de A1 a A2 mientras que la progresión de J a A2 fue diferente a través del tiempo. Los mejores modelos en ambas especies difieren sólo en el parámetro P , que en *S. graciosus* fue grupal y en *S. occidentalis* fue constante en los jóvenes y temporal para A1 y A2 (Tabla 1).

Tabla 1. Modelos densoindependientes para las dos especies estudiadas. Se presentan los modelos con AICc $W > 0$. ϕ indica la probabilidad de supervivencia, P la probabilidad de encuentro y ψ la probabilidad de transitar de una categoría a otra. Los tres parámetros pueden ser constantes (\cdot), variar a través del tiempo (t), o bien por cada grupo (g). Se presentan los valores de AICc, la diferencia entre modelos ($\Delta AICc$) y el peso de cada modelo de acuerdo al soporte que tiene.

Modelo			AICc	$\Delta AICc$	AICc W
<i>Sceloporus graciosus</i>					
ϕ [J(.)A1(t)A2(.)]	$P(g)$	Ψ [J-A1(.)J-A2(t)A1-A2(.)]	1107.923	0	0.36234
ϕ (g)	$P(g)$	Ψ [J-A1(t)J-A2(t)A1-A2(t)]	1108.572	0.650	0.26186
ϕ [J(.)A1(.)A2(t)]	$P(g)$	Ψ [J-A1(.)J-A2(t)A1-A2(.)]	1109.253	1.331	0.18628
ϕ (g)	$P(g)$	Ψ [J-A1(t)J-A2(t)A1-A2(.)]	1109.480	1.557	0.16633
ϕ [J(.)A1(.)A2(t)]	$P(g)$	Ψ [J-A1(t)J-A2(.)A1-A2(.)]	1113.420	5.498	0.02319
<i>Sceloporus occidentalis</i>					
ϕ [J(.)A1(t)A2(.)]	P [J(.)A1(t)A2(t)]	Ψ [J-A1(.)J-A2(t)A1-A2(.)]	412.137	0	0.74098
ϕ [J(.)A1(t)A2(t)]	$P(g)$	Ψ [J-A1(t)J-A2(t)A1-A2(.)]	414.381	2.243	0.24137
ϕ [J(t)A1(.)A2(t)]	P [J(t)A1(.)A2(.)]	Ψ [J-A1(t)J-A2(.)A1-A2(t)]	420.623	8.486	0.01064
ϕ [J(t)A1(t)A2(.)]	P [J(.)A1(.)A2(t)]	Ψ [J-A1(t)J-A2(.)A1-A2(.)]	421.683	9.546	0.00626
ϕ [J(.)A1(t)A2(.)]	$P(g)$	Ψ [J-A1(t)J-A2(t)A1-A2(.)]	426.155	14.018	0.00067

Estimación de la supervivencia densodependiente

Del ajuste de modelos en los cuales el parámetro ϕ depende de la densidad de las diferentes categorías de ambas especies (modelos densodependientes) se encontró que *S. graciosus* tiene una relación positiva (estimado β positivo) con el número total de individuos de *S. occidentalis* (Tablas 2 y 3). Este modelo fue mucho más verosímil que el siguiente con mayor soporte, en el que la ϕ de *S. graciosus* depende de la densidad de únicamente los jóvenes de esta misma especie ($\Delta\text{AICc} = 5.549$). Debido a que no se encontraron relaciones negativas entre la densidad de *S. graciosus* y la de *S. occidentalis* (i.e., el estimado β es positivo; Tabla 3) y a que no se detectó un efecto del número de individuos de *S. graciosus* sobre su propia supervivencia (i.e., el primer modelo que incluye la densidad de jóvenes de *S. graciosus* tiene un peso de sólo 0.056; Tabla 2), se supuso que la mortalidad de esta especie es densoindependiente y, por lo tanto, no se construyó una matriz demográfica densodependiente para esta especie.

Para *S. occidentalis* se identificó como el mejor modelo a aquel que incorpora el efecto de la densidad de la categoría joven de ambas especies sobre la tasa de supervivencia, seguido del modelo que incluye el efecto de la suma de las categorías J y A2 también de ambas especies (Tabla 2). Sin embargo, de acuerdo con la diferencia entre sus AICc ($\Delta\text{AICc} = 2.529$), hay evidencia de una diferencia real en el ajuste de estos modelos a los datos de marca y recaptura. De acuerdo con el primer modelo se encontraron relaciones negativas entre la densidad de la categoría J de *S. graciosus* sobre todas las categorías de *S. occidentalis*, mientras que la densidad de la categoría J de *S. occidentalis* mantiene relaciones positivas con la probabilidad de supervivencia de las categorías J y A2, y una asociación negativa con la categoría A1 de esta misma especie (estimaciones β ; Tabla 3).

En las estimaciones de supervivencia densoindependiente para *S. graciosus* se observa que la categoría J presenta una sola probabilidad de supervivencia (0.467). La categoría A1 varía a lo largo del tiempo y presenta su mayor valor en la transición 1983-1984 (0.655) y su valor menor en las transiciones 1980-1981 y 1984-1985 (0.312). Para la categoría A2 se

observa que el valor mayor se da en la transición de 1978-1979 (0.491) y el menor se da en la transición 1980-1981 (0.378; Tabla4). En el modelo densodependiente se observa que casi todas las probabilidades de supervivencia son iguales entre categorías pero varían por cada transición, alcanzando su mayor valor en la transición de 1976-1977 (0.789). En *S. occidentalis* el modelo densoindependiente muestra valores poco variables para la categoría J que van desde 0.496 a 0.509, mientras que la categoría A1 fue muy variable y presentó un valor mínimo de 0.004 en las transiciones 1979-1980 y 1985-1986 y un valor máximo de 0.827 en la transición 1980-1981. Finalmente la categoría A2 presenta un valor de supervivencia mínimo de 0.311 en la transición de 1983-1984 y un valor máximo de 0.483 para la transición de 1976-1977. En los modelos que integran los efectos de la densidad se observan variaciones entre categorías y entre años, para la categoría J el valor mínimo fue de 0.072 y se presenta en la transición 1980-1981 y máximo de 0.827 en la transición 1977-1978. La categoría A1 presenta un valor mínimo de 0.226 en la transición 1978-1979 y un valor máximo 0.845 en la transición 1984-1985. Finalmente la categoría A2 presenta un valor mínimo de 0.105 en la transición 1984-1985 y un valor máximo de 0.769 en la transición 1978-1979.

Tabla 2. Modelos densodependientes para las dos especies estudiadas. Se presentan los modelos con AICc $W > 0$. ϕ indica la probabilidad de supervivencia, P la probabilidad de encuentro y ψ la probabilidad de transitar de una categoría a otra. ϕ puede estar en función de la densidad de ambas especies (D_{gra} = densidad de *S. graciosus*, D_{occ} = densidad de *S. occidentalis* y $D_{gra*occ}$ = interacción de la densidad de ambas especies) y de sus interacciones, mientras que ψ y p están en función del tiempo (t) y de la categoría (g). Se presentan los valores de AICc, la diferencia entre modelos ($\Delta AICc$) y el peso de cada modelo de acuerdo al soporte que tiene (AICc W).

Modelo			AICc	$\Delta AICc$	AICc W
<i>Sceloporus graciosus</i>					
$\phi (D_{occ})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	1114.480	0	0.90299
$\phi (DJ_{gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	1120.029	5.549	0.05633
$\phi (DA2_{occ})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	1122.074	7.594	0.02026
$\phi (DA1+A2_{occ})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	1132.085	17.606	0.00014
$\phi (DA1_{gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	1137.194	22.714	0.00001
<i>Sceloporus occidentalis</i>					
$\phi (DJ_{occ*gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	424.030	0	0.68671
$\phi (DJ+A2_{occ*gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	426.559	2.529	0.19388
$\phi (DA2_{occ*gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	428.628	4.598	0.06891
$\phi (DJ_{occ})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	429.524	5.495	0.04402
$\phi (D_{occ*gra})$	$P(g*t)$	$\psi(g*t)$	433.833	9.803	0.00511

Tabla 3. Coeficientes de regresión (estimaciones β) de los modelos densodependientes. Se presentan los β de los mejores modelos densodependientes para cada especie, donde ϕ es el estimado de supervivencia, D indica la densidad, *occ* la especie *Sceloporus occidentalis*, *gra* la especie *Sceloporus graciosus* y se indican también las categorías J (jóvenes), A1 (adultos 1) y A2 (adultos2).

Especie y modelo con mejor ajuste	Relación de ϕ con la densidad	Estimado β	Error estándar
<i>Sceloporus graciosus</i> ϕ (D_{occ})	D_{occ} sobre ϕ J_{gra}	0.0101072	0.0160549
	D_{occ} sobre ϕ $A1_{gra}$	0.0258148	0.023952
	D_{occ} sobre ϕ $A2_{gra}$	0.0344456	0.0143356
<i>Sceloporus occidentalis</i> ϕ ($DJ_{occ*gra}$)	DJ_{occ} sobre ϕ J_{occ}	0.0626664	0.0855601
	DJ_{gra} sobre ϕ J_{occ}	-0.1207552	0.0470211
	DJ_{occ} sobre ϕ $A1_{occ}$	-0.144474	0.127751
	DJ_{gra} sobre ϕ $A1_{occ}$	-0.0362714	0.0469854
	DJ_{occ} sobre ϕ $A2_{occ}$	0.2204686	0.0938547
	DJ_{gra} sobre ϕ $A2_{occ}$	-0.0105191	0.0408278

Tabla 4. Estimaciones de supervivencia (ϕ) de los distintos modelos. Se presenta la especie, el periodo de transición, el modelo densoindependiente (*DI*), el modelo densodependiente (*DD*) y la categoría a la que corresponden las estimaciones de supervivencia (J = jóvenes, A1 = adultos 1 y A2 = adultos 2).

Transición	<i>Sceloporus graciosus</i>						<i>Sceloporus occidentalis</i>					
	DI			DD			DI			DD		
	J	A1	A2	J	A1	A2	J	A1	A2	J	A1	A2
1976-77	0.46	0.51	0.43	0.78	0.78	0.78	0.50	0.38	0.48	0.40	0.42	0.57
	7	4	6	9	9	9	1	2	3	4	1	0
1977-78	0.46	0.44	0.41	0.36	0.36	0.36	0.50	0.49	0.40	0.76	0.50	0.69
	7	6	9	7	7	7	6	3	3	8	2	0
1978-79	0.46	0.63	0.49	0.59	0.59	0.58	0.49	0.00	0.33	0.31	0.28	0.76
	7	2	1	0	0	9	6	5	3	1	5	0
1979-80	0.46	0.49	0.41	0.54	0.54	0.54	0.50	0.00	0.35	0.61	0.68	0.19
	7	1	9	4	4	4	9	4	3	6	9	9
1980-81	0.46	0.31	0.37	0.28	0.28	0.28	0.49	0.82	0.39	0.11	0.46	0.20
	7	2	8	1	1	0	6	7	5	7	7	8
1981-82	0.46	0.42	0.42	0.41	0.41	0.41	0.49	0.48	0.46	0.53	0.61	0.36
	7	6	6	6	6	6	9	2	3	1	3	4
1982-83	0.46	0.47	0.42	0.40	0.40	0.40	0.50	0.91	0.36	0.55	0.66	0.28
	7	5	8	6	6	6	1	3	1	7	9	7
1983-84	0.46	0.65	0.41	0.45	0.45	0.45	0.50	0.22	0.31	0.78	0.77	0.22
	7	5	0	1	1	1	3	0	1	2	1	7
1984-85	0.46	0.31	0.40	0.32	0.32	0.32	0.50	0.69	0.38	0.56	0.78	0.16
	7	2	3	7	7	7	4	5	0	4	7	4
1985-86	0.46	0.40	0.45	0.57	0.57	0.57	0.50	0.00	0.45	0.67	0.47	0.64
	7	8	6	5	5	5	7	4	8	4	1	4

Estimaciones de fecundidad

Para *S. graciosus* no se encontró una relación significativa entre la talla de las hembras y el tamaño de puesta ($TC = 0.279LHC - 11.57$, $P= 0.816315$; Fig. 3a). Se estimó entonces un promedio de 5.6 huevos por hembra por cada evento reproductivo. Esta estimación fue la que se utilizó en la fórmula que se describió con anterioridad para calcular el parámetro F de las matrices de proyección poblacional. En el caso de *S. occidentalis* se encontró una relación positiva entre la talla de la hembra y el número de huevos puestos, la cual tampoco es significativa ($TC = -0.024LHC + 7.103$, $P= 0.147497$; Fig. 3b), sin embargo al observarse una tendencia en los datos se empleó esta ecuación para calcular el parámetro F.

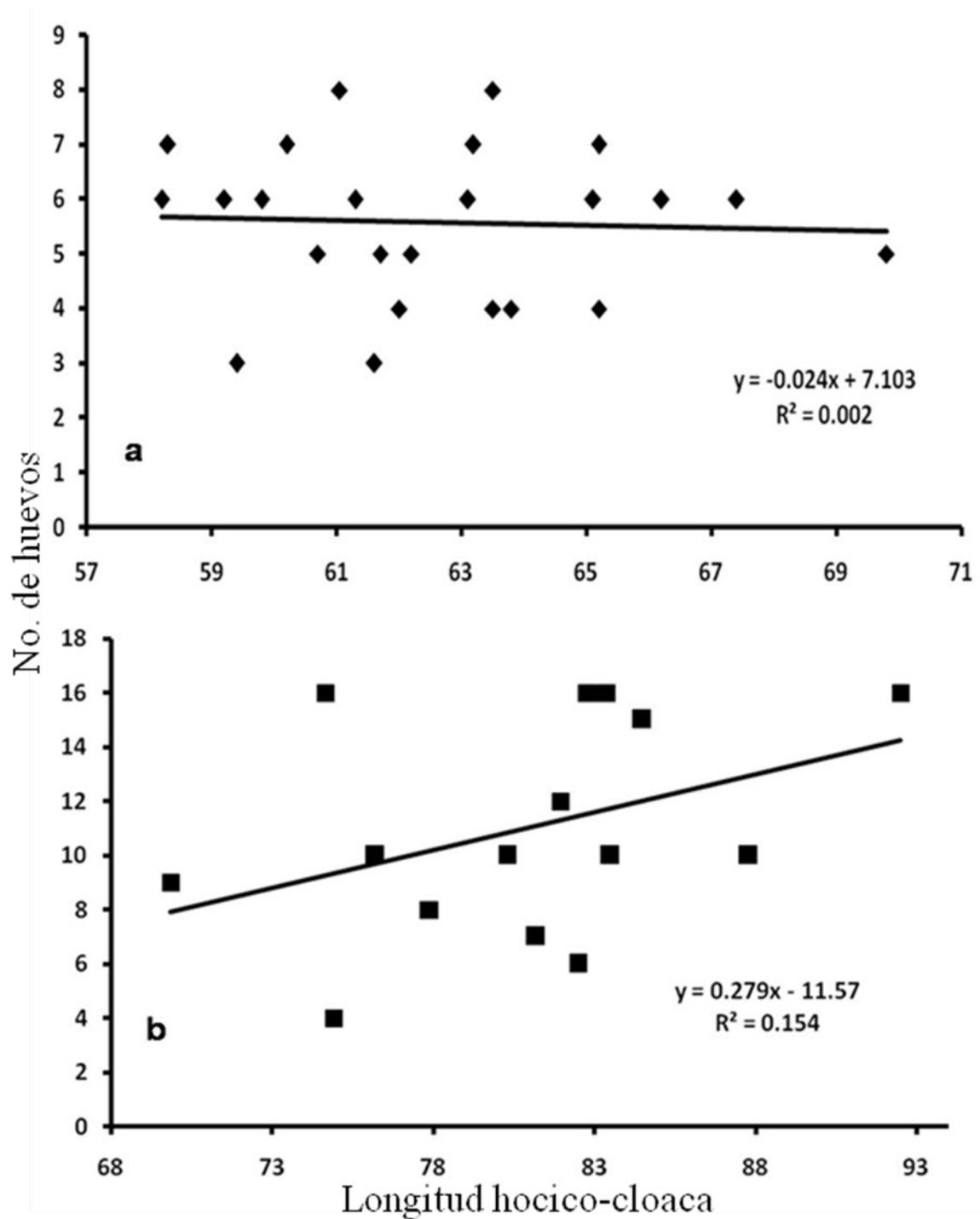


Fig. 3. Relación LHC-tamaño de camada en ambas especies. Se presenta la LHC en mm en el eje x y el número de huevos en el eje y. En la esquina inferior derecha se presenta la función que describe la asociación entre ambas variables y el valor de R^2 .

Análisis matriciales densoindependientes

Sceloporus graciosus

En los análisis densoindependientes se observa que ocho de las diez matrices de transición que se muestran en la tabla 5 presentan valores de λ mayores a 1, aunque de todos ellos, únicamente el que corresponde a la transición 1984-1985 es estadísticamente distinta y mayor que 1 (1.373 ± 0.268 ; Tabla 5). Esto indica que para este periodo la población tiene la potencialidad de crecer. Por otra parte se observan dos matrices de transición que presentan valores de λ menores que uno, pero ninguno es estadísticamente distinto de uno. Finalmente, la matriz promedio presenta una λ mayor que uno, pero tampoco es estadísticamente distinta de uno (1.126 ± 0.269). Respecto a la estructura estable por categorías que presenta la matriz promedio (vector w) es posible decir que, de encontrarse en estabilidad demográfica, la mayor parte de la población consistiría de individuos de la categoría J (59.8%), seguido de A2 con 26.2% y finalmente de A1 con 14.0%. El mayor valor reproductivo, en la mayoría de las matrices de transición anual se observó en los adultos 1. Lo cual también se ve reflejado en la matriz promedio, donde esta categoría mostró el mayor valor reproductivo (42.3%), seguido de A1 con 40.6% y de J con 17.1 % (Tabla 5).

Sceloporus occidentalis

Ocho de las diez matrices de transición anual presentan valores de λ menores a 1, pero ninguno es estadísticamente distinto de 1 (Tabla 6). Por otra parte se observan dos matrices de transición que presentan valores de λ mayores que uno y la correspondiente al periodo 1984-1985 es estadísticamente distinta y mayor que uno (1.427 ± 0.332). La matriz promedio presenta una λ menor que uno, aunque tampoco es estadísticamente distinta de uno (0.937 ± 0.351). La estructura estable que proyecta la matriz promedio indica que se espera que, en condiciones de estabilidad demográfica, la población esté compuesta de 56.3% individuos de la categoría J, 13.2% de A1 y 30.5% de A2. El mayor valor reproductivo se observó en los adultos 2 (en 6 transiciones anuales), aunque la categoría A1 tuvo un mayor valor reproductivo en las otras transiciones. En la matriz promedio el mayor

valor reproductivo lo presentan los individuos de la categoría A2 (42.4%), seguidos de la categoría A1 con 37.8% y finalmente el menor valor reproductivo lo presentan los jóvenes con 19.8% (Tabla 6).

Tabla 5. Matrices de transición densoindependientes para *S. graciosus*. λ = tasa finita de crecimiento, w = estructura estable por edades y v =valor reproductivo.

Periodo	Matriz de transición	λ	w	v
1976-77	0	0.997 ± 0.302	53.0%	19.4%
	1.125			
	1.125		20.7%	41.8%
	0.389			
	0		26.3%	38.8%
	0			
	0.078			
	0.514			
	0.436			
1977-78	0	1.044 ± 0.279	56.6%	18.4%
	1.364			
	1.364		23.6%	41.4%
	0.374			
	0.149		19.7%	40.2%
	0			
	0.093			
	0.298			
	0.419			

1978-79	0	1.099 ± 0.300	54.8%	17.4%
	1.333			
	1.333		13.2%	44.4%
	0.208			
	0.237		32.0%	38.2%
	0			
	0.260			
	0.395			
	0.491			
1979-80	0	1.183 ± 0.252	60.9%	16.6%
	1.846			
	1.846		19.2%	43.1%
	0.311			
	0.196		19.8%	40.2%
	0			
	0.156			
	0.295			
	0.419			

1980-81	0.058	1.093 ± 0.252	65.1%	16.2%
	1.929			
	1.929			
			24.3%	40.0%
	0.292			
	0.312		10.6%	43.7%
	0			
	0.117			
	0			
	0.378			
1981-82	0	1.222 ± 0.256	63.0%	16.0%
	2.083			
	2.083			
			12.2%	42.0%
	0.187			
	0.256		24.8%	42.0%
	0			
	0.280			
	0.170			
	0.426			

1982-83	0	0.917 ± 0.338	50.3%	20.4%	
	0.929				
	0.929			17.1%	40.8%
	0.311				
	0			32.6%	38.8%
	0				
	0.156				
	0.475				
	0.428				
1983-84	0	1.165 ± 0.294	60.3%	15.9%	
	1.769				
	1.769			7.4%	46.9%
	0.117				
	0.218			32.3%	37.2%
	0				
	0.350				
	0.436				
	0.410				

1984-85	0	1.373 ± 0.268	67.7%	14.9%
	2.875			
	2.875			
			2.9%	41.1%
	0.058			
	0		29.4%	44.0%
	0			
	0.409			
	0.312			
	0.403			
1985-86	0	1.062 ± 0.349	56.6%	18.3%
	1.385			
	1.385			
			3.6%	39.9%
	0.067			
	0		39.8%	41.8%
	0			
	0.400			
	0.408			
	0.456			

Matriz	0.006	1.126 ± 0.269	59.8%	17.1%
promedio	1.664			
	1.664		14.0%	42.3%
	0.231			
	0.137		26.3%	40.6%
	0			
	0.230			
	0.330			
	0.427			

Tabla 6. Matrices de transición densoindependientes para *S. occidentalis*. λ = tasa finita de crecimiento, w = estructura estable por edades y v =valor reproductivo.

Periodo	Matriz de transición	λ	w	v	
1976-77	0.072	0.896 ± 0.326	52.9%	18.2%	
	0.861				
	1.066		32.2%	34.9%	
	0.429				
	0.191		14.9%	46.9%	
	0				
	0				
	0.191				
0.483					
1977-78	0.127	0.791 ± 0.408	48.3%	22.2%	
	0.530				
	0.676		19.3%	39.0%	
	0.316				
	0		32.4%	38.7%	
	0				
	0.063				
	0.493				
0.403					

1978-79	0	0.642 ± 0.797	38.4%	36.1%	
	0.299				
	0.400			0.0%	17.1%
	0				
	0.001			61.6%	46.8%
	0				
	0.496				
	0.004				
	0.333				
1979-80	0	0.958 ± 0.351	58.2%	21.9%	
	1.204				
	1.389			12.4%	27.7%
	0.204				
	0.001			29.4%	50.3%
	0				
	0.305				
	0.003				
	0.353				

1980-81	0.248	0.879 ± 0.355	66.1%	14.0%
	1.082			
	1.230		0.0%	50.6%
	0			
	0.001		33.9%	35.5%
	0			
	0.248			
	0.827			
	0.395			
1981-82	0.125	0.910 ± 0.330	53.6%	18.5%
	0.864			
	1.034		34.1%	38.8%
	0.375			
	0.321		12.2%	42.7%
	0			
	0			
	0.161			
	0.463			

1982-83	0.251	0.955 ± 0.346	43.8%	20.3%
	0.507			
	0.658			
			40.6%	57.1%
	0.251			
	0.685		15.6%	22.5%
	0			
	0			
	0.228			
	0.361			
1983-84	0	0.633 ± 0.578	40.8%	28.4%
	0.372			
	0.461			
			16.2%	30.9%
	0.251			
	0		43.0%	40.7%
	0			
	0.251			
	0.220			
	0.311			

1984-85	0	1.427 ± 0.332	67.5%	14.3%
	2.577			
	2.961		0.0%	45.4%
	0			
	0.001		32.5%	40.3%
	0			
	0.504			
	0.695			
	0.380			
1985-86	0	1.145 ± 0.364	59.5%	21.5%
	1.259			
	1.747		5.3%	23.8%
	0.101			
	0.001		35.2%	54.7%
	0			
	0.406			
	0.003			
	0.458			

Matriz	0.082	0.937 ± 0.351	56.3%	19.8%
promedio	0.955			
	1.162		13.3%	37.8%
	0.193			
	0.120		30.5%	42.4%
	0			
	0.227			
	0.282			
	0.394			

Análisis matriciales densodependientes

Debido a que para el caso de *S. graciosus* únicamente se detectaron relaciones positivas entre la densidad de ambas especies y sus tasas de supervivencia, se infirió que esta especie es regulada por factores independientes de la densidad. Por lo tanto, no se construyó un modelo densodependiente.

Sin embargo, para el caso de *S. occidentalis* los resultados demuestran un fuerte efecto de la densidad sobre la dinámica poblacional y, consecuentemente, se procedió entonces a modelarla mediante un modelo matricial densodependiente. Diferentes tipos de función describieron las distintas relaciones entre la probabilidad de supervivencia y la densidad (Fig. 4). Debido a que las relaciones entre las tasas vitales y la densidad pueden ser tanto positivas como negativas y a que estos dos tipos de relaciones pueden actuar de manera simultánea sobre las poblaciones, en la matriz densodependiente se incorporaron ambos tipos de relaciones.

El crecimiento de los jóvenes de *S. occidentalis* se vio influido negativamente y de manera lineal por la densidad de los jóvenes de *S. graciosus* (Fig. 4a). La permanencia de los adultos 2 de *S. occidentalis* tuvo una relación lineal positiva con la densidad de jóvenes y adultos 2 de esta misma especie (por lo que no se puede considerar un efecto densodependiente, sin embargo fue incluido en la matriz; Fig. 4b). El crecimiento de los adultos 1 tuvo una relación negativa con la suma de las densidades de jóvenes de *S. graciosus* y jóvenes y adultos 2 de *S. occidentalis*. En este último caso una función polinómica fue la de mejor ajuste (Fig. 4c).

Una vez proyectada a 100 años la matriz densodependiente para *S. occidentalis*, que incorpora las tres funciones descritas anteriormente, se observa que la población fluctúa alrededor de los 25 individuos durante un periodo largo. Al acercarse a la iteración 80, la población decrece hasta cerca de 10 individuos. En la iteración 90 vuelve a crecer hasta alcanzar nuevamente un número aproximado de 25 individuos (Fig. 5a). Para efectos

ilustrativos en la figura 5b se muestra la proyección poblacional de la matriz promedio densoindependiente de *S. graciosus*, especie para la cual no se detectaron efectos negativos de la densidad de ninguna de las dos especies estudiadas.

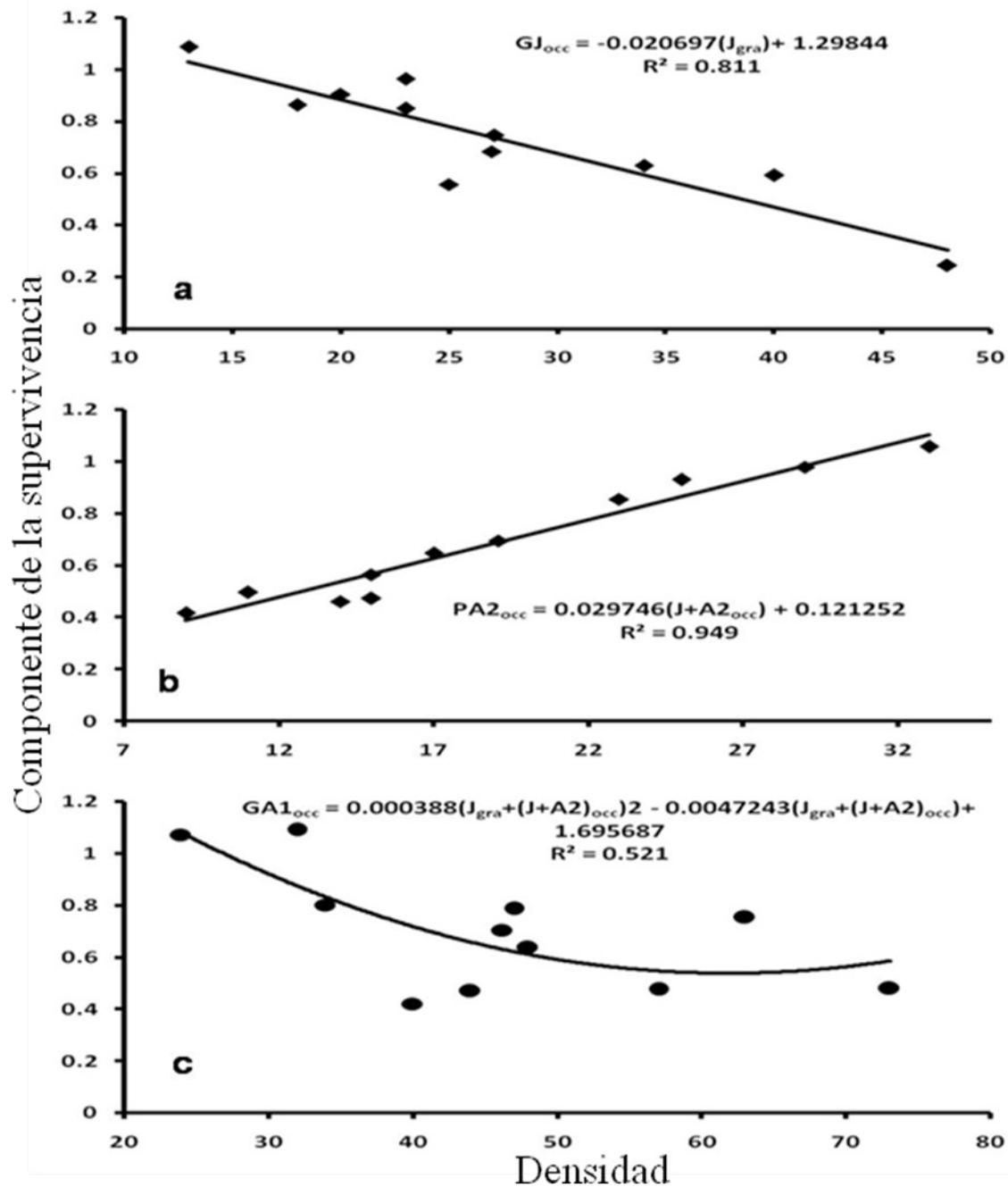


Figura 4. Funciones que representan la relación de la densidad con los parámetros de la matriz. En el horizontal se presentan las densidades como el número total de individuos de la especie y categoría especificadas en las funciones (*gra* = *S. graciosus*, *occ* = *S. occidentalis*, J = jóvenes, A1 = adultos 1 y A2 = adultos 2) en la parcela de estudio. En el eje vertical se presenta la transformación raíz cuadrada del arco-seno de los componentes correspondientes de la supervivencia especificados en las funciones que describe la tendencia de los datos (G = crecimiento y P = permanencia). En cada panel se presentan las distintas funciones significativas encontradas con sus valores de R^2 .

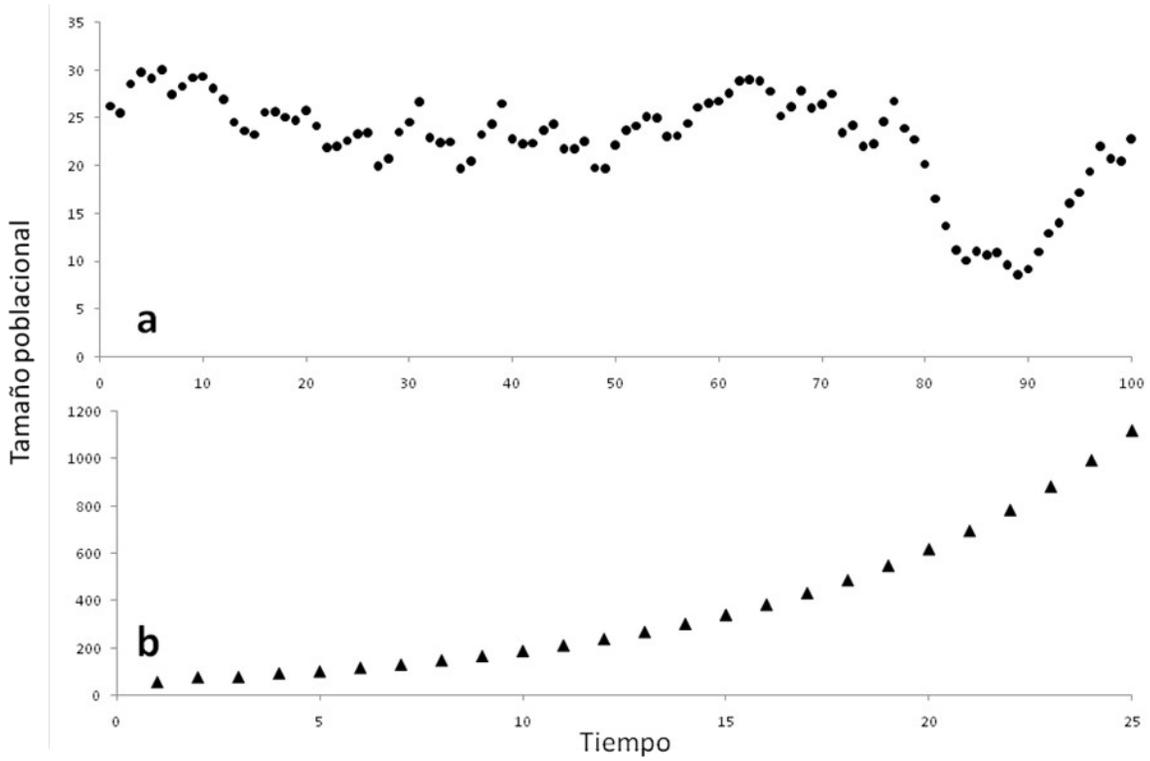


Fig 5. Proyecciones poblacionales. a: proyección poblacional de *Sceloporus occidentalis* al integrar las funciones densodependientes en una matriz demográfica. b: proyección poblacional de la matriz promedio del modelo densoindependiente de *S. graciosus*. En el eje vertical se observa el número total de individuos y en el eje horizontal el tiempo (en años).

Comparación de los modelos de *Sceloporus occidentalis*

No se encontraron diferencias significativas al comparar la estructura poblacional observada con la que proyecta la matriz promedio densoindependiente ($\chi^2_2 = 4.370$, $p = 0.112$) ni tampoco con la que proyecta la matriz densodependiente ($\chi^2_2 = 2.312$, $p = 0.315$). Al comparar las estructuras poblacionales proyectadas por ambos modelos tampoco se detectaron diferencias significativas ($\chi^2_2 = 3.428$, $p=0.180$). Sin embargo, es evidente que la estructura observada tiene valores mayores que las dos proyectadas, con excepción de los adultos 2.

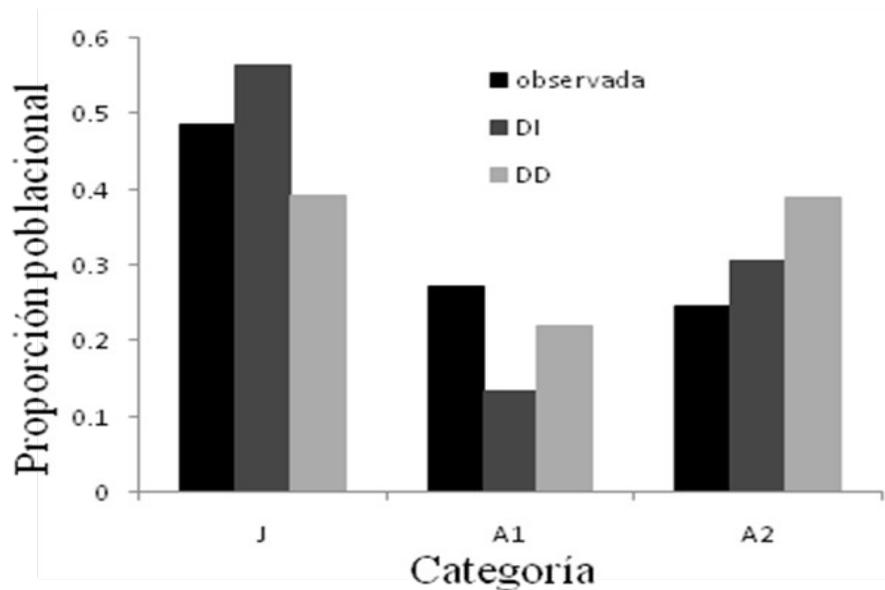


Fig. 6 . Estructura estable de los distintos modelos. Se presenta las estructuras estables proyectadas por los distintos modelos en negro la estructura observada, en gris oscuro la proyectada por el modelo densoindependiente y en gris claro la proyectada por el modelo densodependiente para las distintas categorías se observan la categoría joven (J), la categoría de adultos 1 (A1) y la categoría de adultos 2 (A2).

DISCUSIÓN

Estimación de supervivencia

Las estimaciones de supervivencia densoindependiente de ambas especies consideran como lo más verosímil un modelo con la supervivencia de los jóvenes y los adultos 2 constante, mientras que los adultos 1 exhiben una probabilidad de sobrevivir que varía con el tiempo (Tabla 1). Estas estimaciones pueden deberse a que los adultos 1 son los organismos que se encuentran en la etapa en la que se establecen territorios, lo cual puede ser más simple cuando la densidad es menor, ya que hay menos organismos contra los cuales competir. En general la búsqueda de un territorio es un proceso que hace vulnerables a estos individuos ya que pasan menos tiempo alimentándose, más tiempo defendiendo sus territorios y por tanto más tiempo en riesgo de depredación (Blair 1960, Ruby 1978, Vitt y Congdon 1978, Davis y Ford 1983). En contraste con los modelos densoindependientes, Cuellar (1993) menciona que la probabilidad de supervivencia de los jóvenes de ambas especies es muy variable con el tiempo, lo cual no es lo que predicen los modelos más verosímiles. De hecho, los datos apoyan esta observación, ya que en los de los muestreos de 1983 y 1984, se observó una caída en la densidad poblacional tanto para *S. graciosus* como para *S. occidentalis*, lo cual podría esperarse de una disminución de ϕ en los años anteriores, y sin embargo ninguno de los modelos demuestra esta disminución. Estas notables discrepancias pueden deberse a la necesidad de incorporar los efectos de la densidad sobre las tasas vitales, de tal manera que las estimaciones densoindependientes resultan menos confiables.

Es interesante también contrastar con lo obtenido por Cuellar (1993) respecto a la probabilidad de supervivencia de los adultos grandes, que es mayor que la de los adultos pequeños, mientras que la de estos últimos es similar a la de los jóvenes en ambas especies. Esto no se observa en las estimaciones de ϕ obtenidas en MARK (en donde los adultos 1 pueden tener supervivencia mayor o menor que los adultos 2), probablemente porque se categorizaron de manera distinta las categorías adultas.

Los análisis densodependientes de *S. graciosus* permiten observar que el modelo más verosímil y con 90% de soporte indica que su supervivencia está en función de la densidad de *S. occidentalis* (Tabla 2). Sin embargo, esta relación es positiva, es decir, entre más individuos de *S. occidentalis* están presentes en la población, mayor es la supervivencia de *S. graciosus*. Esto está indicado por el signo positivo de los coeficientes de regresión de este modelo (Tabla 3). Este resultado sugiere que los años en los que se incrementó la densidad de *S. occidentalis*, presumiblemente por condiciones favorables en el ambiente, la supervivencia de *S. graciosus* fue alta. Lo anterior puede explicarse al considerar que la capacidad de carga de un sistema es un elemento variable y por tanto, en algunos años con condiciones favorables puede aumentar, provocando que no exista competencia entre los individuos de las especies involucradas, ya que los recursos no son limitantes (Hastings 1997). Aparentemente los años en los cuales el ambiente puede soportar más individuos de *S. occidentalis*, son años en los que se favorece también la adecuación de *S. graciosus*.

Al no detectar efectos negativos de la densidad de ninguna de las dos especies sobre *S. graciosus*, indica que esta especie presenta una mortalidad densoindependiente que debe entonces estar regulada por características del ambiente (precipitación, temperatura, y/o eventos catastróficos ocasionales, entre otros). Aparentemente, *S. graciosus* está mejor adaptada fisiológicamente a bajos niveles de alimento, ya que tiene una menor tasa de utilización de lípidos durante periodos de inanición y extrae mayor energía utilizable del alimento que ingieren en comparación con otras especies del género *Sceloporus* (Derickson 1976).

Las estimaciones densodependientes de supervivencia para *S. graciosus* variaron a través del tiempo, pero no entre categorías (Tabla 4), de tal manera que el ambiente parece afectar tanto a las categorías reproductivas como a los jóvenes, con lo que una vez más se refuerza el escenario en el cual las tasas vitales de *S. graciosus* parecen estar reguladas por factores abióticos. Como ejemplo vale la pena mencionar que la temperatura promedio de los meses de actividad de estas lagartijas presenta una correlación negativa con la probabilidad de supervivencia de los individuos de esta última especie (R y p), lo que sugiere que la

temperatura ambiental puede ser un factor de regulación. Sin embargo, más allá de la precipitación (que también se correlacionó con la supervivencia) no se tienen datos de otros factores y por tanto no se analizaron, por lo que puede existir algún otro factor que también regule a esta población pero que aún no ha sido detectado.

Los resultados del análisis densodependiente de *S. occidentalis* muestran que el modelo más verosímil es el que incorpora el efecto de la densidad de los jóvenes de ambas especies sobre sus tasas de supervivencia. Este modelo tuvo cerca del 69% de soporte relativo (Tabla 2). Adicionalmente, al tomar en cuenta el segundo mejor modelo puede notarse que podría existir en efecto combinado de la densidad tanto de jóvenes como de adultos 2 de las dos especies sobre la supervivencia de las diferentes categorías de *S. occidentalis*. Al buscar asociaciones estadísticas entre las estimaciones densodependientes de supervivencia y estas dos categorías de ambas especies se encontró que efectivamente tanto los jóvenes como los adultos 2 de ambas especies afectan la capacidad de sobrevivir de *S. occidentalis*. Cabe destacar la relación positiva que se encontró entre el número de jóvenes de *S. occidentalis* y la probabilidad de supervivencia de esta misma categoría y también entre el número de jóvenes y la supervivencia de los adultos 2 (estimaciones β positivas; Tabla 3). En la naturaleza las relaciones negativas y positivas de la densidad sobre las tasas vitales ocurren de manera simultánea y por lo tanto impactan en conjunto la dinámica de las poblaciones (Silva-Matos *et al.* 1999, Tanner 1999).

Las estimaciones densodependientes de *S. occidentalis* fueron muy variables entre años y entre categorías (Tabla 4). La acción negativa de los efectos adversos puede no verse reflejada en todas las categorías ni consistentemente en alguna de las categorías (Tanner 1999). Es decir, en algunos años la densidad disminuyó la supervivencia de los individuos no reproductivos, mientras que en otros la de adultos (Tabla 4), sin embargo al no observar ninguna tendencia clara, no es posible hacer alguna inferencia acerca de la susceptibilidad de las distintas categorías a las características del ambiente.

Las estimaciones de supervivencia de *S. occidentalis* muestran claramente que este parámetro depende en gran medida de la relación que guarda con la densidad de ambas especies, mientras que en *S. graciosus* ocurre que la supervivencia está ligada de manera positiva a la densidad lo cual hace pensar que las tasas vitales de esta especie responden en mayor medida a las condiciones físicas del ambiente y que se encuentra por debajo de la capacidad de carga, lo cual permite que la población continúe creciendo.

La comparación de estimaciones de supervivencia entre modelos densoindependientes y densodependientes sugiere que estos últimos arrojan estimaciones más robustas y cercanas a la realidad. Se sugieren entonces estudios futuros que consideren ésta y otras variables, como precipitación, temperatura e índices de disponibilidad de alimento, entre otros, dentro de las opciones que el programa MARK brinda para obtener estimaciones de ϕ a través de modelos lineales.

Estimaciones de fecundidad

La fecundidad de *S. graciosus* en el área de estudio es independiente del tamaño corporal, lo cual coincide con lo encontrado por Vitt para esta misma especie (1977). Este resultado es muy interesante puesto que representa una excepción al patrón común en una gran diversidad de taxa en el que la fecundidad se incrementa conforme aumenta el tamaño corporal (Schaffer 1974, Charnov 1991, Clobert *et al.* 1998). Sin embargo, Tinkle (1993) sí encuentra una relación positiva entre LHC y el tamaño de puesta para poblaciones del parque de Zion en Utah. Al igual que muchos otros caracteres de historias de vida, la relación entre talla y fecundidad puede variar drásticamente entre poblaciones de una misma especie debido a diferentes presiones de selección locales y este parece ser justamente el caso de *S. graciosus* (Stearns 1992; Roff 2002). El tamaño de puesta calculado para *S. graciosus* para este estudio es igual que el registrado para organismos del condado de Utah (5.6), muy similar al registrado para el condado de Salt Lake (5.5) y distinto al citado para Kolob Mesa (3.8), todos en el estado de Utah (Woodbury y Woodbury 1945, Burkholder y Tanner 1974, Tinkle 1973 y 1993), los datos de otros sitios

de su área de distribución no se incluyen, ya que la diversidad de ambientes en que habita hacen que no sean comparables.

Con respecto a *S. occidentalis*, se detectó una relación positiva entre la LHC y el tamaño de puesta que, aunque sólo es marginalmente significativa, sí indica una tendencia a que las hembras más grandes produzcan más huevos (Fig. 3). Esta relación había sido encontrada en la especie al norte del condado de Monterrey, en California, por Davis (1967).

Puesto que los periodos de muestreo se llevaron a cabo antes de los nacimientos y no se llevó a cabo ningún experimento para conocer la supervivencia de los neonatos, no fue posible estimar a partir de los datos disponibles el efecto de la densidad sobre la fecundidad de ninguna de las dos especies estudiadas. Otros estudios han encontrado relaciones negativas entre la densidad y la fecundidad (Alvarez-Buylla 1994, Takada 1995, Ferrer y Donazar 1996). No obstante, las estimaciones de fecundidad que se obtuvieron en este estudio fueron formuladas de tal manera que incorporan el número de hembras adultas presentes cada año en la población. De esta manera se integra, al menos indirectamente, el efecto de la densidad sobre la fecundidad en estas estimaciones. Por ejemplo, después de los años de menor densidad (1983 y 1984) se observa el mayor valor de F en ambas especies (Tablas 5 y 6). La tasa de fecundidad en lagartijas es muy variable, desde especies con puestas fijas (el género *Anolis* y la familia Gekkonidae; Vitt y Zani 2005, Kratochvil y Frynta 2006), hasta especies que de un año al otro pueden variar considerablemente su inversión reproductiva como respuesta a la disponibilidad de recursos, la precipitación y temperatura, y la densidad (Schaffer 1974, Abts 1987, Shine y Schwarzkofer 1992).

Análisis densoindependientes

Las matrices densoindependientes indican, en general, que las poblaciones de ambas especies muestran estabilidad demográfica. Esto se evidencia tanto en que sus matrices promedio tienen un λ que no es significativamente distinta de 1 como en que la variación interanual es siempre alrededor de la unidad. Para *S. graciosus* se podría decir que la mayoría de las transiciones representan años buenos, ya que se tienen valores de λ

por arriba de 1, sin embargo al no ser estadísticamente distintas de 1 simplemente indican estabilidad poblacional. El caso contrario ocurre en *S. occidentalis*, que presenta una gran cantidad de transiciones que proyectan λ menores que 1, pero que, al igual que en el caso anterior, no son significativas en la mayoría de los casos. Para ambas especies se presentó únicamente un periodo de transición en el que hubo una diferencia significativamente mayor que 1, ésta fue la transición entre 1984 y 1985. Esto coincide con probabilidades de supervivencias y densidades bajas en la transición anterior, lo cual refuerza la teoría de que estas especies responden demográficamente a la densidad, ya que se espera que a bajas densidades la probabilidad de supervivencia aumente.

De los análisis matriciales es importante resaltar el hecho de que la población de *S. graciosus* presenta en promedio una tasa intrínseca positiva (1.126 ± 0.269), mientras que *S. occidentalis* presenta una λ por debajo de uno (0.937 ± 0.351). Aunque ninguna es estadísticamente distinta de uno sí denotan que la primera especie tiene potencial para crecer a lo largo del periodo de estudio, mientras que la segunda, de mantenerse las condiciones constantes, podría resultar en una tendencia demográfica negativa. Lo anterior sugiere que *S. graciosus* más que responder ante la densidad, se regula por medio del ambiente y su potencialidad para crecer indica que no alcanzan estrictamente la capacidad de carga del ambiente (Takada 1995, Ferrer y Donazar 1996). Por otro lado *S. occidentalis* parece responder a la densidad y su población podría estar manteniéndose cerca del umbral máximo de organismos que el ambiente puede soportar.

Análisis densodependiente

Los efectos negativos de la densidad sobre las tasas de supervivencia y sus componentes (crecimiento y permanencia) sólo se detectaron en *S. occidentalis*. Estos efectos se observaron en la probabilidad de transición de las categorías, particularmente en el crecimiento (G), por lo que es posible decir que la densidad de algunas categorías disminuye la capacidad de crecer de otras. La relación entre la densidad y la capacidad de crecer ya había sido observada en otros estudios (Tinkle 1993, Neubert y Caswell 2000), incluidos estudios en el género *Sceloporus* (Dunham 1980, Tinkle 1993). Sin embargo los

efectos de la densidad sobre el crecimiento pueden ser poco evidentes en años con mucha precipitación y abundancia de alimento, ya que la capacidad de carga del sistema se incrementa (Dunham 1980), aunque en la mayoría de los estudios sólo se observa sobre la probabilidad de supervivencia y la fecundidad (Alvarez-Buylla 1994, Takada 1995, Ferrer y Donazar 1996, Tanner 1999).

La proyección de la matriz densodependiente de *S. occidentalis* muestra fluctuaciones que se esperarían en poblaciones naturales (Fig 5). De hecho, esta simulación proyecta tamaños poblacionales similares a los registrados en campo (alrededor de 25 individuos en 2.5 ha). Las pruebas de bondad de ajuste muestran que las estructuras poblacionales proyectadas por los modelos densodependientes se acercan más a la realidad. Si bien no son estadísticamente distintas, la comparación de las proyecciones de la estructura poblacional de ambos modelos con la estructura observada en campo denota que aquella proyectada por el modelo densodependiente provee un mejor ajuste ($\chi^2_2 = 4.37$, $p = 0.112$) en comparación con el modelo densoindependiente ($\chi^2_2 = 2.31$, $p = 0.315$).

Es importante considerar que las funciones que se incorporan dentro de los modelos matriciales podrían integrar otros factores reguladores del tamaño y estructura poblacional para poder así ser más precisos. Deberían incluirse, por ejemplo, factores ambientales como la precipitación y la temperatura, otros factores bióticos como índices de depredación y de parasitismo (i.e., el efecto de interacciones bióticas sobre las tasas vitales) y tasas de aprovechamiento en el caso de tratarse de especies con interés comercial. Cuanto mayor sea el número de factores que se consideren, mayor será la precisión para predecir lo que ocurra en las poblaciones. De esta manera, se puede sugerir que en lugar de que las matrices incluyan funciones con una sola variable independiente (en el caso de este estudio la densidad), incorporen ecuaciones de regresión múltiple con los factores presumiblemente causales como variables regresoras. Se debe tener en consideración que los modelos densodependientes son descripciones fenomenológicas de procesos (competencia, depredación, entre otros) que involucran otras especies o aspectos del ambiente (Neubert y Caswell 2000).

Al analizar los datos se podría pensar que se observa un caso de amensalismo (que en algunos textos es tratado como una variante de la competencia interespecífica, Begon *et al.* 2006) entre ambas especies, ya que *Sceloporus occidentalis* se ve afectada por la presencia de *S. graciosus*, mientras que esta última parece no sufrir de ningún efecto adverso en su probabilidad de supervivencia. Sin embargo, cuando se analiza la historia natural de estas especies, podemos pensar que estamos ante un caso de competencia, ya que ambas especies consumen el mismo tipo de alimento (Jameson *et al.* 1980, Withaker y Maser 1981) y coinciden en sus tiempos de actividad (Cuellar 1993). La supervivencia de *S. occidentalis* parece estar regulada, al menos en cierto grado, por la presencia de *S. graciosus*, y si bien, en este estudio no es posible determinar los costos de esta relación sobre *S. graciosus*, los resultados nos hacen pensar que esta competencia existe y afecta a ambas especies, ya que el control de la densidad de *S. occidentalis* debe significarle un costo a *S. graciosus*. Cabe la posibilidad de que este costo sólo pueda ser detectado bajo circunstancias particulares (e.g., en años extremadamente secos y/o calientes).

Los estudios sobre densodependencia habían sido realizados en su mayoría con una sola especie (e.g., Alvarez-Buylla 1994, Ferrer y Donazar 1996, Silva-Matos *et al.* 1999, Tanner 1999, Freckleton *et al.* 2003), lo cual puede llevar a obtener estimaciones de la capacidad de carga del sistema si sólo estuviera compuesto por esa especie. El presente estudio representa una nueva aproximación que permite explorar no sólo el efecto de una especie para autoregularse, sino que integra la interacción de una especie con otra, lo cual genera una aproximación más real que considera a la capacidad de carga como un elemento variable y dependiente de la densidad de las especies que conforman el sistema de estudio. Esta característica, representa la mejor cualidad de este modelo porque permite generar simulaciones poblacionales que se acercan más a los datos observados en la naturaleza. Se sabe que las relaciones densodependientes rara vez están dadas únicamente a nivel intraespecífico, por lo que el enfoque usado en este estudio sienta las bases para la incorporación de más de una especie dentro de los estudios de densodependencia.

Este tipo de estudios permitirán dilucidar las interacciones que tienen las poblaciones de una especie con su entorno biótico y de esta forma ayudarán a entender la magnitud y forma de las relaciones entre especies. Esto tiene implicaciones directas en la conservación de los sistemas naturales y en la reintroducción de especies al medio natural que tradicionalmente se han basado en el conocimiento de la dinámica de una sola especie de manera aislada.

CONCLUSIONES

Las estimaciones de supervivencia obtenidas a partir del programa MARK deben contemplar el efecto de la densidad, ya que éstos representan mejor lo que ocurre en las poblaciones naturales.

Los resultados indican que las tasas de supervivencia de *Sceloporus graciosus* no tienen ninguna relación negativa con la densidad de la misma especie ni con la densidad de *S. occidentalis*. Contrastando con lo anterior, la supervivencia de *S. occidentalis* sí presenta una relación negativa con la densidad tanto de sus conespecíficos, como con los individuos de *S. graciosus*.

La dinámica poblacional de *S. graciosus* es denso dependiente mientras que *S. occidentalis* parece estar regulada por la densidad poblacional.

La proyección de la estructura poblacional de los modelos densodependientes es más semejante a la observada en campo que aquella proyectada por los modelos denso independientes, por lo que resultan mejores para predecir la estructura poblacional.

Las relaciones positivas entre la densidad y las probabilidades de supervivencia o sus partes componentes (crecimiento y permanencia) deben ser incluidas dentro de estos modelos, ya que ocurren de forma simultánea en la naturaleza y permiten construir modelos que simulen lo que ocurre en las poblaciones naturales.

Una interpretación de los resultados de esta investigación apunta hacia la existencia de competencia entre estas dos especies, en la cual *S. graciosus* parece ser un mejor competidor.

APÉNDICE 1

Se muestra el número de catálogo de los ejemplares revisados para las de fecundidad, donde BYU = Brigham Young University, CAS = California Academy of Sciences, MVZ = Museum of Vertebrates Zoology, UK = University of Kansas, UNR = University of Nevada Reno y UU = University of Utah.

Sceloporus graciosus		Sceloporus occidentalis	
Número	Colección	Número	Colección
430	BYU	4368	BYU
1414	BYU	10767	BYU
2717	BYU	14829	BYU
2730	BYU	21037	BYU
9060	BYU	36847	BYU
9061	BYU	36872	BYU
9947	BYU	37985	BYU
11419	BYU	38186	BYU
11421	BYU	48643	BYU
11422	BYU	14936	CAS
11423	BYU	14937	CAS
11424	BYU	153772	CAS
11880	BYU	227855	CAS
11934	BYU	20651	UK
11937	BYU	20653	UK
11939	BYU	20654	UK
11942	BYU	262	UNR
13025	BYU	4070	UNR
18175	BYU	4075	UNR
18253	BYU	933	UU
21916	BYU	2014	UU
37758	BYU	2016	UU
37764	BYU	3263	UU
37765	BYU	3399	UU
37766	BYU		
38010	BYU		
38011	BYU		
38012	BYU		
38013	BYU		
38014	BYU		
38015	BYU		
38016	BYU		
38017	BYU		
38018	BYU		

38019	BYU
38024	BYU
38026	BYU
38027	BYU
38389	BYU
38390	BYU
38393	BYU
38395	BYU
40620	BYU
43429	BYU
43431	BYU
43467	BYU
49723	MVZ
20658	UK
50805	UK
50806	UK
50808	UK
50809	UK
79639	UK
79642	UK
79643	UK
79645	UK
79646	UK
79648	UK
79651	UK
176453	UK
176454	UK
194145	UK
299959	UK
2828	UU
3307	UU
3308	UU
5364	UU
5365	UU

LITERATURA CITADA

- Abts ML (1987) Environment and variation in life history traits of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecol Monogr* 57:215-232
- Adolph SC (1990) Perch height selection by juvenile *Sceloporus* lizards: interspecific differences and relationship to habitat use. *J Herpetol* 24(1):69-75
- Alvarez-Buylla ER (1994) Density dependence and patch dynamics in a tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *Am Nat* 143:155-191
- Begon M, Townsend CR, JL Harper (2006) *Ecology, From individuals to ecosystems*. Blackwell, Oxford
- Benton TG, Grant A (1999) Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol Evol* 14:467-471
- Bierzychudek P (1982) The Demography of Jack-in-the-Pulpit, a Forest Perennial that Changes Sex. *Ecol Monogr* 52:335-351
- Blair WF (1960) *The rusty lizard. A population study* Univ. Texas press, Austin
- Burkholder GL, Tanner WW (1974) Life history and ecology of the Great Basin sagebrush swift, *Sceloporus graciosus graciosus* Baird and Girard 1852. *BYU Sci Bull, Biol ser* 19:1-44
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach* 2nd ed Springer, New York
- Caswell H (2001) *Matrix Population Models, Construction, Analysis and Interpretation*. 2nd ed Sinauer Associates, Sunderland Mayrland
- Charnov EL (1991) Evolution of life history variation among female mammals. *P Natl Acad Sci-Biol* 88:1134-1137
- Clobert J, Garland T, Barbault R (1998) The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J Evolution Biol* 11:329-364
- Contreras C, Valverde T (2002) Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ* 51:89-102

- Cuellar O (1993) Lizard population ecology: a long term community study. *B Ecol* 24(2-3-4):109-149
- Crouse DT, Crowder LB, Caswell H (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423
- Davis J (1967) Growth and size of the Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Copeia* 1967(4):721-731
- Davis J, Ford G (1983) Home range in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis occidentalis*). *Copeia* 1983:933-940
- Davis J, Verbeek NAM (1972) Habitat preferences and the distribution of *Uta stansburiana* and *Sceloporus occidentalis* in coastal California. *Copeia* 1972(4):643-649
- DeAngelis DL, Svoboda LJ, Christensen SW, Vaughan DS (1980) Stability and return times of Leslie matrices with density-dependent survival: applications to fish populations. *Ecol Model* 8:149-163
- Dunham AE (1980) An experimental study of interespecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecol Monogr* 50:309-330
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E (2002) Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biol Conserv* 103:349-359
- Ferrer M, Donazar JA (1996) Density-Dependent Fecundity by Habitat Heterogeneity in an Increasing Population of Spanish Imperial Eagles. *Ecology* 77(1):69-74
- Fitch HS (1940) A field study of the growth and behavior of the fence lizard. *Univ Calif Publ Zool* 44(2):151-172
- Franco M, Silvertown J (1996) Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philos T Roy Soc B* 351:1341-1348
- Goldberg S (1974) Reproduction in mountain and lowland populations of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *Copeia* 1974(1):176-182
- Goldberg S (1975a) Reproduction in the sagebrush lizard, *S. graciosus*. *Am Midl Nat* 93(1):177-187
- Goldberg S (1975b) Yearly variations in the ovarian cycle of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *J Herpetol* 9(2):187-189

- Golubov J, Mandujano MC, Franco M, Montaña C, Eguiarte LE, López-Portillo J (1999) Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *J Ecol* 87:955-962
- Hastings A (1997) Population biology, concepts and models. Springer-Verlag, New York
- Huey RB, Pianka ER (1977) Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae:Mabuya). *Ecology* 58:119-128
- Hurvich CM, Chih-Ling T (1989) Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76(2):297-307
- Kratochvil L, Frynta D (2006) Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biol J Linn Soc* 88(4):527-532
- Jameson EW, Heusner AA, Lem D (1980) Seasonal, sexual and altitudinal variations in stomach content and ingested fat in *Sceloporus occidentalis*. *Jour of Herp* 14(3):225-261
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19:101-108
- Knowlton GF, Janes MJ (1934) Distributional and food habits notes on Utah lizards. *Copeia* 1934(1):10-14
- Lefkovich PH (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18
- Lemos-Espinal J, Rojas RI, Zuñiga-Vega J (2005) Técnicas de estudio de poblaciones de fauna silvestre. UNAM-CONABIO, México
- Lister BC (1976) The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards. I. Ecological consequences of reduced competition. *Evolution* 30:659-676
- Mueller CF (1970) Energy utilization in the lizards *Sceloporus graciosus* and *S. occidentalis*. *J Herpetol* 4(3/4):131-134
- Neubert MG, Caswell H (2000) Density-dependent vital rates and their population dynamics consequences. *J Math Biol* 43:103-121
- Nussbaum RA, Brodie ED Jr., Strom RM (1983) *Amphibians and Reptiles of the Pacific Northwest*. The university press of Idaho, Idaho

Pianka ER, Vitt LJ (2003) *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley California

Roff DA (2002) *Life History Evolution*. Sinauer Sunderland, MA

Rose BR (1976) Habitat and prey selection of *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*. *Ecology* 57(3):531-541

Ruby DE (1978) Seasonal changes in the territorial behavior of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1978:430-438

Sæther BE, Bakke O (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642-653

Schaffer WM (1974) Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am Nat* 108:783-790

Schoener TW, Gorman G (1968) Some niches differences in three Lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology* 49:819-830

Sheldahl LA, Martins EP (2000) The territorial behavior of the Western Fence Lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica* 56(4):469-479

Silva-Matos DM, Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The Role of Density Dependence in the Population Dynamics of a Tropical Palm. *Ecology* 80(8):2635-2650

Sites JW, Archie JW, Cole CJ, Flores-Villela O (1992) A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *B Am Mus Nat Hist* 213:1-110

Stearns S (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York

Stebbins RC (1954) *Amphibians and Reptiles of Western North America*. McGraw-Hill, New York

Sugiura N (1978) Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections. *Communications in Statistics-Theory and Methods* 7(1):13-26

Takada T (1995) Evolution of semelparous and iteroparous perennial plants: comparison between the density-independent and density-dependent dynamics. *J Theor Biol* 173:51-60

Taniguchi Y, Nakano S (2000) Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81:2027-2039

- Tanner JE (1999) Density-Dependent Population Dynamics in Clonal Organisms: a Modelling Approach. *J Anim Ecol* 68:390-399
- Tanner WW, Hopkin JM (1972) Ecology of *Sceloporus occidentalis longipes* Baird and *Uta stansburiana stansburiana* Baird and Girard on Rainier Mesa, Nevada Test Site, Nye County, Nevada. *BYU, Sci Bull Biol Ser* 15(4):1-139
- Tilman D, Mattson M, Langer S (1981) Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of mechanistic approach to niche theory. *Limnol Oceanogr* 26:1020-1033
- Tinkle DW (1973) A population analysis of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus* in southern Utah. *Copeia* 1973(2):284-296
- Tinkle DW, Dunham AE, Congdon JD (1993) Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long term study. *Ecology* 74(8):2413-2429
- Vandermeer JH, Goldberg DE (2003) *Population Ecology, First Principles*. Princeton University Press, Princeton New Jersey
- Vitt LJ (1977) Observations on clutch and egg size and evidence for multiple clutches in some lizards of southwestern United States. *Herpetologica* 33(3):333-338
- Vitt LJ, Congdon JD (1978) Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am Nat* 112:595-608
- Vitt LJ, Zani P (2005) Ecology and Reproduction of *Anolis capito* in Rain Forest of Southeastern Nicaragua. *J Herpetol* 112:595-608
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego California
- Whitaker JO, Maser C (1981) Food habits of seven species of lizards from Malheur County, southern Oregon. *Northwest Sci* 55(3): 202-208
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46:S120-S138
- Woodbury M, Woodbury AM (1945) Life history studies of the sagebrush lizard *Sceloporus g. graciosus* with special reference to cycles in reproduction. *Herpetologica* 2:175-196
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed Prentice Hall New Jersey