



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

DEMOGRAFÍA DE UNA LAGARTIJA AMENAZADA Y DE ALTA  
MONTAÑA (*PHRYNOSOMA ORBICULARE*) EN UNA POBLACIÓN DEL  
CENTRO DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

BIÓL: EDGAR OVIEDO HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS:  
OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS

TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

Julio, 2024

## Índice de Figuras

Figura 1. Representación de un diagrama de ciclo vida. El tamaño de los círculos representa la proporción de animales en cada estadio y las flechas representan la contribución de una categoría a otra. Por ejemplo: los adultos contribuyen a las crías por medio de la fecundidad y las crías contribuyen a los jóvenes por medio del crecimiento corporal.

Figura 2. Hembra de *Phrynosoma orbiculare*. Se puede observar sus escamas de la cabeza modificadas a manera de cuernos y sus escamas espinosas del dorso.

Figura 3. Precipitación, temperatura ambiental, temperatura máxima y temperatura mínima en el PCSM para el periodo 2016-2019. Información obtenida de la Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional de la CONAGUA, Observatorio Meteorológico de Toluca, clave 15126.

Figura 4. Matriz ejemplo para la obtención de las elasticidades de los procesos demográficos y estadios. Véase que el proceso de permanencia (P, verde) se ubica en la diagonal principal, el crecimiento (C, azul) por debajo de la diagonal principal (subdiagonal) y la fecundidad (F, salmón) en el primer renglón correspondiente a la categoría reproductora (Adultos).

Figura 5. Triángulo demográfico en el cual se presentan los valores de elasticidad de los tres procesos demográficos que presenta una población.

Figura 6. Línea de regresión con datos de ambos sexos que relaciona la Tasa de Crecimiento Corporal (mm/día) y la Longitud Hocico Cloaca de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

Figura 7. Curva de crecimiento corporal predicha por el modelo de Von Bertalanffy y crecimiento corporal observado para ambos sexos de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Cuadro punteado verde muestra individuos hembras en progresión y rectángulo punteado amarillo muestra a hembras y machos en estasis.

Figura 8. Estimaciones de los parámetros: tasa de supervivencia ( $S$ ,  $A$ ), probabilidad de recaptura ( $p$ ,  $B$ ) y probabilidad de transición ( $\psi$ ,  $C$ ), por estadios de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio. Se muestran IC al 95%.

Figura 9. Diagrama del ciclo de vida de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Los círculos representan los estadios en que fue categorizada la población. El tamaño de cada círculo va acorde a la proporción de cada estadio. Las flechas y sus valores indican las contribuciones que hace un estadio específico a otro. F = fecundidad, P = permanencia y C = crecimiento.

Figura 10. Ordenación de los valores de elasticidad de los diferentes procesos demográficos de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

## Índice de Cuadros

Cuadro 1. Tasa de crecimiento corporal (TCC) entre los individuos de los diferentes estadios con datos de ambos sexos combinados de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). EE = error estándar,  $n$  = número de individuos.

Cuadro 2. Resultado de los 11 modelos ajustados en MARK para la obtención de los parámetros: tasa de supervivencia ( $S$ ), probabilidad de recaptura ( $p$ ) y probabilidad de transición ( $\psi$ ) de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Se destaca en negritas el modelo mejor apoyado. (g) = grupo (estadio), (.) = constante en el tiempo, (t) = dependiente del tiempo y (\*) = indica interacciones.

Cuadro 3. Matriz de proyección poblacional de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Se muestra el valor de la tasa de incremento poblacional ( $\lambda$ ) con IC al 95% entre paréntesis.  $q_x$  = tasa de mortalidad correspondiente para cada estadio,  $w$  = estructura estable de la población proyectada por estadios,  $v$  = valor reproductor correspondiente para cada estadio.

Cuadro 4. Matriz de elasticidades de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

Cuadro 5. Matriz de elasticidades por proceso demográfico y estadios de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	7
<b>Abstract</b> .....	8
<b>Introducción</b> .....	9
<i>Demografía, dinámica poblacional y ambiente</i> .....	9
<i>Una vista general a la teoría de historias de vida</i> .....	11
<i>Demografía, dinámica poblacional e historia de vida en lagartijas</i> .....	14
<i>Ciclo de vida y modelos matriciales en la demografía</i> .....	18
<b>Especie de estudio</b> .....	23
<i>¿Qué se sabe de la biología de Phrynosoma orbiculare en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos?</i> .....	24
<b>Justificación</b> .....	26
<b>Objetivos</b> .....	27
<b>Materiales y Métodos</b> .....	28
<i>Sitio de estudio</i> .....	28
<i>Trabajo de campo</i> .....	29
<i>Modelo de crecimiento corporal</i> .....	30
<i>Estimación de las tasas de supervivencia, recaptura y transición</i> .....	32
<i>Estimación de fecundidad</i> .....	34
<i>Análisis matricial</i> .....	34
<b>Resultados</b> .....	39
<i>Relación longitud-TCC</i> .....	39
<i>Estimación de edades y categorización de los individuos</i> .....	40
<i>Selección del modelo para la obtención de la tasa de supervivencia, la probabilidad de recaptura y de transición</i> .....	42
<i>Tasa de supervivencia, recaptura y transición</i> .....	43
<i>Fecundidad</i> .....	45

<i>Análisis matricial</i> .....	46
<b>Discusión</b> .....	49
<i>Crecimiento corporal</i> .....	50
<i>Supervivencia, recaptura y transición</i> .....	55
<i>Fecundidad</i> .....	62
<i>Proyección matricial y estrategia de historia de vida</i> .....	63
<i>Implicaciones en la conservación del lagarto cornudo en el PCSM</i> .....	70
<b>Conclusiones</b> .....	72
<b>Literatura Citada</b> .....	73

## Resumen

El modelado demográfico en los estudios ecológicos es una herramienta de importancia para conocer la dinámica poblacional y el estado de conservación de las poblaciones silvestres. Los estudios demográficos se centran en cuantificar los rasgos del crecimiento, fecundidad y supervivencia, mismos que son considerados las tasas vitales más importantes y permiten la caracterización de los atributos de historia de vida. Una herramienta clave para la obtención de esta información son los modelos de proyección matricial. En el presente estudio se analizaron las tasas vitales de una población del lagarto cornudo, *Phrynosoma orbiculare*, haciendo uso de matrices poblacionales en un Área Natural Protegida, un sitio bajo constante perturbación en el Estado de México, México. Los datos obtenidos en cuatro años de muestreo (2016-2019) indicaron la existencia de una relación negativa estadísticamente significativa entre la tasa de crecimiento corporal (TCC) y la longitud hocico-cloaca (LHC), indicando que individuos de tallas menores (jóvenes) crecieron a tasas más aceleradas que individuos de tallas mayores (adultos), tal y como lo predice el modelo de Von Bertalanffy. La tasa de crecimiento corporal no difirió entre sexos, es decir, machos y hembras crecen a tasas similares aun cuando existe un dimorfismo sexual en el tamaño con hembras de mayor talla. La curva de crecimiento corporal permitió la caracterización de tres estadios: jóvenes, adultos (adultos I) y adultos de crecimiento asintótico (adultos II). Las hembras reproductoras de mayor tamaño (adultos II) presentaron mayores valores de fecundidad que hembras reproductoras de menor tamaño (adultos I). La fecundidad de adultos I y adultos II no varió significativamente en el tiempo. La tasa de supervivencia estimada fue alta para los tres estadios, aun así, esta resultó mayor en adultos I y no difirió de la de adultos II, a su vez la supervivencia de jóvenes no difirió a la de adultos II, pero si con la estimada para adultos I. La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) indicó que la población de *P. orbiculare* se encuentra en aumento numérico. La importancia relativa del proceso demográfico de la permanencia y de los adultos I fueron los que mayor contribución relativa aportaron a  $\lambda$ . Cambios en dichos aspectos repercutirán con mayor fuerza relativa en la tasa de crecimiento poblacional. Al registrar una supervivencia alta en adultos de la población estudiada, la

estrategia de historia de vida de *P. orbiculare* se discute a la luz de la teoría del continuo rápido–lento de evolución de historias de vida.

## **Abstract**

Demographic modeling in ecological studies is an important tool to understand population dynamics and the conservation status of wild populations. Demographic studies focus on quantifying the traits of growth, fecundity and survival, which are considered the most important vital rates and allow the characterization of life history attributes. A key tool for obtaining this information is the matrix projection models. In this study, the vital rates of a population of the horned lizard, *Phrynosoma orbiculare*, were analyzed using population matrices in a Protected Natural Area, a site under constant disturbance in the State of Mexico, Mexico. The data obtained in four years of sampling (2016-2019) indicated the existence of a statistically significant negative relationship between the body growth rate (BGR) and the snout-vent length (SVL), indicating that individuals of smaller sizes (young) grew at faster rates than individuals of larger sizes (adults), as predicted by the Von Bertalanffy model. The body growth rate did not differ between sexes, that is, males and females grow at similar rates even though there is sexual dimorphism in size with larger females. The body growth curve allowed the characterization of three stages: young, adults (adults I) and adults with asymptotic growth (adults II). Larger reproductive females (adults II) presented higher fecundity values than smaller reproductive females (adults I). The fecundity of adults I and adults II did not vary significantly over time. The estimated survival rate was high for the three stages, even so, this was higher in adults I and did not differ from that of adults II, in turn the survival of young did not differ from that of adults II, but with the estimated for adults I. The population growth rate ( $\lambda$ ) indicated that the population of *P. orbiculare* is increasing numerically. The relative importance of the demographic process of permanence and adults I were those that made the greatest relative contribution to  $\lambda$ . Changes in these aspects will have a greater relative impact on the population growth rate. By recording a high survival in adults of the studied population, the life history strategy of *P. orbiculare* is discussed in light of the theory of the fast-slow continuum of life history evolution.

## **Introducción**

### ***Demografía, dinámica poblacional y ambiente***

Los estudios enfocados en la ecología de poblaciones han adquirido un papel fundamental al momento de estimar el estado de conservación de las poblaciones silvestres. Con el pasar de los años, la demografía ha sido una importante herramienta en la realización de dichos estudios, pues la aplicación de técnicas demográficas permite obtener información cuantitativa de los procesos que se encuentran intrínsecos en el ciclo de vida de cualquier especie, haciendo más objetiva su interpretación (Caswell, 2001). La información obtenida, frecuentemente se utiliza en la toma de decisiones relacionadas con planes de manejo, implicaciones en la conservación, evolución y predicción del estado de las poblaciones bajo diferentes escenarios (Zúñiga-Vega *et al.*, 2007; Omeyer *et al.*, 2021; Vesy *et al.*, 2021; Winger y Pegan, 2021).

La demografía estudia las estadísticas vitales de las poblaciones apoyándose de los rasgos del crecimiento corporal, fecundidad y supervivencia para sintetizar los procesos demográficos de un ciclo de vida (Caswell, 2001, Lemos-Espinal *et al.*, 2005; Gadsden, 2006), características que, a su vez, han sido consideradas como los principales componentes de la adecuación de las especies (Stearns, 1994). Con lo anterior, se puede conocer la edad de los organismos cuando llegan a su primera reproducción, el valor reproductivo (en términos del número de crías que se esperaría que engendrara cada hembra reproductora), así como la supervivencia y la mortalidad (Stearns 1994; Caswell, 2001). Dichas características también se encuentran fluctuando a lo largo del tiempo, estos cambios son analizados por la dinámica de poblaciones (Gadsden, 2006).



Debido a que existe una interacción ambiente-organismo; es decir, las fluctuaciones ambientales resultan en factores que repercutirán en el crecimiento, fecundidad y supervivencia (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Rojas-González *et al.*, 2008; Zamora-Abrego *et al.*, 2010; Rojas-González *et al.*, 2022), surge la necesidad de hacer comparaciones y buscar asociaciones con diferentes factores ambientales que den paso a una caracterización demográfica que nos permita responder algunas preguntas centrales de la demografía, cómo: 1) ¿Por qué algunas especies presentan tasas de crecimiento corporal más rápida que otras?, 2) ¿Por qué algunas especies tienen más descendencia que otras? o 3) ¿Por qué algunas especies viven más que otras? De hecho, estas preguntas resultan aún más interesantes si son dirigidas a responder la existencia de variaciones intraespecíficas en diferentes poblaciones con ambientes contrastantes (Rojas-González *et al.*, 2008), permitiendo poner en evidencia los mecanismos por los cuales han divergido las diferentes estrategias bajo el contexto de la teoría de historias de vida.

En relación con lo anterior, se puede enfatizar el papel que cobra el ambiente como una fuerza selectiva capaz de causar una amplia gama de variaciones en la demografía y dinámica poblacional, así como en las estrategias de historias de vida. Esta hipótesis deriva de la idea en la cual el crecimiento, la fecundidad y la supervivencia se verán afectados por factores selectivos bióticos como: la disponibilidad de recursos tróficos, la biomasa y abundancia de depredadores, la intensidad de la competencia intra e interespecífica, condición física, las actividades antropogénicas, etc., y por factores abióticos como la: temperatura, precipitación, humedad, altitud, latitud, etc. (Tinkle, 1967; Pianka y Parker, 1975; Torres *et al.*, 2020). En resumen, se puede decir que la demografía y, a su vez, la dinámica poblacional depende de las características bióticas y abióticas del ambiente,

dando paso a diferentes estrategias con las cuales las especies puedan afectar su adecuación. Entender lo anterior permite un mejor conocimiento sobre la ecología, conservación y evolución de las especies (Stearns, 1994; Caswell, 2001; Mesquita *et al.*, 2016).

### ***Una vista general a la teoría de historias de vida***

La teoría de historias de vida se basa en exponer las diferentes causalidades que dan paso a la diversificación de rasgos como el crecimiento corporal, reproducción y sobrevivencia (también conocidos como tasas vitales) del ciclo de vida de los seres vivos y cómo es que la selección natural actúa para maximizarlos en conjunto (Roff, 1992; Stearns, 1994). En otras palabras, las etapas generales de un ciclo de vida para cualquier organismo consisten en nacer, crecer, reproducirse y morir. La teoría de evolución de historias de vida trata de explicar la variabilidad y la causalidad existente de estas etapas que expresan los individuos de una población y cómo es que asignan los recursos de energía, materia y tiempo disponibles en el ambiente durante y en dichas etapas. Con base en lo anterior, existen especies que crecen a una tasa más acelerada que otras y por consecuencia alcanzan la madurez sexual y la reproducción a una edad más temprana; además al momento de reproducirse, habrá especies que tengan un mayor número de descendencia que otras, pero la progenie de estas será de menor tamaño; en contraparte, habrá especies que engendren un menor número de progenie, pero esta será de un tamaño mayor; así mismo, la mortalidad se puede presentar en mayor o menor intensidad entre especies (Promislow y Harvey, 1990).

Una de las primeras teorías que intenta explicar las variaciones demográficas y, en consecuencia, las estrategias de historia de vida, es la teoría de selección “*r-K*” propuesta por MacArthur y Wilson (1967) como resultado de sus estudios relacionados en

biogeografía de islas. Los autores proponen que la evolución de las historias de vida está en función de la densidad poblacional; es decir, en un extremo, a bajas densidades mayor será la disponibilidad y el acceso a los recursos, por lo que la selección favorecerá a aquellas poblaciones con una maduración temprana, mayor esfuerzo reproductor (mayor cantidad de progenie), pero menor longevidad (estrategia  $r$ ), mientras si la densidad es alta, a un costo de recursos limitados, se favorecerán aquellas poblaciones con madurez tardía, bajo esfuerzo reproductor (menor cantidad de progenie) y mayor longevidad (estrategia  $K$ ).

Stearns (1976) propone la teoría de “bet-hedging” o “el mejor apostador”. Este modelo intenta explicar las estrategias observadas en las poblaciones en función de la variabilidad ambiental (estocasticidad). De manera general el modelo predice que, en ambientes con alta variación ambiental, lo conveniente es producir poca descendencia para “evitar” una alta mortalidad y de esta forma “asegurar” que la progenie tenga mayor probabilidad de reproducirse y en consecuencia sus genes logren trascender.

Más tarde Promislow y Harvey (1990), realizaron estudios filogenéticos novedosos, sugiriendo que la causalidad que explica la mayor variabilidad en los rasgos del ciclo de vida gira en torno a la mortalidad ocurrida en adultos; es decir, en aquellas poblaciones donde la intensidad de la mortalidad adulta ejerce una mayor presión, estas tienden a alcanzar la madurez a tallas o edades tempranas, engendran una gran cantidad de descendencia de tallas pequeñas, presentan muchos eventos reproductores, sin comportamiento de cuidado parental y una muerte temprana; por el otro lado, en poblaciones donde la mortalidad adulta no es un factor que promueva alta presión de selección, estas tienden a mostrar lo contrario (Cole, 1954; Charnov, 1991; Stearns, 1994). Lo anterior, fue la base en la cual se fundamentó y desarrolló el modelo del continuo

rápido–lento (fast–slow continuum). Este modelo, pronostica que las especies que presentan una mayor mortalidad en adultos se ubican hacia el gradiente rápido (fast); mientras que, las que no sufren alta mortalidad en adultos se ubican en el gradiente lento (slow) (Promislow y Harvey, 1990; Charnov, 1991). Esta hipótesis tiene sentido ya que, si la esperanza de vida y la edad reproductora es corta, como respuesta el ciclo de vida se “acelera” para poder apostarle a tener una reproducción con alta fecundidad, es decir, maximizar la probabilidad de que los genes se transmitan; mientras que, si la esperanza de vida es larga, la estrategia es invertir energía al cuidado de la descendencia, y como consecuencia aumenta la probabilidad de la sobrevivencia, comprometiendo una baja fecundidad. Cual sea el lado del gradiente en el que se direcciona la estrategia de un organismo dentro de la teoría de historia de vida, ésta será considerada como una estrategia adaptativa impulsada por la intensidad de la mortalidad adulta, un aspecto que moldea y maximiza la adecuación de las especies; en otras palabras, sobrevivir y dejar descendencia (Stearns, 1994; Morales, 1999; Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González *et al.*, 2008).

Diversos estudios han evidenciado que los patrones dentro del continuo rápido–lento están presentes en diferentes grupos taxonómicos como plantas (Franco y Silvertown, 1996; Salguero-Gómez, 2017), peces (Beukhof *et al.*, 2019), mamíferos (Promislow y Harvey, 1990; Dobson y Oli, 2008), aves (Winger y Pegan, 2021) y reptiles (Rojas-González *et al.*, 2008; Briggs-Gonzalez *et al.*, 2017). Por lo que esta teoría se convierte en una de las mejor apoyadas al explicar la variación existente en las estrategias de historia de vida de las especies.

### ***Demografía, dinámica poblacional e historia de vida en lagartijas***

La aplicación de estudios demográficos en lagartijas contiene una extensa literatura en la cual se ha registrado que las fluctuaciones en los valores de las tasas vitales (crecimiento, fecundidad y supervivencia), se encuentran asociadas con variaciones de los factores ambientales bióticos y abióticos tales como: la disponibilidad del alimento, depredación, temperatura, precipitación pluvial, altitud, latitud, entre otras (Tinkle, 1967; Ballinger, 1973; Pianka y Parker 1975; Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Hernández-Gallegos, 2004; Rojas-González *et al.*, 2008; Hult y Germano, 2015; Oviedo-Hernández, 2021). Dichas variaciones generarán cambios significativos en la dinámica de poblaciones. Se ha sugerido que los rasgos demográficos y la dinámica de cada especie también se encuentran ligados a respuestas direccionadas por la plasticidad fenotípica y genética (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2022), en consecuencia, el crecimiento corporal, fecundidad y supervivencia serán variables de manera próxima entre y dentro de las poblaciones (Angilletta *et al.*, 2004; Hernández-Gallegos, 2004; Mesquita *et al.*, 2016; Matias *et al.*, 2022).

El crecimiento corporal es un atributo importante en la historia de vida de las especies, ya que ofrece la información necesaria para cuantificar el aumento somático que presentan los individuos. Éste, a su vez, se encuentra relacionado con las diferentes características reproductoras como: edad o talla a la madurez sexual, la asignación de recursos a la reproducción y la fecundidad (Van Devender, 1978; Stearns, 1994; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008a). Este rasgo de historia de vida juega un rol importante en la ecología a nivel individual, el cual se puede generalizar a nivel poblacional y así obtener la información necesaria que permita el planteamiento de diversas hipótesis entorno a la relación del

crecimiento corporal y la variabilidad ambiental (Caswell, 2001). Estudios en lagartijas han puesto en evidencia que el crecimiento corporal puede diferir entre sexos, estadios o edades, especies y poblaciones en función de las características ambientales (Adolph y Porter, 1996; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Atkins *et al.*, 2019), así como de la densidad poblacional y la genética (MacArthur y Wilson, 1967; Rojas-González, *et al.*, 2022); incluso estudios han puesto en evidencia que este rasgo se encuentra canalizado, es decir, no es afectado por limitaciones de energía bajo condiciones experimentales (Meter *et al.*, 2020). Hernández-Navarrete (2018) tras estudiar el crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* en dos años, registró que las crías y los jóvenes son los que presentan una tasa de crecimiento corporal más acelerada en las estaciones de verano y otoño, presumiblemente por el alto recurso trófico de fácil acceso para dichas temporadas (Rojas-Hernández, 2018). Rojas-González *et al.* (2022), bajo un experimento de jardín común en neonatos de *Xenosaurus platyceps* en ambientes contrastantes, registraron la existencia de un efecto ambiental y genético en el crecimiento, esto es, aunque los neonatos de ambas poblaciones presentaron mayor crecimiento a altas temperaturas, fueron los neonatos de ambiente tropical los que experimentaron mayores tasas de crecimiento corporal.

Uno de los principales objetivos al estudiar las tasas de crecimiento corporal en lagartijas, es estimar la edad o la talla en el que el crecimiento es casi imperceptible (asíntota), esto ayuda a identificar los diferentes estadios reproductores y genera un conocimiento demográfico más profundo en la población a estudiar (Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

En términos demográficos, la fecundidad es referida como el aporte poblacional que las hembras adultas realizan a la primera categoría de talla o estadio por medio de la reproducción; es decir, el nacimiento de nuevos individuos que, a su vez, resulta en uno de los principales factores que influye en el cambio numérico del tamaño poblacional (Caswell, 2001). Sin embargo, la fecundidad dependerá del efecto de factores intrínsecos (i. e., tamaño corporal o edad a la madurez sexual, número de eventos de reproducción, tamaño de nidada o camada, número de hembras que se reproducen, entre otros; Angilletta *et al.*, 2004; Gadsden, 2006; Hughes *et al.*, 2019), así como de factores extrínsecos (i. e., latitud, altitud, temperatura, precipitación [Tinkle, 1967; Adolph y Porter, 1996; Stearns, 1994; Mesquita *et al.*, 2016]).

Los registros de fecundidad en lagartijas reflejan amplia variación, pues existen especies que pueden tener un número grande o pequeño de camada o puesta, múltiples eventos reproductivos o uno solo (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013; Hughes *et al.*, 2019). Inclusive este rasgo puede diferir de manera intraespecífica como lo observado en *P. cornutum*, donde las hembras de Texas alcanzan un tamaño promedio de nidada de 28.2 huevos, mientras que para poblaciones de Kansas alcanzan una media en el tamaño de nidada de 20.6 huevos (Hughes *et al.*, 2019). En ocho poblaciones de la especie vivípara *Sceloporus grammicus* la fecundidad promedio estimada fue de 2.57 hasta 6.67 crías (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). Además, estudios previos han registrado que la fecundidad tiene una relación positiva con la LHC. Por ejemplo, la fecundidad en hembras de *S. grammicus* categorizadas como adultos grandes (LHC = 55 mm) resultó ser un 40% mayor (6.67 crías) al compararlo con la fecundidad de adultos pequeños (LHC = 48 mm, 4 crías) (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013); en el caso de *P. orbiculare* la fecundidad resultó en una correlación positiva con la LHC de

hembras entre los 65 y 85 mm (Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018). Sin embargo, en este último estudio solo se contempló un solo estadio reproductor, por lo que aspectos reproductivos-demográficos permanecen sin ser revelados en esta especie.

En cuanto a la supervivencia, se podría explicar como la probabilidad que tienen los individuos de una población de permanecer en el ambiente, ya sea en la misma categoría o estadio, o creciendo y alcanzado categorías, edades o estadios posteriores (Caswell, 2001). Su estimación es necesaria para conocer la proporción de individuos que sobreviven y mueren en diferentes unidades de tiempo, así como sus posibles causas y como esta característica repercute en el número y estado de la población; un aspecto de interés para el investigador en las decisiones de conservación (Stearns, 1994; Caswell, 2001; Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

Estudios en lagartijas han evidenciado que las fluctuaciones en la supervivencia, al igual que el crecimiento y fecundidad, están en función tanto por las características intrínsecas de las especies, como de factores ambientales (Hernández-Gallegos, 2004; Zamora-Abrego *et al.*, 2010; Rodríguez-Romero, 2011; Molina-Zuluaga *et al.*, 2013; Vargas-García, *et al.*, 2019; Vesý *et al.*, 2021). Diversos estudios que cuantifican este rasgo en lagartijas han registrado un patrón muy marcado en un gradiente altitudinal-latitudinal. Esto implica que poblaciones de lagartijas ubicadas en sitios tropicales (menor altitud-latitud) tienen una menor esperanza de vida en comparación con poblaciones de ambientes templados (mayor altitud-latitud) (Wilson y Cooke, 2004; Rojas-González *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2014). La hipótesis se debe principalmente a las condiciones ambientales que limitan la actividad de las lagartijas, es decir, las lagartijas en ambientes de mayor altitud-latitud presentan un tiempo reducido para estar activas y en consecuencia son menos susceptibles a la



depredación, caso contrario para poblaciones de lagartijas en menor altitud-latitud (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008). Por ejemplo, en *P. cornutum* se registró que la temporada de inactividad de esta especie causa una mayor tasa de supervivencia y fue mayor en los estadios adultos, mostrando variaciones entre dos poblaciones, presumiblemente por la diferencia latitudinal (Wolf *et al.*, 2013; 2014). Otra causa que influye directamente en las fluctuaciones de la supervivencia es el efecto derivado de la fragmentación del hábitat como una consecuencia de las actividades humanas (Wolf *et al.*, 2013; Doherty *et al.*, 2020; Matias *et al.*, 2022). Wolf *et al.* (2013), registraron que la mayor causa de pérdidas de individuos de una población de *P. cornutum* se debe principalmente a las actividades antropogénicas, las cuales incluían la construcción de sistemas de alcantarillado donde las lagartijas caían y eventualmente morían. Matias *et al.* (2022), registraron que la supervivencia en adultos y jóvenes de una población de *Liolaemus occipitalis* se ve afectada por los asentamientos humanos y sus implicaciones (aumento demográfico, introducción de mascotas, tráfico vehicular, entre otras), en comparación con la supervivencia de la misma especie en una población habitando un área conservada.

### ***Ciclo de vida y modelos matriciales en la demografía***

Dentro de la demografía, el uso de diagramas que representen el ciclo de vida de las especies resulta de gran ayuda a la hora de conocer los aportes de cada proceso demográfico de un estadio a otro. Los diagramas de ciclo de vida son simplemente esquematizaciones de los individuos de una población que son agrupados en los diferentes estadios o edades en los que se les ha categorizado y son representados por círculos donde el tamaño dependerá de la proporción de individuos en cada estadio o edad presentes en la

población (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Las contribuciones demográficas del crecimiento, fecundidad y supervivencia que pudiera aportar un estadio dado a otro, son representadas por flechas. Por ejemplo, el estadio reproductor (adultos) contribuye a las crías por medio de la reproducción (fecundidad), estas últimas contribuyen al siguiente estadio (jóvenes) por medio del crecimiento y cada estadio puede contribuir así mismo por medio de la permanencia (supervivencia sin reclutamiento o crecimiento, Figura 1).

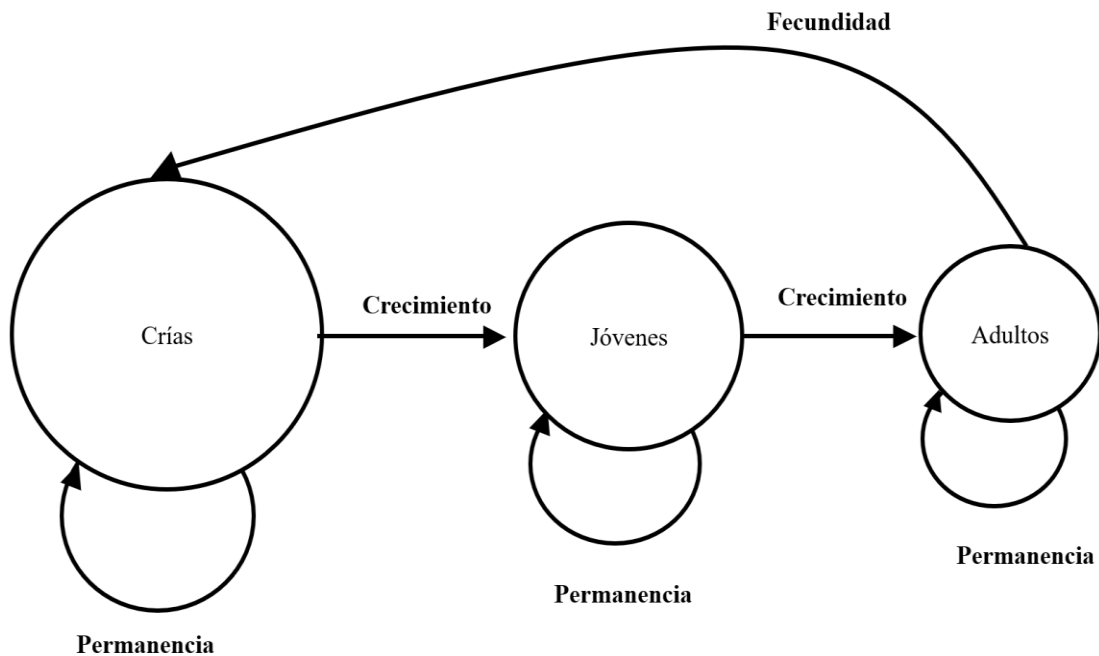


Figura 1. Representación de un diagrama de ciclo vida. El tamaño de los círculos representa la proporción de animales en cada estadio y las flechas representan la contribución de una categoría a otra. Por ejemplo: los adultos contribuyen a las crías por medio de la fecundidad y las crías contribuyen a los jóvenes por medio del crecimiento corporal.

Los modelos matriciales son representaciones matemáticas en las cuales se encuentran resumidos los procesos demográficos característicos de una población. La información de cada estadio (proveniente del diagrama del ciclo de vida, Figura 1) será la entrada para la construcción de una matriz, la cual es simplemente una tabla constituida por renglones (*i*'s)

y columnas ( $j$ 's), por lo que la dimensión de la matriz (o matrices) dependerá del número de estadios en el que se categorizó a la población (Caswell, 2001; Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Existen dos arreglos para el análisis matricial: la matriz de Leslie y la matriz de Leftkovitch (Caswell, 2001); ambas matrices se enriquecen de datos provenientes de los diagramas del ciclo de vida (Figura 1); sin embargo, la matriz de Leftkovitch permite modelar la permanencia de los individuos en el mismo estadio respecto al tiempo (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Esta matriz es la que se utilizó para el modelado demográfico en el presente estudio. Las matrices modelan la dinámica poblacional y es posible realizar sus comparaciones en diversos periodos de tiempo acorde a los intereses de cada investigador; a pesar de ello, lo más común es utilizar transiciones anuales. Cabe mencionar que este tipo de transición con unidad de tiempo anual es la que se ajusta en el presente estudio y es justificada debido a que el ciclo reproductor de la lagartija bajo análisis es anual. En las matrices, se encuentra resumido la contribución de cada estadio en los procesos demográficos (crecimiento, fecundidad y supervivencia). También, con el modelado matricial se puede obtener la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), que indicará si la población bajo estudio se encuentra estable, en aumento o en decremento, la estructura estable por estadio (vector  $w$ ) y el valor reproductivo para cada estadio (vector  $v$ ). En adición, con el modelado matricial se han desarrollado los análisis de perturbación prospectiva (sensibilidades y elasticidades), los cuales tienen como finalidad identificar el estadio y el proceso demográfico con la contribución relativa mayor a la tasa de crecimiento poblacional, así como realizar comparaciones de su importancia relativa, inclusive entre diferentes poblaciones y especies (Silvertown y Franco, 1996; Caswell, 2001).

Existen diferentes aplicaciones de los modelos matriciales y sus elasticidades. 1) Desde aquéllos que se centran en conservación, es decir, estudios donde el principal objetivo es saber el estatus de alguna población para implementar estrategias de conservación (Silvertown *et al.*, 1996; Heppell *et al.*, 2000; Clark-Tapia *et al.*, 2005; Wolf *et al.*, 2014; Omeyer *et al.*, 2021). 2) Los que usan la demografía para comparar los diferentes valores entre mismas o diferentes poblaciones, entre mismas o diferentes especies con fines evolutivos (Rodríguez-Romero, 2004; Rojas-González *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2014). 3) Aquéllas cuya finalidad es el aprovechamiento o uso sustentable (Lemos-Espinal, 2005; Gallucci *et al.*, 2006). 4) Las que pronostican el estatus de conservación de las poblaciones bajo diferentes escenarios (Cisneros-Mata *et al.*, 1997; Zúñiga-Vega *et al.*, 2007; Beukhof *et al.*, 2019) y 5) Aquéllas en las cuales su principal objetivo es el control de especies invasoras (Govindarajulu *et al.*, 2005). Estudios matriciales con las diferentes aplicaciones expuestas anteriormente se han realizado en diferentes organismos, desde especies vegetales (Silvertown *et al.*, 1993; Franco y Silvertown, 1996; Clark-Tapia *et al.*, 2004; Mandujano *et al.*, 2007, Martínez-Ramos *et al.*, 2016) hasta aquéllos que usan como modelo de estudio a diferentes vertebrados (Cisneros-Mata *et al.*, 1997; Govindarajulu *et al.*, 2005; Gallucci *et al.*, 2007; Zamora-Abrego *et al.*, 2010; Omeyer *et al.*, 2021). Cabe señalar que, aunque los modelos matriciales resulten en una herramienta potente para conocer la dinámica de poblaciones y sean la base para la planificación de programas de manejo y conservación, hay limitantes que se deben de dar a conocer. Lemos-Espinal *et al.* (2005) mencionan que dentro de las principales limitantes de los modelos matriciales es que la metodología *per se*, tiene diferentes supuestos: las poblaciones no tienen barrera para aumentar su número (lo anterior conllevaría a un crecimiento poblacional de tipo exponencial), la ausencia de movimientos migratorios, la misma probabilidad de

reproducirse de los individuos sexualmente maduros, así como la misma probabilidad entre todos los individuos de la población de sobrevivir y reproducirse (mínima o nula variación genotípica). A la luz de la biología, tomando en cuenta que toda población silvestre se encuentra bajo constantes interacciones bióticas, principalmente aquéllas relacionadas con la competencia y depredación, y abióticas como el enfrentar temporadas de sequía, húmedas, frías y calurosas, los supuestos de los modelos matriciales resultarían muy difíciles de registrar en la naturaleza. Lo anterior, también repercutiría en los resultados arrojados por los análisis de elasticidad, pues los resultados que se obtengan de las tasas vitales (fecundidad, crecimiento y supervivencia) son específicas de un periodo de tiempo determinado y deben de ser interpretados con cautela, pues las condiciones bióticas y abióticas que enfrentan las poblaciones no son constantes; de esta manera las tasas vitales pueden tener amplias fluctuaciones de un momento a otro, por lo que resultaría imposible con un estudio a corto plazo (i.e. estaciones, temporadas) tomar decisiones relacionadas principalmente con conservación, aprovechamiento y control. Se sugiere la realización de estudios demográficos a largo plazo para tener un amplio conocimiento de la dinámica poblacional que permita tomar decisiones acertadas a la hora de implementar cualquier plan respecto a un manejo. Aunque en este punto el investigador interesado enfrenta otras limitantes en la investigación demográfica que involucran muchos años de estudio: los costos que financien estudios a largo plazo y el tiempo total de espera para obtener los resultados de la investigación (Franco y Silvertown, 1996).

## **Especie de estudio**

El Camaleón de Montaña, *Phrynosoma orbiculare* (Figura 2), es una especie vivípara de forrajeo “sentarse y esperar” (Sherbrooke, 2003). Sus principales características morfológicas constan de ocho escamas modificadas a manera de cuernos cortos presentes en la cabeza, los cuales se encuentran organizados de la siguiente manera: dos cuernos occipitales y tres cuernos temporales en cada lado de la cabeza, de éstos el externo es el menor (Méndez de la Cruz *et al.*, 2003, Sherbrooke, 2003). Las escamas del dorso son en forma de espina y recorren toda una hilera en la región dorsoventral; en el vientre las escamas son lisas, su coloración es variante en tonos que van desde gris a pardo oscuro con manchas en la región dorsal y de color amarillo claro con puntos oscuros en la región ventral (características compartidas con otras especies del género) (Méndez de la Cruz *et al.*, 2003). Al igual que la mayoría de las especies del género, tiene la capacidad de arrojar sangre por una estructura cercana al ojo llamada seno ocular como una conducta antidepredatoria (Sherbrooke, 2003; Gómez-Benitez *et al.*, 2021a). Es endémica de México con amplia distribución geográfica (Bryson *et al.*, 2012); en el centro del país incluye los estados de: Puebla, Morelos, Hidalgo, CDMX y Estado de México, habitando principalmente en zonas abiertas con vegetación semiárida y bosques de pino-encino en intervalos altitudinales de 1,731-3,352 msnm (Méndez de la Cruz *et al.*, 2003). De acuerdo con la lista roja de la IUCN está catalogada como una especie de preocupación menor (LC), mientras que en la NOM-059-SEMARNAT-2010 está considerada como una especie amenazada (A) y de acuerdo con Wilson *et al.* (2013), tiene un valor de 12 en la escala de Environmental Vulnerability Score (EVS), lo que se traduce como una especie con vulnerabilidad media.



Figura 2. Hembra de *Phrynosoma orbiculare*. Se puede observar sus escamas de la cabeza modificadas a manera de cuernos y sus escamas espinosas del dorso.

### ***¿Qué se sabe de la biología de Phrynosoma orbiculare en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos?***

Diversos estudios se han efectuado principalmente a la ecología de *P. orbiculare* en el Parque de la Ciencia Sierra Morelos (PCSM). Pérez-Arriaga *et al.* (2016), con base en la longitud hocico cloaca (LHC), estructuraron a la población en tres diferentes categorías de talla: crías  $\leq 33$  mm, jóvenes  $< 64$  mm machos y  $< 65$  mm hembras, adultos  $\geq 65$  mm machos y  $\geq 66$  mm hembras. Hernández-Navarrete (2018), registró la tasa de crecimiento, la cual es mayor en crías y jóvenes (0.150 mm/día y 0.174 mm/día, respectivamente) en comparación con los adultos (0.014 mm/día) en las estaciones de verano y otoño, así mismo develó, con base en la técnica de esqueletocronología, que las hembras son más longevas que los machos, ya que viven cinco años y los machos tres años. Rojas-Hernández (2018), estudió la dieta y registró un grado de mirmecofagia de 91.2%, por lo que *P. orbiculare* se consideró como una lagartija con dieta especialista. Así mismo, dicho autor determinó que la mirmecofagia varía entre estaciones, siendo en la estación de primavera cuando el consumo de hormigas es mayor y menor en otoño. En el estudio de Suárez-Rodríguez *et al.* (2018)

sobre aspectos reproductivos, registraron que el promedio de crías por camada es de  $8.3 \pm 0.6$  y que nacen con una LHC promedio de 26.1 mm (intervalo 20.4-33), también determinaron que las hembras con mayor LHC y con mayor peso presentaron un tamaño de camada mayor; sin embargo, las hembras con menor peso presentaron masa relativa de camada mayor. Martínez-Nova (2019), observó que *P. orbiculare* hace uso de diferentes microhábitats como: pastizal denso, pastizal medio, pastizal bajo y sitios abiertos; sin embargo, encontró que *P. orbiculare* prefiere pastizales densos como refugio; así mismo registró un mayor ámbito hogareño en individuos adultos ( $583.7 \pm 196.6 \text{ m}^2$ ) en comparación con individuos jóvenes ( $52.8 \pm 12.8 \text{ m}^2$ ). De acuerdo con el estudio de Hernández-Hernández (2020), *P. orbiculare* presenta una conducta reproductora en los meses de agosto y septiembre, la gestación se da entre los meses de octubre y marzo, culminando con eventos de parto de forma asincrónica entre abril y junio. Gómez-Benitez (2020) y Gómez-Benitez *et al.* (2021b) evidenciaron la importancia de los claros solares como espacios vitales para *P. orbiculare*, ya que son en ellos donde la especie lleva a cabo una conducta de termorregulación y donde se observó que las horas con menor incidencia solar son las preferidas por las crías y jóvenes, mientras las horas con mayor incidencia solar son las preferidas por los adultos. En adición, encontraron un fenómeno en el que las hembras entran en dormancia durante el periodo gestacional y mantienen la preñez por medio de una potencial diapausa embrionaria y por un abandono ocasional del refugio para cumplir con los requerimientos fisiológicos-térmicos. Gómez-Benitez *et al.* (2021a), registraron a la lagartija cornuda más pequeña (LHC= 34 mm) haciendo uso del chorro de sangre. Por último, Oviedo-Hernández (2021), estimó el tamaño poblacional y registró que es en el mes de abril cuando éste presenta su cúspide, mientras para los meses de diciembre, enero y febrero el tamaño poblacional declina drásticamente. Dicho autor también encontró



que la tasa de sobrevivencia es mayor en los meses de mayo, agosto y septiembre, y menor en diciembre y enero, presumiblemente debido a las bajas temperaturas y al periodo de sequía.

### **Justificación**

A pesar de que esta lagartija se distribuye ampliamente en México (Méndez de la Cruz *et al.*, 2003), hasta la fecha no hay estudios en *P. orbiculare* que hagan uso de la proyección matricial para su modelado demográfico. Como una consecuencia de lo anterior, quedan vacíos en su dinámica poblacional e historia de vida a lo largo y ancho de toda su distribución y resulta en un obstáculo a la hora de sugerir planes para su conservación (Wolf *et al.*, 2014; Omeyer *et al.*, 2021). Los estudios demográficos cobran importancia en la biología poblacional y evolución de las especies ya que son una herramienta dentro de la ecología que proporcionan información valiosa de las tasas vitales, dinámica poblacional e historia de vida (Stearns, 1994; Lemos-Espinal *et al.*, 2005; Rojas-González *et al.*, 2008; Vesey *et al.*, 2021). Por ello, la importancia del presente estudio es que permitirá conocer la dinámica de las tasas vitales de una especie de lagartija poco estudiada demográficamente, los procesos demográficos y estadios que aportan a su aumento poblacional, el estado de conservación en el que se encuentra la población y coadyuvar al conocimiento en la evolución de historias de vida de lagartijas.

## Objetivos

### *General*

- Describir y analizar la demografía de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM mediante el uso de matrices poblacionales.

### *Particulares*

- Estimar la tasa de crecimiento corporal (TCC) de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM.
- Estimar los parámetros: fecundidad y supervivencia, para la construcción del diagrama del ciclo de vida de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM.
- Estimar y analizar la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM.
- Realizar análisis de elasticidad al modelo demográfico matricial del ciclo de vida de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM.
- Analizar la aportación relativa de la fecundidad, el crecimiento y supervivencia, así como la de los estadios a la tasa finita de crecimiento poblacional, por medio de análisis de elasticidad presentados en el triángulo demográfico.

## **Materiales y Métodos**

### ***Sitio de estudio***

El presente estudio se llevó a cabo en el PCSM, un área natural protegida ubicada entre los municipios de Toluca y Zinacantepec (19° 20' 00'' a 19° 17' 47'' de latitud norte, y 99° 30' 00'' a 99° 43' 25'' de longitud oeste), a una altitud promedio de 2,700 msnm con una superficie total de 1,255 ha. En el sitio predomina un clima templado subhúmedo con una mayor precipitación pluvial que comprende los meses de mayo a octubre (promedio de 146 mm) y en menor cantidad entre los meses de noviembre a abril (promedio de 21.7 mm). La precipitación promedio anual es de 83.9 mm con intervalos que van de los 0 hasta los 298.2 mm y la temperatura promedio anual es de 17.2 °C con una mínima de -1.3 y una máxima de 28.1 °C. La temporada más cálida abarca los meses de febrero a julio (temperatura ambiental promedio de 18.7°C) y la más fría de agosto a enero (temperatura ambiental promedio 16.3 °C). Las fluctuaciones climatológicas aquí registradas corresponden al tiempo en el que se realizó el presente estudio (Figura 3). En cuanto a la vegetación del sitio, ésta se constituye principalmente por especies arbóreas de pinos y cedros; así como especies menores de matorrales, agaves, nopal y pastos amacollados (Gobierno del Estado de México, 2013). La herpetofauna presente en el PCSM está constituida por un total de cuatro anfibios (familias: Ambystomatidae, Hylidae, Ranidae y Scaphiropodidae) y por ocho de reptiles (familias: Anguidae, Colubridae, Natricidae, Phrynosomatidae y Viperidae). El área en la que se realizó el estudio abarcó un total de 1.4755 ha, correspondiendo a un polígono de forma irregular.

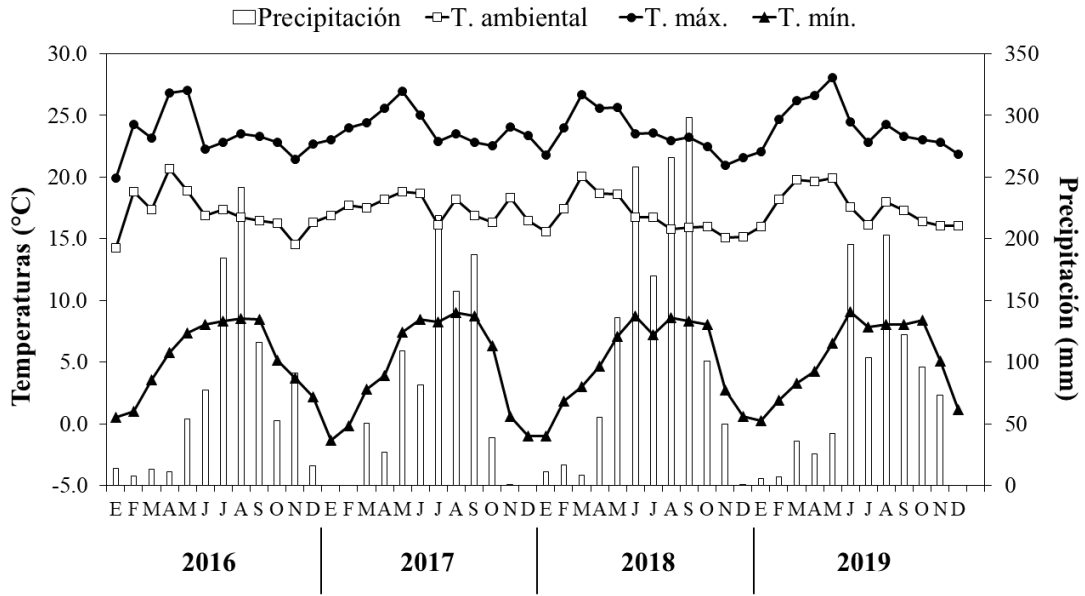


Figura 3. Precipitación, temperatura ambiental, temperatura máxima y temperatura mínima en el PCSM para el periodo 2016-2019. Información obtenida de la Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional de la CONAGUA, Observatorio Meteorológico de Toluca, clave 15126.

### ***Trabajo de campo***

De enero de 2016 a diciembre de 2019 se llevaron a cabo muestreos mensuales en el PCSM, con excepción del mes de diciembre de 2017 y del periodo de enero a marzo de 2018. A las lagartijas se les buscó de manera exhaustiva y aleatoria en el sitio. Al localizar a los individuos, estos se capturaron a mano libre y se les procedió a marcar de manera permanente mediante la ectomización de falanges (Tinkle, 1967). Para cada lagartija capturada se registraron los siguientes datos: 1) longitud hocico-cloaca (LHC) en milímetros, utilizando una regla plástica transparente, 2) sexo, por medio de la presencia de escamas post-cloacales presentes en machos (Sherbrooke, 2003), y 3) fecha de captura o recaptura. Después del registro de datos, cada lagartija fue liberada en el mismo punto donde se capturó. Datos de precipitación pluvial (mm) y temperatura (°C) se obtuvieron para los cuatro años de estudio a través del Observatorio Meteorológico de Toluca, clave

15126, Estado de México, México, de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2020), ubicado a 3.5 km, aproximadamente, al suroeste del sitio de estudio.

### ***Modelo de crecimiento corporal***

Con los datos de la LHC, se estimó la tasa de crecimiento corporal (TCC) de cada individuo. Solo se calcularon TCC de aquellos individuos en los que el periodo entre sus recapturas estuviese dentro del intervalo de  $\geq 30$  y  $\leq 100$  días, esto con la finalidad de reducir una posible subestimación ( $< 30$  días) o sobrestimación ( $> 100$  días) del crecimiento corporal (Van Devender, 1978, Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Las TCC se estimaron por medio de la siguiente ecuación:

$$TCC = (LHC_2 - LHC_1) / \text{número de días}$$

de esta manera la TCC revela los milímetros que creció cada lagartija por día y resulta de la diferencia de la segunda ( $LHC_2$ ) y primera longitud ( $LHC_1$ ), divididas entre el número de días que transcurrieron entre ambos datos. Con los datos de la LHC, se estimó solo una tasa de crecimiento corporal (TCC) de cada individuo, sin importar si fueron recapturados en múltiples ocasiones; lo anterior, para asegurar la independencia estadística de las tasas de crecimiento (Ortega-León *et al.*, 2007; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008a). Cabe mencionar que la medición de la  $LHC_2$  en individuos con múltiples recapturas se eligió de manera arbitraria siempre y cuando cumpliera con los supuestos explicados anteriormente.

Se realizaron regresiones lineales entre las TCC y la LHC promedio de las dos longitudes de cada individuo usadas para la estimación de la TCC / dos, esto para cada sexo considerando el dimorfismo sexual por talla que presenta esta especie (Oviedo-Hernández *et al.*, datos sin publicar). De acuerdo con lo predicho por el modelo de Von Bertalanffy

(1951, 1957), estas regresiones predicen que los individuos de tamaño menor presentarán tasas de crecimiento más altas en comparación con los individuos de tamaño mayor. Con lo anterior se obtuvieron los datos:

$a$  = tasa inicial de crecimiento (corte al eje de las  $y$ 's)

y

$b$  = parámetro característico de crecimiento (pendiente de la recta)

los mismos que se usaron para construir la curva de crecimiento corporal (ver más abajo). Se llevó a cabo un análisis de covarianza (ANCOVA) para comparar las TCC entre sexos usando la LHC promedio como covariable.

Para estimar la curva de crecimiento (crecimiento predicho por el modelo), se utilizó la ecuación que relaciona la longitud ( $L$ ) con la edad (Von Bertalanffy 1951; 1957; Lemos-Espinal *et al.*, 2005) dada por:

$$L = z (1 - ke^{-bt})$$

donde  $t$  es el tiempo transcurrido entre las dos longitudes,  $z$  refiere a la talla asintótica calculada por:

$$z = -a / b$$

$e$  es la base de los logaritmos naturales (2.718281), mientras que  $k$  es una constante calculada mediante:

$$k = 1 - LHC_0 / z$$

La talla de los neonatos al nacer ( $LHC_0$ ) fue igual al promedio de la talla a la que los neonatos nacieron en condiciones de cautiverio de acuerdo con Suárez-Rodríguez *et al.* (2018). Dicha longitud corresponde a una LHC de 26.1 mm.

Para contrastar el crecimiento observado junto con el calculado por el modelo (predicho), se le dio solución a la ecuación principal para conocer la edad (en días) de las lagartijas seguidas en campo, la cual se obtuvo por:

$$t = \frac{-\ln\left(\frac{z-L}{zk}\right)}{b}$$

El principal interés en este estudio por conocer la TCC, radicó en conocer el patrón de crecimiento entre las diferentes tallas y sexos de *P. orbiculare*, así como en la realización de una nueva categorización de estadios de manera anual basada en la curva de crecimiento que relaciona la LHC con la edad en días.

### ***Estimación de las tasas de supervivencia, recaptura y transición***

Con la información de capturas y recapturas de cada lagartija hembra se elaboró una historia de encuentros; es decir, presencia y ausencia de los individuos en campo. Dicha historia de encuentros es la base con la que se da entrada para retroalimentar el software MARK y en el calcular dos principales parámetros: tasa de supervivencia ( $\phi$ ) y probabilidad de recaptura ( $p$ ) de cada categoría de talla (Lebreton *et al.*, 1992, White y Burnham, 1999). Adicionalmente, también fueron calculadas tasas de transición; es decir, la probabilidad de crecimiento de una categoría específica a otra, usando un modelo de múltiples estados; este modelo divide a la supervivencia aparente ( $\phi$ ) en: supervivencia ( $S$ ) y transición por crecimiento ( $\psi$ ) (Brownie *et al.*, 1993; White y Burnham, 1999). MARK se

basa en pruebas de máxima verosimilitud para calcular los valores de probabilidad de recaptura ( $p$ ), supervivencia ( $S$ ) y transición ( $\psi$ ) que maximizan la probabilidad de obtener la historia de encuentros observada. Los diferentes parámetros se estimaron a partir de modelos que representan diferentes hipótesis biológicas (Lebreton *et al.*, 1992) en los cuales  $S$ ,  $p$  y  $\psi$  podrían ser constantes ( $\cdot$ ), variar entre grupos o estadios ( $g$ ) o entre ocasiones de muestreo (dependiente del tiempo =  $t$ ), así como en las diferentes interacciones posibles. El mejor modelo fue aquél que mostró el mayor ajuste a los datos y presentó el menor valor de criterio de información de Akaike (AIC). Para que un modelo sea considerado como el que mejor se ajusta a los datos y explica de manera fiable los valores de los diferentes parámetros, tiene que existir una diferencia de 2 o más en el valor del criterio Akaike ( $\Delta$ AIC) con el modelo subsecuente. Si esto no pasa, se asume que ambos modelos tienen el mismo ajuste (Burnham y Anderson, 2002).

En este estudio solo se estimó  $S$ ,  $p$ , y  $\psi$  para las hembras, debido a que es el sexo por el cual se obtiene el parámetro demográfico de la fecundidad utilizado en la construcción de las matrices (ver resultados). Por lo que, si se realiza el análisis en conjunto con los machos, dichos parámetros conllevarían a una interpretación errónea de la demografía y dinámica de esta población bajo estudio (Caswell, 2001).

Para indicar diferencias significativas, o no, entre los diferentes estadios respecto a los valores estimados de  $S$ ,  $p$ , y  $\psi$ , se usaron los intervalos de confianza (IC) al 95% estimados en MARK de cada parámetro. Se consideraron diferencias significativas entre estadios si los IC no se superponían y viceversa (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008b). Los tres parámetros estimados en MARK se miden de 0 a 1, donde valores cercanos a 0 indican poca probabilidad y valores cercanos a 1 indican alta probabilidad.



### ***Estimación de fecundidad***

Las entradas de la fecundidad (primera fila de la matriz) para cada estadio reproductor fueron estimadas por medio de la ecuación de la recta que relaciona la LHC con el tamaño de camada (Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018), dicha ecuación fue:  $TC = -11.784 + 0.261847 * LHC$ , en la cual se sustituyó el promedio anual de LHC de cada estadio reproductor. Los valores estimados de fecundidad se multiplicaron a su vez por la supervivencia correspondiente para cada estadio reproductor. Lo anterior, considera que los estadios reproductores sobrevivan un año antes de llegar a la temporada reproductora. De esta manera, las estimaciones de fecundidad pueden ser más verosímiles ya que se está considerando la probabilidad de que los individuos reproductores sobrevivan (censo de tipo post reproductor, Caswell, 2001). Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis o ANOVA para probar si el tiempo, de manera anual, tendría un efecto en la fecundidad promedio de cada estadio reproductor. Las pruebas antes mencionadas se aplicaron dependiendo si los datos de la fecundidad anual promedio presentaron distribución normal o no.

### ***Análisis matricial***

Se construyó una matriz en la cual se registraron los valores pertenecientes a las tasas vitales de las transiciones de tiempo: 2016-2017, 2017-2018 y 2018-2019, lo anterior debido a que no hubo un efecto del tiempo en los parámetros estimados en MARK y en la fecundidad (ver resultados).

Para dar entrada a los valores de las tasas vitales de supervivencia, crecimiento y fecundidad, se usó la propuesta de la matriz de Lefkovitch debido a que las diferentes entradas se basan en el número de estadios y permiten la permanencia (sobrevivencia sin crecimiento) de un estadio en específico (Caswell, 2001; Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Cada

estadio formó parte de los renglones ( $i$ 's) y columnas ( $j$ 's) de la matriz principal ( $a_{ij}$ ). Dicho lo anterior, la dimensión de la matriz fue de 3 x 3 ya que con el análisis de crecimiento corporal y la curva que relaciona la edad con la longitud, se categorizó en tres estadios (jóvenes, adultos I y adultos II, ver resultados) a los individuos de *P. orbiculare*. Las entradas resumen el aporte o contribución que realiza cada estadio ( $j$ 's) a otro ( $i$ 's) en un determinado intervalo de tiempo. En otras palabras, en la matriz principal ( $a_{ij}$ ) se ve reflejada la supervivencia de las lagartijas que pueden permanecer en el mismo estadio (permanencia, diagonal principal), pasar al siguiente estadio (crecimiento, subdiagonal) y en el caso de las categorías reproductoras, sobrevivir y aportar a la fecundidad (primer renglón). Las entradas de permanencia y crecimiento de la matriz derivaron de la tasa de supervivencia ( $S$ ) y transición/crecimiento ( $\psi$ ) estimados en MARK (Lebreton *et al.*, 1992; Nichols *et al.*, 1992). Dicho lo anterior, la probabilidad de supervivencia con permanencia; es decir, no crecimiento ( $P_{ij}$ ) se estimó mediante:

$$P_{ij} = S_j \times (1 - \psi_{ij}),$$

donde  $S_j$  es la tasa de supervivencia del estadio  $j$  y  $\psi_{ij}$  es la probabilidad de transición/crecimiento del estadio  $j$  al estadio  $i$ . La probabilidad de supervivencia con pasar al siguiente estadio (crecer), se estimó mediante:

$$C_{ij} = S_j \times \psi_{ij}$$

Por medio de las paqueterías “popdemo” (Stoot *et al.*, 2012) y “popbio” (Stubben y Milligan, 2007) en el software RStudio, se realizó el análisis matricial para la obtención de la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), estructura estable o vector  $w$ , valor reproductor o vector  $v$ , así como los análisis de elasticidad. El valor de  $\lambda$  puede tomar valores por debajo

o por encima de la unidad reflejando decremento o incremento poblacional, respectivamente, también puede tomar el valor de la unidad indicando una población estable. Mediante un procedimiento de remuestreo (bootstrap), se estimaron los intervalos de confianza (95%) de  $\lambda$ . Lo anterior, consistió que en RStudio se obtuvieran 1000 nuevos valores aleatorios basados en distribuciones normales de las tasas de supervivencia ( $S$ ) y transición ( $\psi$ ) para cada estadio usando la media de cada uno de los parámetros y su error estándar proporcionados por MARK. También se obtuvieron 1000 nuevos valores de fecundidad para los estadios reproductores usando su media y desviación estándar. Con los 1000 valores de cada parámetro (supervivencia, transición y fecundidad) se dio entrada al programa para construir 1000 matrices derivadas, con las cuales se obtuvieron 1000 lambdas. Los intervalos de confianza al 95% se obtuvieron tras ordenar de menor a mayor los 1000 valores de  $\lambda$  y se eligió los valores 25 y 975, los cuales pertenecieron al límite inferior y al límite superior, respectivamente (Caswell, 2001; Zúñiga-Vega *et al.*, 2007; Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). Si el límite inferior (valor 25) de la tasa de crecimiento poblacional calculado resulta por encima de uno, se considera que la población bajo estudio se encuentra en aumento numérico, si este incluye la unidad se considera una población estable. Esto es similar para el límite superior (valor 975) (Caswell, 2001). El cálculo del vector propio dominante derecho, o la estructura estable de la población ( $w$ ); así como del vector propio dominante izquierdo, o valor reproductor ( $v$ ), se basa en el método de potencia de Caswell (2001). Por medio de una prueba de Chi-cuadrada ( $\chi^2$ ) se probó las diferencias entre la estructura de la población proyectada (vector  $w$ ) y la estructura de la población observada.

Se estimaron matrices de elasticidad a partir de las paqueterías en RStudio antes mencionadas. Las elasticidades estiman el aporte relativo de las tasas vitales de la matriz principal ( $a_{ij}$ ) a la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) (De Kroon *et al.*; 2000; Caswell, 2001). La propiedad principal de las matrices de elasticidad es que, al sumar los valores de la supervivencia, crecimiento y fecundidad, resultarán igual a la unidad, por lo que es muy útil a la hora de hacer comparaciones de la contribución relativa de los procesos demográficos a la tasa finita de crecimiento poblacional (Silvertown *et al.*, 1996). El sumar los valores de la diagonal principal en la matriz de elasticidad, da paso a conocer el valor y aporte de la permanencia indicando sobrevivencia sin crecimiento (Figura 4), para el caso del crecimiento, su valor se obtuvo al sumar los valores de las entradas de las subdiagonales inferiores de la matriz indicando sobrevivencia y crecimiento a un estadio superior (Figura 4), y en el caso de la fecundidad se sumaron los valores de las categorías reproductoras correspondientes al primer renglón (Figura 4). Para conocer la contribución relativa al crecimiento poblacional correspondiente para cada estadio, se sumaron los valores de las columnas ( $j$ 's) de la matriz de elasticidad que corresponden a cada estadio en los que se categorizaron los individuos de *P. orbiculare*.

		$j$ 's		
		Crías	Jóvenes	Adultos
$i$ 's	Crías	P	--	F
	Jóvenes	C	P	--
	Adultos	C	C	P

Figura 4. Matriz ejemplo para la obtención de las elasticidades de los procesos demográficos y estadios. Véase que el proceso de permanencia (P, verde) se ubica en la diagonal principal, el crecimiento (C, azul) por debajo de la diagonal principal (subdiagonal) y la fecundidad (F, salmón) en el primer renglón correspondiente a la categoría reproductora (Adultos).

Para observar de manera gráfica los valores de las elasticidades de los procesos demográficos, se construyó un gráfico conocido como triángulo demográfico propuesto por Silvertown *et al.* (1996; Figura 5), en el cual se representa en cada uno de sus lados los tres procesos demográficos con valores de cero a uno; así, la ubicación del punto resultante, en relación con la cercanía al vértice que corresponda al valor de uno, implicó que ese es el proceso con mayor contribución relativa para el crecimiento poblacional (Silvertown *et al.*, 1996; Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

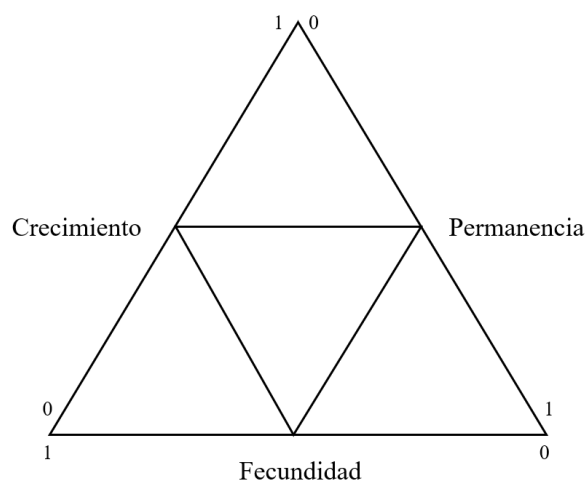


Figura 5. Triángulo demográfico en el cual se presentan los valores de elasticidad de los tres procesos demográficos que presenta una población.

Todos los análisis estadísticos realizados en el presente estudio se llevaron a cabo en el software Statgraphics Centurion ver. XVI. I ® y se consideró un  $\alpha = 0.05$  en todos los casos.

## Resultados

### *Relación longitud-TCC*

Se calculó un total de 162 tasas de crecimiento individuales (TCC [mm/día]; 84 para hembras y 78 para machos). La regresión lineal (por separado para cada sexo debido a un dimorfismo sexual presente en la talla) con la TCC como variable dependiente y la LHC promedio como variable independiente indicó una relación significativa y negativa para cada uno de los sexos (hembras:  $F_{1,84} = 40.75$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 33.0$ ; machos:  $F_{1,78} = 75.63$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 49.8$ ), en otras palabras, los individuos de menor tamaño fueron los que presentaron mayores TCC (Figura 6). Sin embargo, la comparación de líneas de regresión de hembras y machos no indicó existencia de diferencias en la TCC, un aspecto que fue respaldado por el análisis de ANCOVA ( $F_{1,162} = 0.07$ ,  $P = 0.7856$ ), por lo que los datos de ambos sexos se representaron en una sola línea de regresión (Figura 6). De dicha regresión, se usaron la tasa inicial de crecimiento ( $a$ ) y el parámetro inicial de crecimiento ( $b$ ) para la construcción de la curva.

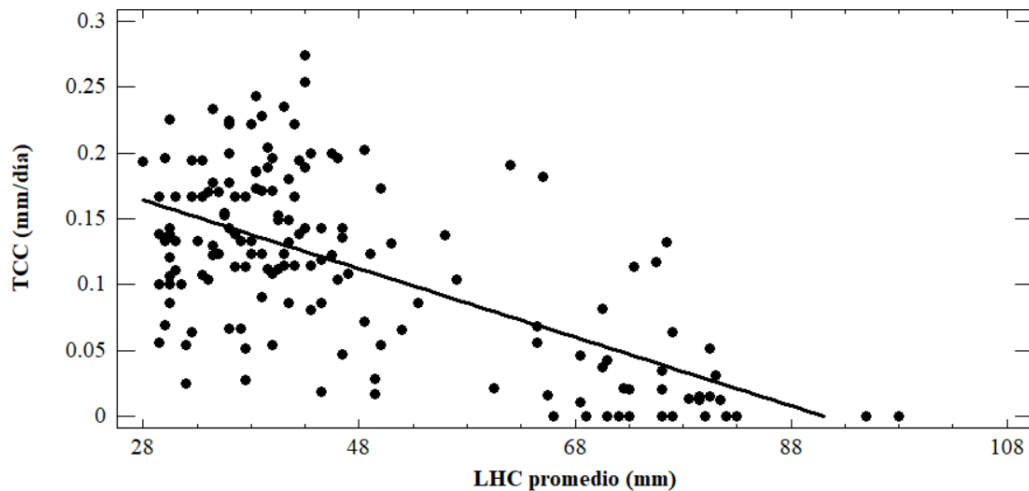


Figura 6. Línea de regresión con datos de ambos sexos que relaciona la Tasa de Crecimiento Corporal (mm/día) y la Longitud Hocico Cloaca de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

### ***Estimación de edades y categorización de los individuos***

Al no existir diferencias en el patrón de crecimiento entre sexos, se construyó una sola curva de crecimiento combinando la información de todos los individuos. Los valores usados en la ecuación que relaciona la longitud con la edad en días para la obtención de la curva de crecimiento fueron:  $a = 0.237167$  (corte al eje de las  $y$ 's),  $b = -0.00260589$  (parámetro característico de crecimiento o pendiente de la recta),  $z = 91.01$  (asíntota) y  $k = 0.713224$  (constante). Con información de las recapturas se les asignó a los individuos su edad de acuerdo con el modelo y se verificó el crecimiento observado en campo, mismo que se comparó con el crecimiento predicho (Figura 7).

La curva de crecimiento permitió estimar las edades y también la categorización de los individuos de *P. orbiculare* en tres distintos estadios. Se consideró en la categoría de jóvenes a aquellas lagartijas desde su nacimiento hasta que alcanzan una LHC de 65 mm en su primer año (sombreado azul en Figura 7). A inicios del segundo año, las lagartijas de ambos sexos alcanzan la madurez sexual (a principio de primavera con observaciones de campo) a una LHC de 66 mm (línea roja en Figura 7) que corresponde a 366 días de edad (línea azul en Figura 7) y hasta los 81 mm LHC (sombreado verde en Figura 7). Estos individuos fueron considerados como adultos I. En los adultos II se categorizaron aquellas lagartijas hembras y machos desde los 82 mm de LHC (a los 731 días) en adelante (sombreado rosa en Figura 7). La principal diferencia entre las categorías reproductoras radica en haber alcanzado la asíntota que indica tasas de crecimiento corporal casi insignificantes, tal es el caso de adultos II ( $TCC \approx 0.001$  mm / día, Cuadro 1). Sin embargo, en el presente estudio, el estadio adultos II involucró individuos con  $TCC \geq 0.001$  y  $\leq 0.049$  mm/día; lo anterior, debido a la baja  $n$  de individuos asíntóticos (Cuadro 1). La curva de

crecimiento indica subestimaciones y sobrestimaciones de la edad en la mayoría de las lagartijas seguidas en campo ya que sus trayectorias de crecimiento observadas se encuentran por debajo y por encima de lo predicho por el modelo (Figura 7). Dicho lo anterior, el modelo de crecimiento aquí presentado puede ser confiable para la estimación de la edad de esta especie, correspondiendo a un modelo de curva de crecimiento promedio. Cabe destacar que dos procesos demográficos se pueden observar en la curva de crecimiento: 1) progresión, lagartijas hembras que antes del año ya han alcanzado la madurez sexual, y 2) estasis, lagartijas de ambos sexos que después del año no alcanzaron la talla a la madurez sexual (Figura 7).

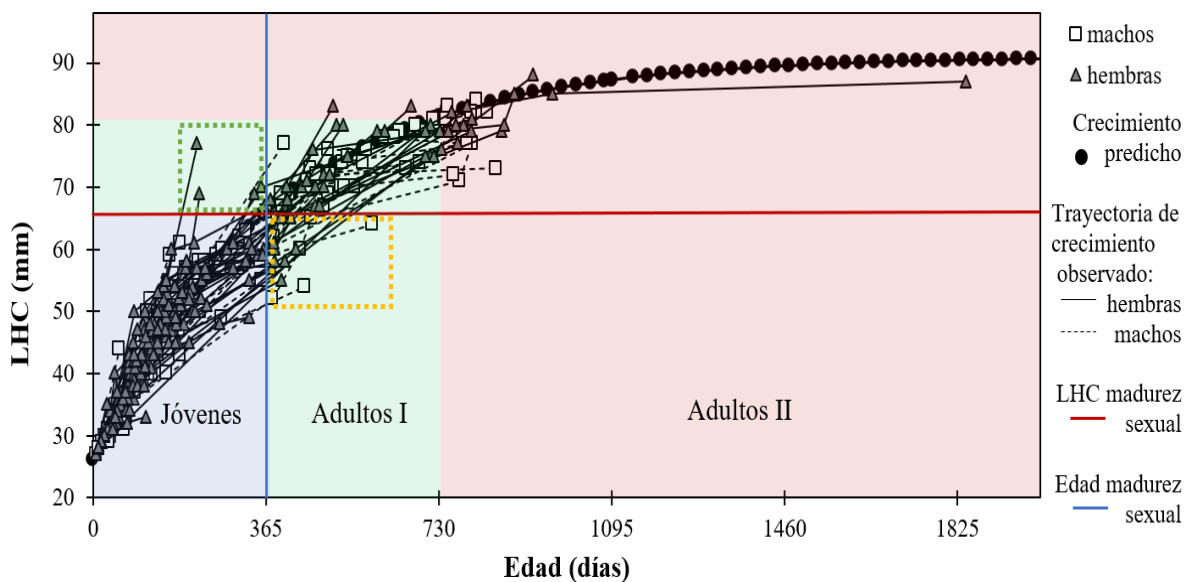


Figura 7. Curva de crecimiento corporal predicha por el modelo de Von Bertalanffy y crecimiento corporal observado para ambos sexos de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Cuadro punteado verde muestra individuos hembras en progresión y rectángulo punteado amarillo muestra a hembras y machos en estasis.



Cuadro 1. Tasa de crecimiento corporal (TCC [mm/día]) entre los individuos de los diferentes estadios con datos de ambos sexos combinados de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). EE = error estándar,  $n$  = número de individuos.

Estadio	TCC (mm/día) $\pm$ EE	$n$
Jóvenes	0.1361 $\pm$ 0.0049	129
Adultos I	0.0310 $\pm$ 0.0072	28
Adultos II	0.001 $\pm$ --	5

***Selección del modelo para la obtención de la tasa de supervivencia, la probabilidad de recaptura y de transición***

Se corrieron 11 modelos hipotéticos que estimaron la tasa de supervivencia, recaptura y transición. El modelo que resultó con mejor ajuste fue aquel en donde la tasa de supervivencia ( $S$ ), probabilidad de recaptura ( $p$ ) y probabilidad de transición/crecimiento ( $\psi$ ) estuvieron en función del grupo ( $g$  = estadios, Cuadro 2). Este modelo fue el que obtuvo el menor valor de información en el criterio Akaike ( $AIC = 2397.55$ ) y un apoyo del 98.6% ( $wAIC = 0.986$ ). Adicionalmente, dicho modelo fue el que explicó mejor la historia de encuentros observada, ya que existe una diferencia real al indicar un valor mayor a dos comparado con el segundo modelo mejor ajustado ( $\Delta AIC = 8.62$ , Cuadro 2), el cual resultó con un apoyo solo del 13% ( $wAIC = 0.13$ ). Los modelos restantes no tuvieron apoyo ( $wAIC = 0$  en todos los casos, Cuadro 2).

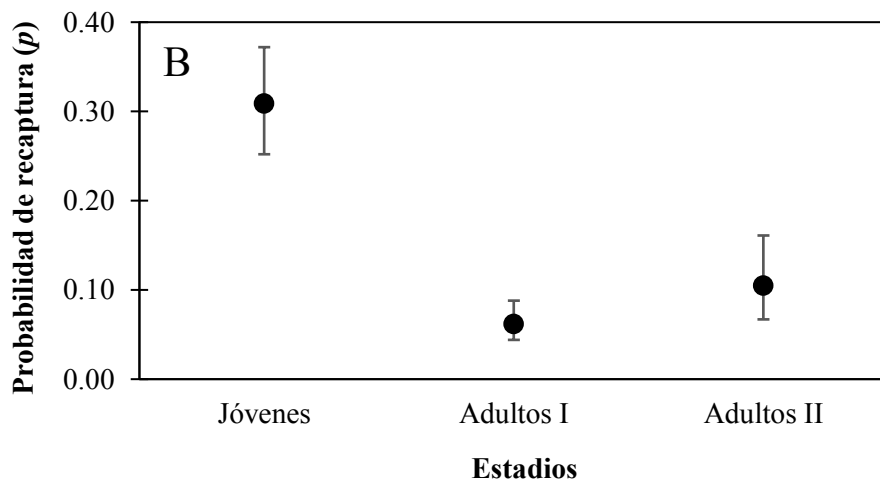
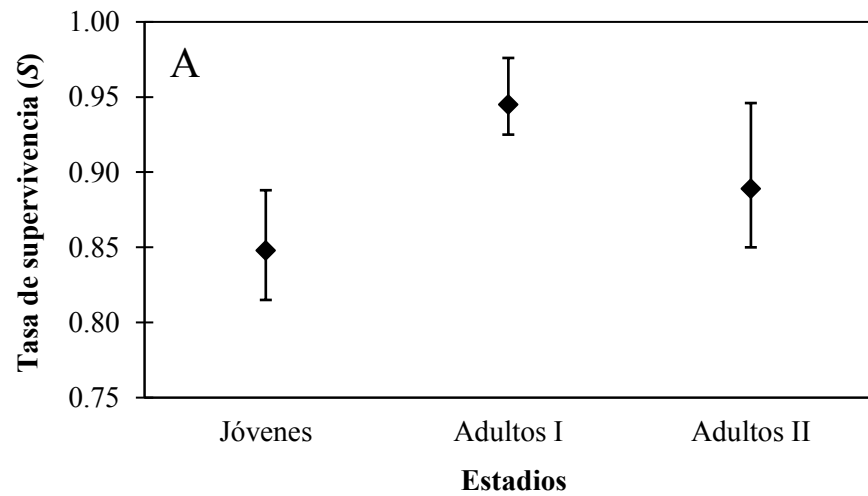
Cuadro 2. Resultado de los 11 modelos ajustados en MARK para la obtención de los parámetros: tasa de supervivencia ( $S$ ), probabilidad de recaptura ( $p$ ) y probabilidad de transición ( $\psi$ ) de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Se destaca en negritas el modelo mejor apoyado. (g) = grupo (estadio), (.) = constante en el tiempo, (t) = dependiente del tiempo y (\*) = indica interacciones.

Modelo	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	No. parámetros
<b><math>S(g) p(g) \psi(g)</math></b>	<b>2397.55</b>	<b>0</b>	<b>0.986</b>	<b>12</b>
$S(.) p(g) \psi(g)$	2406.17	8.62	0.13	10
$S(t) p(g) \psi(g)$	2449.93	52.37	0	52
$S(g) p(g) \psi(.)$	2468.04	70.48	0	7
$S(g) p(.) \psi(g)$	2477.27	79.72	0	10
$S(.) p(g) \psi(.)$	2491.62	94.06	0	5
$S(t) p(.) \psi(g)$	2513.90	116.34	0	50
$S(.) p(.) \psi(.)$	2531.46	133.90	0	3
$S(g^*t) p(g) \psi(g)$	2623.01	225.45	0	157
$S(g^*t) p(.) \psi(.)$	2755.45	357.89	0	130
$S(g^*t) p(g^*t) \psi(g)$	2919.45	521.89	0	262

### ***Tasa de supervivencia, recaptura y transición***

Debido a que nuestro mejor modelo solo estuvo en función del grupo (g = estadios) obtuvimos tasas de supervivencia ( $S$ ), probabilidad de recaptura ( $p$ ) y probabilidad de transición/crecimiento ( $\psi$ ) que no variaron en los diferentes años de estudio (Cuadro 2). En general, la supervivencia fue alta para los tres estadios, sin embargo, la mayor tasa de supervivencia ( $S$ ), la presentaron los adultos I ( $S= 0.94$ ) seguido por adultos II ( $S= 0.88$ ) y no existieron diferencias significativas entre estos dos casos debido a un solapamiento entre los IC al 95% (Figura 8A). Los jóvenes presentaron la menor tasa de supervivencia ( $S= 0.84$ ) pero esta no fue significativamente diferente de adultos II (solapamiento de los IC al 95%), pero sí de adultos I (no hubo solapamiento de los IC de confianza al 95%) (Figura 8A). La probabilidad de recaptura ( $p$ ) en general fue baja. Sin embargo, los jóvenes tuvieron la mayor probabilidad de ser recapturados ( $p= 0.30$ ) seguido por los adultos II ( $p=$

0.10) y por último los adultos I ( $p= 0.06$ ) sin existir diferencias en estos dos últimos (solapamiento de los IC al 95%) (Figura 8B). También la probabilidad de transición/crecimiento ( $\psi$ ) fue baja; a pesar de ello, la probabilidad de crecer de joven a adulto I tendió a ser mayor ( $\psi= 0.09$ ), seguido de crecer de adulto I a adulto II ( $\psi= 0.03$ ) (Figura 8C).



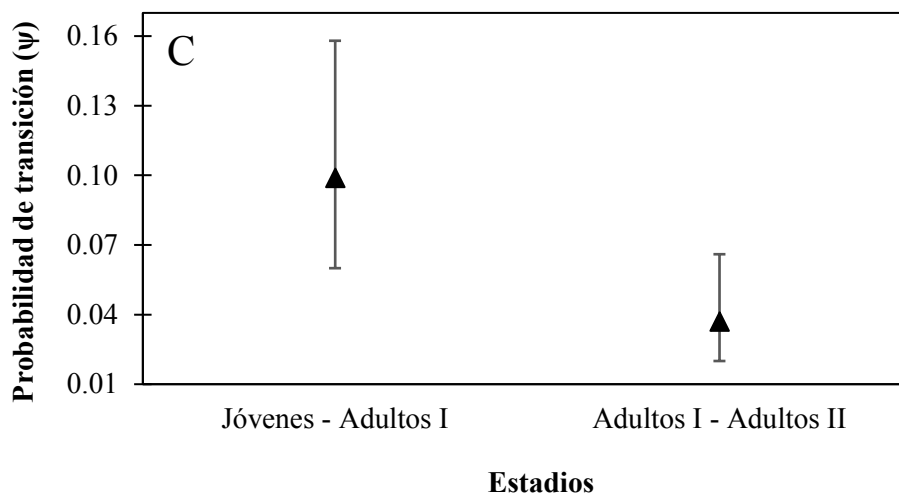


Figura 8. Estimaciones de los parámetros: tasa de supervivencia ( $S$ , A), probabilidad de recaptura ( $p$ , B) y probabilidad de transición ( $\psi$ , C), por estadios de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio. Se muestran IC al 95%.

### ***Fecundidad***

El valor promedio estimado de la fecundidad (derivado de la ecuación de la recta que relaciona la LHC con el tamaño de camada, Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018) para hembras de entre los 66 y 81 mm de LHC (adultos I,  $n = 138$ ) fue de  $7.2 \pm 0.9$  crías por camada, mientras que para las hembras  $\geq 82$  mm de LHC (adultos II,  $n = 70$ ) el valor promedio estimado de fecundidad fue de  $10.3 \pm 1.07$  crías por camada (ver Figura 9, Cuadro 3). Los valores de fecundidad para adultos I no presentaron una distribución normal (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $D_{\max} = 0.110$ ,  $D_{\min} = 0.141$ ,  $P = 0.007$ ) y no se evidenció un efecto del tiempo en los valores promedio de fecundidad para este estadio (Kruskal-Wallis  $H_{3,138} = 1.56$ ,  $P = 0.66$ ); en el caso de los adultos II los valores de fecundidad si mostraron una distribución normal (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $D_{\max} = 0.148$ ,  $D_{\min} = 0.143$ ,  $P = 0.09$ ), pero tampoco se encontró efecto del tiempo en su fecundidad promedio por año ( $F_{3,70} = 1.73$ ,  $P = 0.16$ ).

### ***Análisis matricial***

Puesto que los valores de la tasa de supervivencia ( $S$ ) y la probabilidad de transición/crecimiento ( $\psi$ ) estimados en MARK no tuvieron efecto del tiempo y del mismo modo la fecundidad para cada categoría reproductora (ver secciones anteriores), se construyó una sola proyección matricial basado en el diagrama del ciclo de vida de la población (Figura 9) en la que se resumieron los valores de las tasas vitales de *P. orbiculare* en cuatro años de estudio (2016 - 2019, Cuadro 3). La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) tuvo una proyección por encima de la unidad ( $\lambda = 1.59$ ) indicando un aumento poblacional del 59% y de acuerdo con los IC al 95% la población se encuentra en aumento numérico ya que el intervalo inferior se encuentra por encima de la unidad (Cuadro 3). El vector propio dominante derecho ( $w$ ) evidenció que los jóvenes es el estadio que está en mayor proporción en condiciones de la estructura estable por estadios, seguido por adultos I y adultos II; sin embargo, la estructura proyectada difirió significativamente de la observada ( $\chi^2 = 13.79$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0.0010$ ). En cuanto al vector propio dominante izquierdo ( $v$ ), reflejó mayor valor reproductor en adultos II, seguido por adultos I y por último en jóvenes (Cuadro 3).

El análisis de elasticidad para los cuatro años de estudio (Cuadro 4) evidenció que la permanencia de adultos I tuvo el mayor valor de elasticidad (0.30), seguido por el crecimiento de jóvenes (0.23). Las elasticidades de la permanencia de jóvenes y fecundidad de adultos I tuvieron elasticidades similares (0.21 y 0.217, respectivamente). El crecimiento de adultos I a adultos II, así como la fecundidad de adultos II y su permanencia correspondieron a los valores de elasticidad más bajos (0.012, 0.013 y 0.016, respectivamente). Las elasticidades correspondientes a los procesos demográficos (Cuadro

5) demostraron que la permanencia fue el proceso con mayor valor de elasticidad (0.53). Los procesos de crecimiento y de fecundidad reflejaron valores bajos y similares (0.24 y 0.23, respectivamente). Este apoyo relativo de los procesos demográficos a la tasa de crecimiento poblacional se muestra en el triángulo demográfico (Figura 10). En este se refleja que la ubicación de la población de *P. orbiculare* bajo estudio tendió a situarse hacia el vértice inferior derecho el cual indica mayor valor de elasticidad perteneciente al proceso demográfico de la permanencia (Figura 10). Las elasticidades por estadio indicaron que fueron los adultos I los que reflejaron mayores valores de elasticidad (0.53), seguido por los jóvenes (0.44) y los adultos II fueron los que tuvieron la más baja elasticidad (0.03) (Cuadro 5).

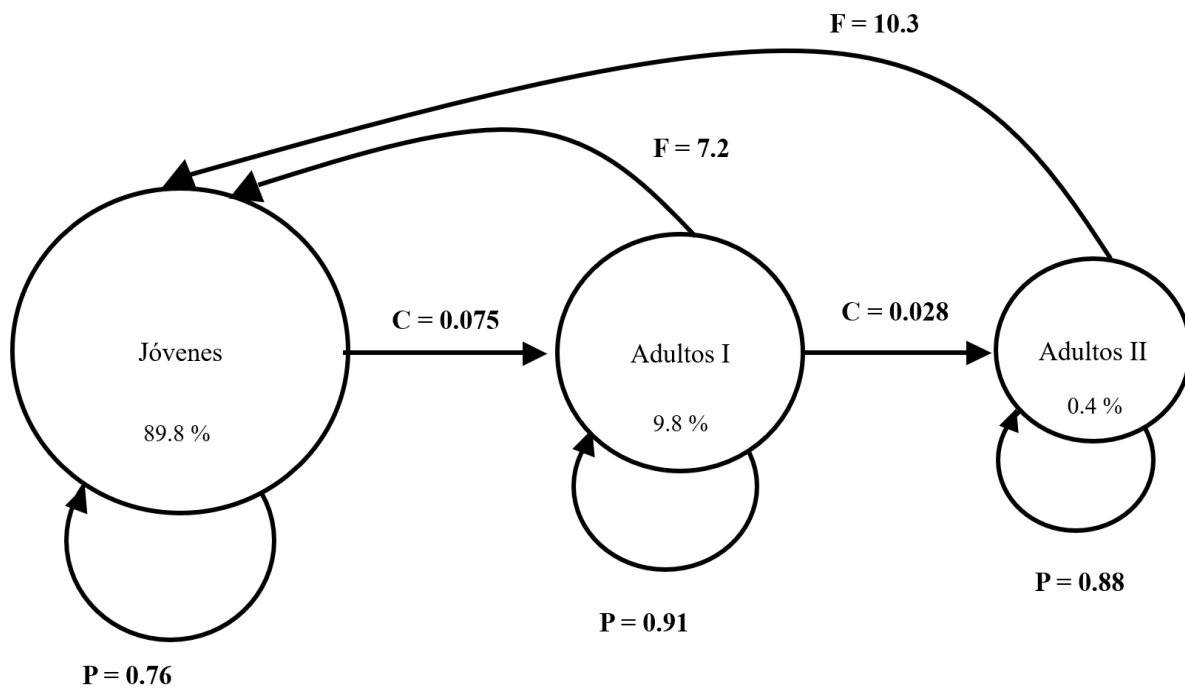


Figura 9. Diagrama del ciclo de vida de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Los círculos representan los estadios en que fue categorizada la población. El tamaño de cada círculo va acorde a la proporción de cada estadio y se muestran sus respectivos porcentajes. Las flechas y sus valores indican las contribuciones que hace un estadio específico a otro. F = fecundidad, P = permanencia y C = crecimiento.

Cuadro 3. Matriz de proyección poblacional de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019). Se muestra el valor de la tasa de incremento poblacional ( $\lambda$ ) con IC al 95% entre paréntesis.  $q_x$  = tasa de mortalidad correspondiente para cada estadio,  $w$  = estructura estable de la población proyectada por estadios,  $v$  = valor reproductor correspondiente para cada estadio.

$\lambda = 1.59 (1.40 - 1.77)$					
	Jóvenes	Adultos I	Adultos II	$w$	$v$
Jóvenes	0.76	7.2	10.3	0.898	1
Adultos I	0.075	0.91	0	0.098	11.1
Adultos II	0	0.028	0.88	0.004	14.4
$q_x$	0.17	0.06	0.12		

Cuadro 4. Matriz de elasticidades de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

Elasticidades (2016-2019)			
	Jóvenes	Adultos I	Adultos II
Jóvenes	0.21	0.217	0.013
Adultos I	0.23	0.30	0
Adultos II	0	0.012	0.016

Cuadro 5. Matriz de elasticidades por proceso demográfico y estadios de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

Proceso demográfico (2016-2019)	
Fecundidad	0.23
Crecimiento	0.24
Permanencia (estasis)	0.53
Estadio (2016-2019)	
Jóvenes	0.44
Adultos I	0.53
Adultos II	0.03

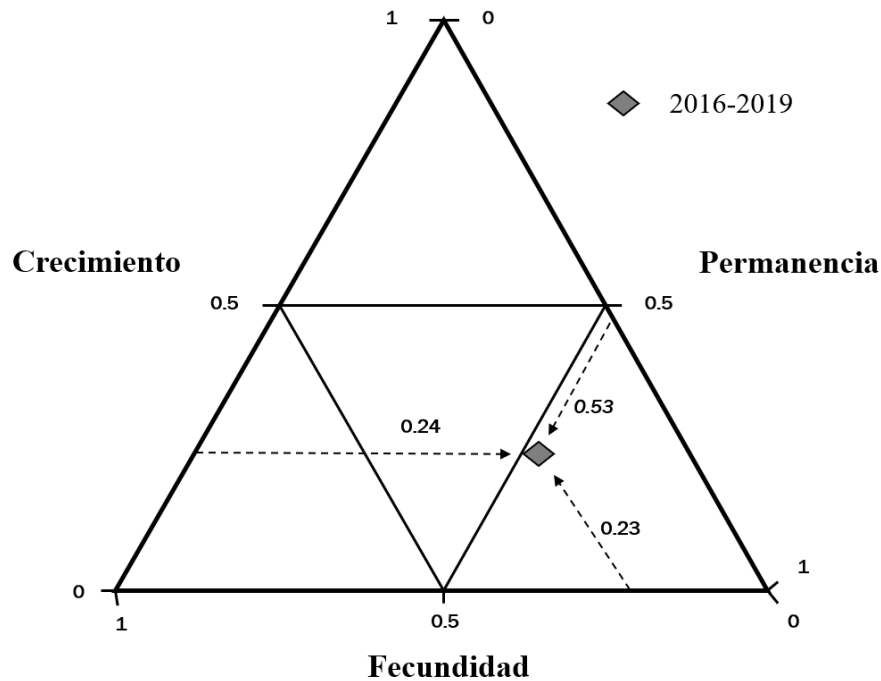


Figura 10. Ordenación de los valores de elasticidad de los diferentes procesos demográficos de una población de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM durante cuatro años de estudio (2016-2019).

## Discusión

El estudio de los rasgos de historia de vida y su dinámica son clave para conocer el estado de las poblaciones (Caswell, 2001). Para la población de *P. orbiculare* bajo estudio, los análisis en los rasgos de: crecimiento, fecundidad y supervivencia, aportaron información demográfica con la cual es posible plantear diversas hipótesis de su causalidad respecto a las interacciones con su hábitat y con las características intrínsecas de esta lagartija. En general, el crecimiento corporal se presentó a tasas aceleradas en los jóvenes como se había registrado previamente (Hernández-Navarrete, 2018) y tiene que ver con las diferencias de actividades durante la ontogenia (Van Sluys, 1998; Hernández-Navarrete, 2018). A diferencia del estudio previo de Hernández-Navarrete (2018), fue categorizado un



nuevo estadio reproductor (adultos II) para la misma población. Dicho estadio, contribuyó a conocer aspectos más complejos de su reproducción, ya que un estudio previo en esta misma población registró la fecundidad funcional en un solo estadio reproductor (tamaño de camada; Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018), pero no la demográfica; es decir, no se contempló la probabilidad que tienen las hembras de sobrevivir, por lo que en el presente estudio se reporta una fecundidad más cercana a la realidad. También, se reporta una alta probabilidad de supervivencia de las lagartijas en todos los estadios en los cuatro años que duró el estudio, esto parece ser un factor que sugiere que esta población se encuentra en aumento numérico tal y como se ha registrado en otras especies de lagartijas y también en plantas (Silvertown *et al.*, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008). Aunque la autoecología permite explicar los resultados encontrados en el presente estudio, también es plausible explicar los patrones de rasgos de historia de vida entorno a la presión de la mortalidad en estadios adultos como la fuerza selectiva que moldea las características demográficas (Stearns, 1994), en otras palabras, se discute a la luz de la teoría del continuo rápido–lento de la evolución de historias de vida los hallazgos aquí reportados.

### ***Crecimiento corporal***

La predicción de un mayor crecimiento corporal en estadios de menor longitud se cumple en la población estudiada de *P. orbiculare* durante cuatro años; como lo predice el modelo de Von Bertalanffy. Lo anterior, concuerda con lo registrado para una amplia lista de especies de lagartijas con variación en la esperanza de vida, en las cuales se encuentran especies de los géneros: *Anolis*, *Sceloporus*, *Tropidurus*, *Liopholis*, *Xenosaurus* y *Heloderma* (Schoener y Schoener, 1978; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Van Sluys, 1998; Ortega-León *et al.*, 2007; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008a; Rojas-González, 2008; Smith *et*

*al.*, 2010; Atkins *et al.*, 2019), por mencionar algunos; así como en especies dentro del género, por ejemplo, *P. douglassi brevirostre* (Powell y Russell, 1985) y *P. cornutum* (Vesey *et al.*, 2021). Una de las principales hipótesis que trata de explicar la diferencia existente entre el crecimiento corporal respecto a la talla, es aquella que se basa en cómo se asignan los recursos energéticos del ambiente entre las diferentes actividades biológicas, principalmente en las que se encuentran relacionadas con el crecimiento y la reproducción, lo cual implica la sobrevivencia (Stearns, 1994; Van Sluys, 1998, Rojas-González *et al.*, 2008). En términos biológicos generales, la adecuación de un organismo se maximiza cuando alcanza la edad reproductora y se reproduce, de tal manera que los individuos de menores tallas primero canalizan la energía obtenida en el aumento somático para después desarrollar la descendencia, así como cargar/cuidar la nidada o camada, y/o recorrer distancias para la búsqueda de pareja. También, es plausible pensar que la existencia de una posible divergencia trófica cause diferencias en el crecimiento corporal entre estadios debido al diferencial de nutrientes en los ítems alimenticios, probablemente por una relación existente (aun no comprobada para la población bajo estudio de *P. orbiculare*) entre el tamaño de la presa con el tamaño del hocico de los diferentes estadios (Rojas-Hernández, 2018). La tasa de crecimiento corporal aquí estimada de *P. orbiculare* difiere de otras dos especies del género y resulta ser más lenta cuando se compara con las tasas de crecimiento corporal de *P. platyrhinos* y *P. douglassi brevirostre* (Pianka y Parker, 1975; Powell y Russell, 1985). Para el caso de *P. platyrhinos*, el incremento acelerado estimado en su tamaño pudo verse afectado debido a la baja muestra colectada de individuos o incluso por efecto de haber colectado los individuos en sus primeros días de vida lo que condujo a obtener mayores tasas de incremento corporal como es sugerido por Smith *et al.* (2010). En el caso de *P. douglassi brevirostre*, las diferencias en el crecimiento parecen

apuntar a las disimilitudes en el tamaño corporal entre esta especie y *P. orbiculare*, ya que *P. douglassi brevirostre* resulta ser una especie de menor tamaño (como se ha evidenciado en otros phrynosomatidos de latitudes mayores, Angilletta *et al.*, 2004; Hughes *et al.*, 2019), por lo que el crecimiento corporal tiende a ser más acelerado para alcanzar más rápido la madurez sexual, quizá esto debido a una mayor presión impuesta por el ambiente en la supervivencia de especies de tamaños menores (ver revisiones de Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González, 2008).

Una vez que los individuos de ambos sexos de *P. orbiculare* han alcanzado la madurez sexual, estos comienzan a disminuir su crecimiento corporal. La razón principal de lo anterior es que la energía obtenida ahora se invierte principalmente en actividades que involucran la reproducción, como el recorrer distancias más largas en busca de pareja con la finalidad de aumentar las cópulas (Rojas-Hernández, 2022) o en procesos fisiológicos relacionados con mantener el desarrollo embrionario y más cuando la preñez ocurre bajo un escenario de múltiples restricciones ambientales (Gómez-Benitez, 2020).

El dimorfismo sexual por talla con sesgo hacia las hembras tiene amplio registro en el género *Phrynosoma* (Pianka y Parker, 1975; Russell y Powell, 1985; Zamudio, 1998; Endriss *et al.*, 2007; Hult y Germano, 2015; Vesey *et al.*, 2021) y *P. orbiculare* no resulta ajeno, ya que las hembras son 5.97% más largas en LHC que los machos (Oviedo-Hernández *et al.*, datos sin publicar). Por esta razón, era de esperar que las hembras presentaran una tasa de crecimiento corporal mayor (por ejemplo, Van Sluys, 1998); sin embargo, en el presente estudio no se registraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento corporal de hembras comparadas con las exhibidas por los machos. Se consideran tres razones por las cuales no se encontró diferencias en las tasas de crecimiento

corporal entre sexos a pesar de un dimorfismo sexual en el tamaño: 1) la no existencia de diferencias en los recursos tróficos. Lo anterior, aunque solo fue registrado para los estadios sexualmente maduros en el PCSM, es de pensar que una dieta no diferencial (índice de similitud de Pianka:  $O_{jk} = 0.9999$ , valor cercano a uno indica similitud en dieta, Rojas-Hernández, 2018) entre individuos tenga el mismo aporte nutricional destinado al crecimiento y, por lo tanto, no existan diferencias en el mismo, 2) en ectotermos es común que la temperatura sea un factor determinante en el crecimiento corporal (Rojas-González *et al.*, 2022). En relación con lo anterior, las hembras de *P. orbiculare* en el PCSM tienden más hacia una estrategia de termorregulación a través de la tigmotermia, mientras que los machos optan por una estrategia de heliotermia (Suárez-Rodríguez, 2014). La estrategia de heliotermia pudiera estar confiriendo a los machos la capacidad de explotar la temperatura ambiental y en respuesta crecer a la misma tasa que las hembras, aunque estos alcancen tallas más pequeñas, y 3) una mayor presión por una menor esperanza de vida. Un patrón casi general es que, en especies con diferencia intrasexual en esperanza de vida, el crecimiento corporal se presenta a tasas aceleradas en el sexo con mayores riesgos de morir (Stearns, 1994). Aunado a lo anterior, los hallazgos de Hernández-Navarrete (2018), por medio del seguimiento de individuos en campo y el conteo de anillos de crecimiento en las falanges, se registró que los machos de *P. orbiculare* en el PCSM son menos longevos que las hembras, es decir, la mortalidad ejerce mayor presión en los machos, este fenómeno puede estar causando que los machos asignen una mayor energía a su crecimiento corporal y alcancen la madurez sexual a la misma edad que las hembras para así incrementar su adecuación antes de morir. En adición, alcanzar la madurez sexual a la misma edad que las hembras, pero alentado su crecimiento después de este punto, pudiera estar resultando

ventajoso para los machos el tener un tamaño pequeño que otorgue la capacidad de una mayor movilidad y que permita aumentar el número de cópulas (Zamudio, 1998).

De acuerdo con la curva que relaciona la edad con la longitud, se observó que tanto hembras como machos alcanzan la madurez sexual a los 366 días de edad y a una LHC de 66 mm. Esto es significativamente más rápido en comparación con lo que se tardan especies de mayor tamaño y de mayor longevidad como especies de lagartijas del género *Xenosaurus* (Zúñiga-Vega *et al.*, 2007; Rojas-González; 2008; Zamora-Abrego *et al.*, 2012) y *Heloderma* (Smith *et al.*, 2010) y es relativamente retardado si se compara con otras lagartijas de menor tamaño y vida corta que alcanzan la edad reproductora a edades y longitudes mucho menores como: *P. douglassi*, *Sceloporus grammicus* y en especies del género *Anolis* (Schoener y Schoener, 1978; Russell y Powell, 1985; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008a). Por otro lado, es similar a la de *P. ditmarsii* y *P. platyrhinos* (Pianka y Parker, 1975; Montanucci, 1989), especies de tamaño parecido a la de *P. orbiculare*. Se ha sugerido que el tamaño adulto en reptiles puede predecir si el crecimiento ocurre de manera acelerada o retardada con implicaciones directas que conlleva alcanzar la madurez sexual temprana o tardíamente (Shine y Charnov, 1992).

Progresiones y estasis son dos procesos demográficos que se observan en algunos de los individuos a los que se les dieron seguimiento en campo. En el caso de las progresiones, se observó solamente en hembras lo cual indica que crecieron a una tasa tan acelerada que alcanzaron la talla a la madurez sexual antes del año, lo cual puede reflejar beneficios al momento de la reproducción al alcanzar tamaños mayores, por lo cual las hembras incrementan su adecuación (Zamudio, 1998). Para el caso de estasis, se observó en ambos sexos y refleja individuos que presentaron tasas de crecimiento más lentas y como

consecuencia no alcanzaron la talla a la madurez sexual después del año. Esto resulta interesante, pues puede ser reflejo de que no todos los individuos presentan las mismas oportunidades de crecer, probablemente, por una diferencia en la disponibilidad de recursos tróficos, nicho térmico y humedad a los que se tiene acceso. Dichos factores se han sugerido como los principales agentes implicados en el crecimiento corporal en lagartijas (Dunham, 1978; Van Sluys, 1998; Lee Galliard *et al.*, 2010; Rojas-González *et al.*, 2022).

Es importante recalcar que este rasgo de historia de vida en esta lagartija resulta más complejo de lo que se espera y un enfoque de proyección matricial resulta adecuado para su modelado demográfico (ver más abajo), ya que las matrices permiten la entrada de individuos en progresión y estasis (Caswell, 2001) en comparación con métodos tradicionales como tablas de vida que no consideran estos procesos que son muy comunes de observar en campo.

### ***Supervivencia, recaptura y transición***

Las probabilidades de: supervivencia, recaptura y transición, estimadas en la población de *P. orbiculare* solo tuvieron un influyente efecto de los estadios (grupo = g). Los altos valores de supervivencia de los tres estadios dieron como resultado una supervivencia promedio de 0.88. Dicho valor resultó alto e inesperado comparado con estudios recientes en donde han registrado que, en diversas especies de lagartijas en ambientes perturbados, su supervivencia se ve comprometida por la actividad humana, causando disminución poblacional (Doherty *et al.*, 2020; Matias *et al.*, 2022). La explicación tentativa a una supervivencia alta es que *P. orbiculare* resulta ser una especie terrestre que hace uso de la vegetación para refugiarse en el PCSM (Martínez-Nova, 2019). La alta disponibilidad de este microhábitat pudiera ser factor por el cual la supervivencia de la población haya

resultado alta, en otras palabras, los individuos de *P. orbiculare* tienen a su disposición buena cantidad de refugios con los que pueden hacer frente a la mortalidad ya sea que esta suceda por vía la depredación (tanto natural como inducida antrópicamente), por extracción de los individuos o por factores ambientales adversos. Los refugios brindan una protección muy efectiva, tanto es así que, en una noche después de una alta precipitación de granizo, un individuo fue localizado debajo de la vegetación sin estar siquiera húmedo (Suárez-Varón, comentarios personales). También, la falta de territorialidad en esta especie (Sherbrooke, 2003), puede resultar ventajoso a la hora de que individuos coincidan en el refugio. Por otro lado, el alto grado de crípsis de esta especie (Sherbrooke, 2003) les puede conferir la alta supervivencia registrada aquí. Recientemente Rhoads y Williams (2023) registraron que la coloración de la región dorsal en *P. cornutum* se asemeja en alto grado a la coloración del sustrato donde se encontró a cada individuo. Con el anterior descubrimiento se puede recalcar la importancia de la coloración dorsal que les otorga el alto grado de crípsis como su primera línea de defensa ante los posibles depredadores y ante la mortalidad por extracción de los visitantes de la zona. Además, aunque en otras especies de *Phrynosoma* se registre un efecto negativo en la supervivencia en poblaciones en ambientes urbanizados (Barrows y Allen, 2009; Wolf *et al.*, 2013), un estudio reciente demostró que los lagartos cornudos se adaptan a las perturbaciones inducidas en su hábitat (Doherty *et al.*, 2020). Tomando en cuenta este descubrimiento y la alta supervivencia estimada de las hembras de *P. orbiculare* en el PCSM, la población bajo estudio parece también estar mostrando alta plasticidad a un ambiente relativamente perturbado. Además, el arsenal defensivo a manera de cuernos y espinas en el cuerpo parece brindar a esta lagartija una protección, la cual resulta beneficiosa contra aves depredadoras, pues en el PCSM existen múltiples registros de eventos de depredación por parte del Alcaudón

verdugo hacia especies de lagartijas, serpientes y ranas que carecen de ornamentación para la defensa (Gómez-Benitez *et al.*, 2023). En conjunto: la cripsis, la alta plasticidad y ornamentación de los lagartos cornudos, pueden ser la estrategia defensiva y los factores que expliquen la alta tasa de supervivencia estimada. Por otro lado, la población de *P. orbiculare* en el PCSM pertenece a un ambiente templado dada la estacionalidad presente. En otras poblaciones templadas de lagartijas, la supervivencia estimada resulta ser mayor en comparación con poblaciones de tipo tropical (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2014). La hipótesis en la cual se basa lo anterior es que en poblaciones de ambientes templados las condiciones ambientales son menos favorables, por lo que los individuos presentan inactividad para evitar morir. Esta inactividad también los vuelve menos susceptibles ante depredadores y, en respuesta, presentan tasas de mortalidad bajas. En relación con lo anterior, *P. orbiculare* en el PCSM comienza un periodo de inactividad de octubre a marzo (Gómez-Benitez, 2018), esta inactividad prolongada (6 meses aproximadamente) podría estar explicando la alta tasa de supervivencia registrada, como lo evidenciado en otras especies de ambientes templados (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2014); sin embargo, durante la inactividad, las bajas temperaturas podrían también resultar fatales para algunos individuos (Oviedo-Hernández, 2021). Resultaría interesante el desarrollo de estudios de demografía comparada entre varias poblaciones de *P. orbiculare* de ambientes contrastantes y sobre diferentes gradientes tanto altitudinales como latitudinales, así como en diferentes temporadas que pongan a prueba las hipótesis anteriores. Cabe resaltar que los valores de supervivencia aquí reportados pertenecen solo a las hembras, por lo que es necesario que futuros estudios estimen la supervivencia de machos. Con lo anterior, la estimación de la



supervivencia promedio resultaría más holística y también ayudaría a contrastar este rasgo entre sexos.

Un aspecto que resulta interesante entre los hallazgos de este estudio, radica en que la supervivencia de jóvenes no difirió de la estimada para adultos II, contrario a lo registrado para algunas especies del género *Phrynosoma* estudiadas bajo este contexto como: *P. platyrhinos* y *P. cornutum*, en donde las tasas de supervivencia para edades o estadios tempranos (de menor tamaño) resultan ser significativamente menores en comparación con edades o estadios tardíos (de mayor tamaño) (Pianka y Parker, 1975; Endriss *et al.*, 2007; Vesey *et al.*, 2021). Si bien, los individuos jóvenes pueden ser más susceptibles a tasas de mortalidad altas como consecuencia de una falta de “experiencia” en el valorar riesgos o por estar más sujetos a la depredación, posiblemente, su tamaño también les esté resultando ventajoso a la hora de ser menos conspicuos para sus depredadores en comparación con un tamaño corporal mayor. Un tamaño menor también puede permitir el ocupar prácticamente cualquier microhábitat y un menor costo a la hora de refugiarse. Por otra parte, se ha registrado que conductas defensivas como el “blood-squirting” puede observarse en individuos jóvenes de *P. orbiculare* (Gómez-Benitez *et al.*, 2021). Lo anterior, puede estar sugiriendo que dicha estrategia defensiva resulta eficaz en jóvenes a la hora de encuentros con sus depredadores potenciales. Supervivencias altas en jóvenes también se han registrado en *S. mucronatus* (media = 0.783 [Ortega-León *et al.*, 2007]), *X. mendozai* (media en estación seca = 0.98 [Molina-Zuluaga *et al.*, 2013]) y en *Zootoca vivipara* (media = 0.93 [Le Galliard *et al.*, 2010]), especies de reproducción vivípara al igual que *P. orbiculare*. Se ha sugerido que especies vivíparas presentan mayores tasas de supervivencia que especies ovíparas, ya que las primeras descartan el estadio del huevo indefenso (Pike *et*

*al.*, 2008). Por otra parte, la tasa de supervivencia estimada para jóvenes de *P. orbiculare* (intervalo = 0.81 - 0.88) resulta estar muy por encima de las estimadas para jóvenes de *P. cornutum* (media = 0.45 [Endriss *et al.*, 2007], intervalo = 0.25 – 0.33 [Wolf *et al.*, 2014]), *P. platyrhinos* (intervalo = 0.26 – 0.38 [Pianka y Parker, 1975]) y *P. modestum* (intervalo = 0.14 – 0.48 [Munger, 1986], aunque fue general para la población), tratándose de especies ovíparas (con estadio de huevo indefenso) y poblaciones tanto de ambientes perturbados como conservados. Pensar en un ambiente conservado, es decir con menos perturbación antropogénica, posiblemente la supervivencia de este estadio en *P. orbiculare* (y posiblemente la supervivencia general) no hubiese resultado alta. En otras palabras, un ambiente con menos dinámica y actividad humana podría favorecer la presencia de más depredadores (aves de rapiña y mamíferos) y en consecuencia los eventos de depredación aumentarían para las lagartijas. Al parecer la supervivencia de los jóvenes de *P. orbiculare* en el PCSM pudiera ser la más alta jamás registrada para el género en una zona perturbada; sin embargo, pocas especies del género han sido estudiadas en esta tasa vital, así como en zonas con diferente grado de perturbación y, hasta donde se sabe, este es el primer estudio que explora la supervivencia por estadios de *P. orbiculare*. Por lo anterior, no es posible aseverar la hipótesis anterior.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo sugieren que *P. orbiculare* en el PCSM hace uso de diferentes conductas y un buen manejo de los recursos disponibles en el ambiente para hacer frente a un hábitat con algún grado de temporalidad adversa y perturbación humana, tal y como se ha evidenciado en otros phrynosomatidos (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013; Doherty *et al.*, 2020).

En cuanto a las estimaciones de probabilidad de recaptura, estudios previos en lagartijas han encontrado que este parámetro también está una función del estadio, como lo evidenciado en phrynosomatidos y xenosauridos (Molina-Zuluaga *et al.*, 2013; Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). Las probabilidades de recaptura fueron bajas para todos los estadios, aun así, indicaron que los jóvenes son más susceptibles a ser recapturados, seguido por los adultos II y los adultos I resultan con la menor probabilidad de volverlos a observar. Se esperaría que los jóvenes, al ser de menor tamaño, sean menos evidentes comparados con los adultos al momento de las capturas y recapturas. Se sabe que individuos de menor tamaño en diversas especies de escamados resultan difíciles de observar en campo (Pike *et al.*, 2008) y esto se puede magnificar cuando su coloración dorsal se asemeja a la del sustrato (Rhoads y Williams, 2023). Adicionalmente, los jóvenes de *P. orbiculare* en el PCSM recorren mayores distancias (Rojas-Hernández, 2022), siendo otro motivo por el cual se esperarían menores probabilidades de recaptura para este estadio, no obstante, ocurrió lo contrario. Una posible respuesta a lo anterior es que individuos jóvenes podrían carecer de la experiencia para usar favorablemente la cripsis, es decir, su coloración no se asemeja del todo a la del sustrato donde deciden forrajear y probablemente ante la mínima perturbación que causen los investigadores de campo en su entorno los individuos se muevan para escapar lo que los hace más susceptibles a la captura y recaptura. Por otro lado, se esperaba que la probabilidad de recaptura en estadios reproductores fuera la más alta, esto debido a conductas como búsqueda de pareja y por poseer un tamaño corporal más grande, lo cual los hace más conspicuos y, en consecuencia, los conlleva a una mayor detección. Esto podría resultar en un indicio de que la cripsis es más efectiva en estadios reproductores (i.e., adultos I y II). Se propone la ejecución de investigaciones que cuantifiquen el grado de semejanza en la coloración dorsal de los diferentes estadios con el

sustrato en donde se capturen. Con base en dichos estudios, la idea anterior podrá ser aclarada.

Las estimaciones de transición (crecimiento) indicaron, aunque bajas probabilidades en general, una tendencia mayor de pasar de estadio joven a estadio adulto I que de adulto I a adulto II. Esto una vez más refleja lo predicho por el modelo de crecimiento que sugiere que estadios tempranos de menor tamaño presentan tasas más aceleradas de crecimiento que estadios de mayores longitudes y ha sido ampliamente registrado en lagartijas (Schoener y Schoener, 1978; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Van Sluys, 1998; Ortega-León *et al.*, 2007; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008a; Rojas-González, 2008; Smith *et al.*, 2010; Atkins *et al.*, 2019; Vesny *et al.*, 2021). Esta diferencia en la tasa de crecimiento corporal entre estadios puede ser efecto en conjunto de las condiciones ambientales, recursos tróficos disponibles y de la asignación diferencial de estos a actividades relacionadas con la reproducción. Al momento de los nacimientos de *P. orbiculare* (de abril a junio, primavera) las primeras lluvias comienzan y la temperatura ambiental comienzan a elevarse. Estudios previos han registrado que dichos factores promueven una mayor presencia de insectos (Zúñiga-Vega, 2005) y respuestas fisiológicas positivas para crecer (Rojas-González *et al.*, 2018). Ambos recursos pueden estar siendo aprovechados por los jóvenes para un crecimiento corporal rápido, así mismo para acumular la energía necesaria para hacer frente a condiciones ambientales adversas seis o cuatro meses después de nacer. Respecto a los adultos, el aprovechamiento del alimento va dirigido principalmente, quizá, en recuperar la energía invertida en el parto y para recorrer una mayor distancia para la búsqueda de pareja antes de entrar en inactividad, sumado a esto también tienen que acumular energía para

soportar la temporada seca y fría. Por lo anterior, el crecimiento corporal de los adultos se ve comprometido y en consecuencia resulta en una reducción de su tasa.

### ***Fecundidad***

Los hallazgos aquí registrados del aumento de la fecundidad respecto a longitudes mayores en hembras de *P. orbiculare* concuerdan con lo encontrado previamente por Suárez-Rodríguez *et al.* (2018) para la misma población en el PCSM, en el cual los autores también registraron que dichas variables mostraron una relación positiva. Sin embargo, el nivel de detalle del presente estudio permite distinguir que hay diferencias entre dos estadios reproductores, mientras que en el estudio previo de la población solo consideraron un estadio reproductor y la fecundidad estimada fue solo funcional, es decir el tamaño de camada sin considerar la probabilidad de supervivencia que tienen las hembras reproductoras. Aun así, en los resultados aquí obtenidos se esperaba que los adultos II resultaran con valores de fecundidad mayores debido a la relación positiva entre LHC y tamaño de camada registrada previamente (aunque no se consideraron adultos II, Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018) y como una ventaja de tener cuerpos más grandes que beneficie el resguardo de más progenie (Rojas-González *et al.*, 2008; Hughes *et al.*, 2019). Dichos valores estuvieron un 34% por encima de la fecundidad promedio de hembras categorizadas como adultos I, e investigaciones previas en otras lagartijas han registrado que tamaños corporales mayores se relacionan positivamente con el número de la progenie producida (Ballinger, 1973; Le-Galliard *et al.*, 2010; Hughes *et al.*, 2019). Por ejemplo, hembras reproductoras categorizadas como adultos II de la lagartija de grieta *X. platyceps* produjeron un estimado de 2.45 crías de manera anual, mientras que adultos I produjeron 1.94 crías, una diferencia del 20% (Rojas-González *et al.*, 2008) y las hembras de la

lagartija del mezquite *S. grammicus* categorizadas como adultos grandes tuvieron 6.67 crías en comparación con los adultos pequeños que tuvieron 4 crías, una diferencia del 40% (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). Lo anterior, ha sido más evidente en especies de lagartijas con un dimorfismo sexual a favor de las hembras (Valdecantos *et al.*, 2019) como es el caso de especies del género *Phrynosoma* (Pianka y Parker, 1975; Zamudio, 1998; Hughes *et al.*, 2019). Por otro lado, la carencia de estudios en los que se categoricen a más de un estadio reproductivo y estimen la fecundidad considerando la probabilidad de supervivencia de las hembras reproductoras, resulta en un obstáculo para realizar comparaciones entre poblaciones y especies del género.

Los valores de fecundidad registrados en este estudio pudieran presentar variación interanual que no fue posible identificar, para estudiar esta propuesta es recomendable que en trabajos futuros se realice la recolecta de hembras gestantes y su resguardo bajo condiciones adecuadas de laboratorio hasta que ocurra el parto y usar esa información para los análisis reproductores y demográficos. De esta manera, se podrá cuantificar el número de crías por hembra, por estadio reproductor, así como la obtención del promedio para cada estadio que conlleve a un análisis de fecundidad y demográfico más robusto.

### ***Proyección matricial y estrategia de historia de vida***

La proyección del crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) indicó que la población de *P. orbiculare* en el PCSM se encuentra en aumento numérico. La respuesta para este hallazgo podría girar en torno a las condiciones ambientales. Respecto a la temperatura promedio para cada uno de los cuatro años de estudio fue relativamente constante, ya que no varió en más de un grado (intervalos = 16.8–17.6 °C) y la precipitación anual promedio tuvo un aumento considerable en el 2018 siendo esta un 35.4% mayor (promedio) en comparación con el

resto de los años. La mínima fluctuación de la temperatura promedio podría estar confiriendo un ambiente térmico homogéneo, que a su vez puede estar indicando que las lagartijas están alcanzando sus temperaturas corporales óptimas eficazmente dada la baja fluctuación térmica, de esta manera las lagartijas pueden explotar mejor los recursos disponibles en su ambiente. Aunado a lo anterior, el aumento en la precipitación en el 2018 pudo haber resultado en la humedad óptima para el crecimiento de materia vegetal, lo que deriva en un aumento de pastizales incrementando la disponibilidad de refugios para las lagartijas (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013; Martínez-Nova, 2019). Las fluctuaciones de la temperatura, así como de la precipitación se han visto relacionados con la estabilidad, aumento o decremento en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en poblaciones de lagartijas (Zúñiga-Vega *et al.*, 2007; Zamora-Abrego *et al.*, 2010; Pérez-Mendoza *et al.*, 2013; Vargas-García *et al.*, 2019). También otro factor que pueda estar impulsando el aumento de la tasa de crecimiento poblacional es la alta supervivencia que presentaron todos los estadios. De acuerdo con Silvertown *et al.* (1996) el valor de lambda no puede ser menor al de la supervivencia, o al menos deben ser cualitativamente similares. De tal manera que el aumento, o no, en la tasa de crecimiento poblacional puede evaluarse de manera indirecta si la supervivencia de la población resulta favorable o desfavorable, respectivamente. Por ejemplo, una tasa de supervivencia relativamente alta en el lagarto cornudo texano (*P. cornutum*) resultó en una  $\lambda$  que incluyó la unidad ( $\lambda = 0.93 \pm 0.07$ ), indicando una población que tiende a estar estable (Endriss *et al.*, 2007), de manera contraria, un baja tasa de supervivencia en *S. torquatus* fue factor para una  $\lambda$  en decremento (valor superior de error estándar de  $\lambda$  por debajo de 1) (Vargas-García *et al.*, 2019). Por otro lado, la tasa de supervivencia alta de individuos adultos de *P. orbiculare* y, aunado a ello, su capacidad reproductora, sugiere un efecto sinérgico demográfico de dichos factores

que estén beneficiando al número de la población. En relación con lo anterior, se ha sugerido que en plantas la extracción de individuos reproductores compromete la probabilidad de reproducción, resultando en un impacto negativo para el número de la población (Martínez-Ramos *et al.*, 2016).

La elasticidad del crecimiento de jóvenes a adultos I y la permanencia (sobrevivir sin transición a la siguiente categoría) de adultos I presentan un aporte relativo mayor a la tasa de crecimiento poblacional, por lo que cambios en dichos procesos afectaría en mayor proporción relativa a la tasa de crecimiento poblacional. Los mayores valores de elasticidad en el crecimiento y permanencia también pueden verse como procesos y/o tasas vitales en las que la selección natural está ejerciendo mayor presión por causar un cambio mayor en la adecuación promedio (tasa de crecimiento poblacional,  $\lambda$ ) (Stearns, 1994; de Kroon *et al.*, 2000). Además, los resultados de transición (estimados por MARK) demostraron que crecer de joven a adulto I tiene una mayor probabilidad y la tasa de supervivencia indicó mayor esperanza de vida en adultos I. Bajo este contexto, se puede interpretar que la estrategia demográfica de *P. orbiculare* en el PCSM para mantener una tasa de crecimiento poblacional en aumento numérico es alcanzar la primera categoría reproductora adultos I y permanecer el mayor tiempo en ella, ya que el grado de la mortalidad parece ejercer menos presión en dicho estadio. Patrones similares han sido registrado para poblaciones de *S. grammicus* (Zúñiga-Vega *et al.*, 2008b), *Xenosaurus mendozai* (Zamora-Abrego *et al.*, 2010), y para *P. cornutum* (Wolf *et al.*, 2014). El patrón anterior también ha sido registrado principalmente en poblaciones en las que  $\lambda > 1.0$  (como es el caso de este estudio) y compete principalmente a especies longevas y de estrategia lenta dentro del continuo rápido–lento (Rojas-González *et al.*, 2008; Briggs-Gonzalez *et al.*, 2017; Omeyer *et al.*,



2020). Esto puede ser un indicio de que la población de *P. orbiculare* en el PCSM sea una especie longeva y esté presentando una estrategia de tipo lenta (ver más abajo) (Silvertown *et al.*, 1996; Rojas-González *et al.* 2003; Briggs-Gonzalez *et al.*, 2017).

La posición en el triángulo demográfico de la población estudiada en la presente investigación se situó hacia el eje inferior derecho, el cual indica altos valores de permanencia, baja fecundidad y bajo crecimiento. Este hallazgo es concordante con especies de lagartijas con alta supervivencia (Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González *et al.*, 2008) y con especies vegetales de maduración tardía y de vida longeva (hierbas de bosque y plantas leñosas) (Silvertown *et al.*, 1996). De acuerdo con la propuesta del triángulo demográfico para reptiles de Rojas-González *et al.* (2003), *P. orbiculare* se posiciona hacia el vértice inferior derecho que compete a especies con alta supervivencia adulta, longevos y poco fecundos. Con base a las propuestas de Silvertown *et al.* (1996) y Rojas-González *et al.* (2003), los resultados obtenidos en la presente investigación indican que *P. orbiculare* presenta una estrategia dentro del continuo rápido–lento orientándose más hacia el gradiente lento debido a una supervivencia alta estimada en adultos. Se ha sugerido que la intensidad de la mortalidad es el mecanismo por el cual son moldeadas las estrategias de historias de vida dentro del continuo rápido–lento donde en aquellas especies con alta mortalidad en estadios adultos presentan estrategias rápidas y en aquellas con baja mortalidad presentan estrategias lentas (Promislow y Harvey, 1990; Rojas-González *et al.*, 2008; Winger y Pegan, 2021). Para las especies que presentan una estrategia lenta la intensidad de la mortalidad en los estadios adultos ejerce poca presión beneficiando el tener vidas largas, madurar a edades o tamaños mayores y tener poca progenie, y para especies con una estrategia rápida la mortalidad se da en mayor intensidad en adultos, por lo que

vivirán poco, madurarán a temprana edad o a menores tamaños, pero serán beneficiados en engendrar un número considerable de progenie (Stearns, 1994). También, en especies con estrategia lenta la progenie engendrada resulta de mejor calidad y más competitivas, motivo por el cual su supervivencia se magnifica en comparación con especies de estrategia rápida que engendran una progenie menos competitiva y con baja supervivencia (Promislow y Harvey, 1990). En relación con lo anterior, la supervivencia estimada de la progenie de *P. orbiculare* resultó alta, siendo un rasgo más por el cual la estrategia de *P. orbiculare* sea consistente con una estrategia lenta. Por otro lado, el gradiente altitudinal también se ha visto implicado en dicha dicotomía de estrategias en lagartijas, ya que la sinergia de factores bióticos y abióticos causará una presión diferencial en la mortalidad y a su vez esta moldeará las estrategias del continuo rápido–lento (Adolph y Porter, 1996), dando paso a estrategias de tipo rápidas en sitios de menor altitud (tropicales) en los cuales la mortalidad se intensifica, y lentas en sitios de mayor altitud (templadas) en donde la mortalidad resulta en menor intensidad (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2014). Para *P. orbiculare* en el PCSM que se encuentra a una altitud promedio de 2,700 msnm, el sitio corresponde a un hábitat de alta montaña, un sitio templado. En este ambiente templado se ha registrado que la actividad de las lagartijas se acorta al menos 6 meses para refugiarse y afrontar bajas temperaturas y sequías (Gómez-Benitez, 2020). Esta disminución en la actividad puede estar confirmando a las lagartijas ser menos detectables para los depredadores (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008) y/o personas que visitan el parque por el cual la mortalidad, ya sea por depredación o extracción, esté resultando baja. También, dicha inactividad por la temporalidad hacia finales y principio de año puede estar reduciendo la tasa de crecimiento corporal de las lagartijas. El crecimiento corporal en lagartijas resulta limitado y a bajas tasas por las adversidades ambientales

impuestas en zonas templadas, principalmente por efecto de las temperaturas bajas (Adolph y Porter, 1996; Rojas-González *et al.*, 2008). El crecimiento corporal lento es otro rasgo el cual se ha sugerido que se relaciona con especies direccionadas hacia el gradiente lento dentro del continuo (Stearns, 1994; Angilletta *et al.*, 2004). En otros organismos ectotermos como los peces, las bajas temperaturas también se han sugerido que se relacionan con especies que presentan una estrategia lenta. En un estudio que englobó datos de rasgos de historia de vida de más de 1,200 especies de peces, se registró que aquéllas que se distribuyen a mayor latitud la temperatura desciende e impone restricciones fisiológicas para el crecimiento, pero la esperanza de vida aumenta (Beukhof *et al.*, 2019).

La fecundidad de la población estudiada permanecen un poco incierta de si es un rasgo característico de una especie que presenta una estrategia lenta, ya que su posición respecto a otras especies hermanas (*Phrynosoma* spp.) es un poco controversial, pues los estudios existentes en lagartos cornudos que cuantifican la fecundidad que puedan servir para realizar comparaciones solo contemplan a un estadio reproductor (por ejemplo, ver Cuadro 2 de Suárez-Rodríguez *et al.*, 2018 y referencias) y no consideran un análisis post reproductor (post-breeding, Caswell, 2001). Bajo este escenario, no se puede demostrar del todo el supuesto de una baja fecundidad de *P. orbiculare* en relación con una estrategia de tipo lenta. Sin embargo, Wolf *et al.* (2014) registraron en una población de *P. cornutum*, bajo condiciones ambientales similares a la población de *P. orbiculare* del presente estudio, una alta supervivencia a costa de una baja fecundidad considerando tasas subvitales (sobrevivencia de nido, tasa de eclosión, etc.). Este hallazgo en una especie del mismo género y ambiente similar podría estar apoyando la idea de que *P. orbiculare* también este presentando una compensación entre supervivencia y fecundidad y, en consecuencia, una

estrategia de historia de vida lenta. Diferentes estudios en otros géneros de lagartijas que toman en cuenta al menos dos estadios reproductores y un censo post reproductor, han registrado una compensación entre los rasgos reproductores y de supervivencia (Angilletta *et al.*, 2004, Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González *et al.*, 2008; Pérez-Mendoza *et al.*, 2013), de esta manera, dicho patrón entre rasgos de supervivencia y reproducción resulta en un modelo contundente para explicar las estrategias de historia de vida en lagartijas a la luz del continuo rápido–lento, el cual también ya ha sido sugerido para dar explicación a los patrones de historia de vida en: aves (Winger y Pegan, 2021), peces (Beukhof *et al.*, 2019), mamíferos (Promislow y Harvey, 1990; Dobson y Oli, 2008) y plantas (Franco y Silvertown, 1996; Salguero-Gómez, 2017). En relación con lo anterior, el continuo rápido–lento, el cual se basa en la intensidad de la mortalidad en estadios adultos y las covariaciones con rasgos reproductivos, podría estar resultando en la teoría más apoyada para explicar la estrategia de historia de vida de la población estudiada de *P. orbiculare*.

Por último en este apartado, es pertinente mencionar que el modelado demográfico, bajo un análisis de proyección de matrices, resulta en una herramienta robusta a la hora de conocer la dinámica poblacional, pues permiten dar entrada a los datos de los individuos por medio de las diferentes edades, categorías o estadios en las que se tiene categorizada a la población objeto de estudio, brindando al investigador datos más verídicos a diferencia de otras metodologías (i. e. métodos determinísticos y tablas de vida) que no permiten entradas a los datos por estadio o edad, y si lo permiten, solo es por edad y no consideran la permanencia de los individuos (Caswell, 2001; Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Probablemente, el haber usado dichas metodologías, la dinámica aquí expuesta hubiera resultado desigual con alto riesgo de tomar decisiones inadecuadas a la hora del manejo de

esta población de lagartija. Por otra parte, el análisis demográfico matricial, adquiere mayor peso cuando se nutre de análisis previos como la tasa de supervivencia ( $S$ ) y transición ( $\psi$ ) realizados y obtenidos en un software de gran verosimilitud como lo es MARK, logrando un análisis más complejo y sinérgico-metodológico.

### ***Implicaciones en la conservación del lagarto cornudo en el PCSM***

La perturbación de hábitats es de las principales fuentes por la cual los números de muchas poblaciones de diferentes taxa se encuentren en declive; sin embargo, para la población estudiada de *Phrynosoma orbiculare* en el PCSM parece no tener un efecto significativo puesto que la tasa de supervivencia, en general, fue alta y la tasa de crecimiento poblacional indicó que los números de individuos de la población se encuentran en aumento. Se considera que los datos anteriores son sólidos para que el sitio bajo estudio se designe como un santuario para esta lagartija. Por otro lado, ante escenarios pesimistas para la población, planes de manejo con un enfoque de conservación hacia esta especie implicarían dirigir mayores esfuerzos en los jóvenes y adultos I, ya que los análisis de elasticidad indicaron que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a los cambios en el reclutamiento de jóvenes a adultos I y a la permanencia de estos últimos. Al considerar los datos de estudios previos para la misma población, demuestran que los jóvenes (crías + jóvenes) inician su actividad de abril a junio y los adultos de marzo a octubre (Oviedo-Hernández *et al.*, datos sin publicar). Con base en lo anterior, futuros esfuerzos de conservación se deberían concentrar en las temporadas antes mencionadas. Adicionalmente, la regulación de la entrada de mascotas al sitio, la regulación de las actividades de recreación, así como de la fauna feral y, aunado a ello, la colocación de carteles informativos y pláticas de educación ambiental, sin duda, serían puntos clave a

favor de la conservación de *P. orbiculare* en el PCSM. Finalmente, se recomienda encarecidamente continuar con estudios demográficos a largo plazo con enfoques matriciales que revelen un panorama más amplio de la dinámica poblacional y el estado de conservación de esta lagartija en un ambiente constantemente perturbado; así mismo se recomienda un estudio que profundice en las interacciones relacionadas con la perturbación del ambiente (por ejemplo, caminata libre, paso de bicicletas, fauna feral, por mencionar algunas) en diferentes parcelas y gradientes, con lo anterior se podrá tener una idea más clara del efecto de la perturbación en *P. orbiculare* con la cual los planes de conservación resulten en esfuerzos exitosos.

## Conclusiones

- ✓ *Phrynosoma orbiculare* presentó tasas de crecimiento corporal más aceleradas en individuos jóvenes y fue más lenta en individuos adultos. La tasa de crecimiento no mostró diferencias significativas entre sexos. Con información del crecimiento corporal se categorizó al estadio adultos II.
- ✓ La fecundidad fue mayor en hembras de *P. orbiculare* consideradas como adultos II y menor en hembras adultos I. La probabilidad de supervivencia estimada fue alta para la población. Los adultos I reflejaron mayores probabilidades de supervivencia, seguido por adultos II y fue ligeramente menor en jóvenes.
- ✓ La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) indicó que la población de *P. orbiculare*, en los cuatro años de estudio, se encuentra en un aumento del 59%.
- ✓ El análisis de elasticidad indicó que el proceso demográfico de la permanencia y el estadio adulto I tienen un aporte relativo mayor a la tasa de crecimiento poblacional.

## Literatura Citada

- Adolph, S.C. y Porter, W.P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos*, 77:267-278.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Dunham, A.E., Leache, A.D. y Porter, W.P. 2004. Bergmann's Clines in Ectotherms: Illustrating a Life-History Perspective with Sceloporine Lizards. *The American Naturalist*, 6:168-183.
- Atkins, Z.S., N. Clemann, D.G. Chapple, A.M. Edwards, U. Sinsch, A.M. Hantzschmann, M. Schroder, M.P. Scroggie y K.A. Robert. 2019. Demographic and life history variation in two sky-island populations of an endangered alpine lizard. *Journal of Zoology*.
- Ballinger, R.E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, 54:269-283.
- Barrows, C.W. y Allen, M.F. 2009. Conserving species in fragmented habitats: population dynamics of the flat-tailed horned lizard, *Phrynosoma mcalli*. *The Southwestern Naturalist*, 54:307-316.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsed, C.R. 1986. ECOLOGY. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. 876pp.
- Beukhof, E., Frelat, R., Pecuchet, L., Maureaud, A., Dencker, T.S., Sólmundsson, J., Punzón, A., Primicerio, R., Hidalgo, M., Möllmann, C. y Lindegren, M. 2019. Marine fish traits follow fast-slow continuum across oceans. *Scientific reports*, 9:1-9.
- Briggs-Gonzalez, V., Bonenfant, C., Basille, M., Cherkiss, M., Beauchamp, J. y Mazzotti, F. 2017. Life histories and conservation of long-lived reptiles, an illustration with the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Journal of Animal Ecology*, 86:1102-1113.
- Brownie, C., Hines, J.E, Nichols, J.D., Pollock, K.H. y Hestbeck J.B. 1993. Capture–recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 49:1173–1187.
- Bryson, R.W., García-Vásquez, U.O. y Riddle, B.R. 2012. Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62:87-96.



- Burnham KP, y Anderson DR. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: a Practical InformationTheoretic Approach. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 488 p.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- Charnov, E.L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88:1134-1137.
- Clark-Tapia, R., Mandujano, M.C., Valverde, T., Mendoza, A. y Molina.-Freaener, F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation*, 124:123-132.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20:174-184.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quartely Review of Biology*, 29:103-137.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), 2020. Servicio Meteorológico Nacional, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Dobson, F.S. y Oli, M.K. 2008. The life histories of orders of mammals: Fast and slow breeding. *Current Science*, 95: 862-865.
- Doherty, T.S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T.J., Feldman, A., Fist, C.,... Driscoll, D.A. 2020. Reptile responses to anthropogenic habitat modification: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29:1265-1279.
- De Kroon, H., Groenendael, J. van y Ehrlen, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* 81:607–618
- Endriss, D.A., Hellgren, E.C., Fox, S.F. y Moody, R.W. 2007. Demography of an urban population of the Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) in central Oklahoma. *Herpetologica*, 63:320-331.

- Franco, M. y Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 351:1341-1348.
- Gadsden, H. 2006. Demografía e historia de vida en saurios. *Ciencia Ergo Sum* 13-002.
- Gobierno del Estado de México. 2013. Resumen ejecutivo del programa de conservación y manejo del Parque Estatal Sierra Morelos. *Gaceta de Gobierno* 45.
- Gómez-Benitez, A. 2020. Temporada reproductora y patrones de actividad espaciotemporales de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Maestría, UAEMex. México.
- Gómez-Benitez, A., Mastachi-Loza, C.A., Velázquez-Rodríguez, A.S., Rheubert, J.L. y Hernández-Gallegos, O. 2021b. Spatial-temporal activity patterns of the mexican plateau horned lizard in a Natural Protected, Area. *Journal of Herpetology*, 55 3:271-278.
- Gómez-Benitez, A., Rivera-Díaz, P. y Hernández-Gallegos, O. 2023. El camaleón de montaña (*Phrynosoma orbiculare*): aspectos de historia de vida y conservación. En V. Ávila-Akerberg y T. González-Martínez (compiladores), *Del monte baja la vida: historia biocultural de la cuenca presa de Guadalupe*, pp. 60-65. Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Gómez-Benitez, A, Sherbrooke, W.C., Granados-González, G., Suárez-Varón, G., Pérez-Pérez, A., López-Moreno, A.E. y Hernández-Gallegos, O. 2021a. Blood squirt occurrence in the mexican plateau horned lizard (*Phrynosoma orbiculare*). *The Southwestern Naturalist*, 65: 50-52.
- Heppell, S.S., Crouse, D.T. y Crowder, L.B. 2000. Using Matrix Models to Focus Research and Management Efforts in Conservation. En S. Ferson y M. Burgman (Eds). *Quantitative Methods for Conservation Biology* (pp. 148-168). Springer-Verlag New York, Inc.
- Hernández-Gallegos, O. 2004. Demografía de los lacertilios del complejo *Aspidoscelis (Cnemidophorus) cozumela* (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México. Tesis de Doctorado. UNAM. México.

- Hernández-Hernández, L.E. 2020. Ciclo reproductor de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata, Phrynosomatidae): una visión hormonal. Tesis de Maestría, UAEMex. México.
- Hernández-Navarrete, D. 2018. Edad y crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura. UAEMex. México.
- Hughes, D.F., Meshaka, W.E., Lieb, C.S. y Pechmann, J.H.K. 2019. Latitudinal Variation in Life History Reveals a Reproductive Disadvantage in the Texas Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *Copeia* 107:736-747.
- Hult, S.M. y Germano, D.J. 2015. Population structure, size, and activity patterns of *Phrynosoma blainvillii* in the San Joaquin desert of California. *Herpetological Conservation and Biology*, 10:839-949.
- Le Galliard, J.F., Marquis, O. y Massot, M. 2010. Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. *Journal of Animal Ecology*, 79:1296-1307.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. y Anderson D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1): 67–118.
- Lemos-Espinal, J.A. y Ballinger, R.E. 1995. Ecology of growth of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the Eastern slope of Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 22:77-85.
- Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E. y Smith, G.R. 1998. Comparative demography of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist*, 58:375-379.
- Lemos-Espinal, J.A., Rojas-González, R.I. y Zúñiga-Vega, J.J. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. 157p.
- Levins, R. 1968. Evolution in Changing Environments. Princeton University Press, Princeton,
- MacArthur, R.H. y Wilson E.O.. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. 203pp.

- Martínez-Nova, N. 2019. Uso de hábitat y ámbito hogareño de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. Tesis de Licenciatura. UAEMex. México.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M. y Golubov, J. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de México. *Botanical Sciences*, 94:199-208.
- Matias, N.R., Guimarães, M. y Verrastro, L. 2022. Effects of anthropogenic disturbance in the survival of the sand lizard, *Liolaemus occipitalis* (Squamata: Liolaemidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 112:1-8.
- Méndez-de la Cruz, F., Hernández-Gallegos, O. y Rodríguez-Romero, F. 2003. *Phrynosoma orbiculare*. Elaboración de fichas de 5 especies de lacertilios: PROYNOM-059ECOL-2000. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W033. México. D.F.
- Mesquita, D.O., Costa, G.C., Colli, G.R., Costa, T.B., Shepard, D.B., Vitt, L.J. y Pianka, E.R. 2016. Life-history patterns of lizards of the world. *The American Naturalist*, 60:689-705.
- Meter, B., Starostova, Z., Kubička, L. y Kratochvíl, L. 2020. The limits of the energetical perspective: life-history decisions in lizard growth. *Evolutionary Ecology*, 34:469-481.
- Molina-Zuluaga, C., Doherty Jr., P.F., Zúñiga-Vega, J.J. y Zamora-Abrego, G. 2013. Survivorship, growth, and detection of a Knob-scaled Lizard in Queretaro, Mexico. *Journal of Herpetology*, 47:156-161.
- Montanucci, R.R. 1989. The reproduction and growth of *Phrynosoma ditmarsii* (Sauria: Iguanidae) in captivity. *ZooBioI.* 8:139-149.
- Morales, E. 1999. Estrategias de ciclo de vida: ecología y evolución. En J. Núñez-Farfán y L.E. Eguiarte (compiladores), *La Evolución Biológica*, pp. 99-115. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Munger, J.C. 1986. Rate of death due to predation for two species of horned lizard, *Phrynosoma cornutum* and *P.modestum*. *Copeia* 1986:820–824.

- Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H. y Hestbeck, J.B. 1992. Estimating transition probabilities for stage-based population projection matrices using capture–recapture data. *Ecology*, 73:306-312.
- Omeyer, L.C.M., Stokes, K.L., Beton, D., Çiçek, B.A., Davey, S., Fuller, W.J., Godley, B.J., Sherley, R.B., Snape, R.T.E. y Broderick, A.C. 2021. Investigating differences in population recovery rates of two sympatrically nesting sea turtle species. *Animal Conservation*, 24:832-846.
- Ortega-León, A.M., Smith, E.R., Zúñiga-Vega, J.J. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2007. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*, 4:492-502.
- Oviedo-Hernández, E. 2021. Aspectos poblacionales del lagarto cornudo, *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae), en el Parque Estatal Sierra Morelos. Tesis de Licenciatura. UAEMex. México.
- Pérez-Arriaga, M.F., Aguilar-Isaac L.J., Andrade-Soto, G., Cancino-Quezadas, N., Cháves-Siles, M.F.D., Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G. y Hernández-Gallegos, O. 2016. Datos de historia natural de *Phrynosoma orbiculare*: estructura poblacional y tamaño de camada. En V. H. Luja-Molina (Presidencia), XIV Reunión Nacional de Herpetología, Nayarit, México.
- Pérez-Mendoza, H.A., Zúñiga-Vega, J.J., Zurita-Gutiérrez, H., Fornoni, J., Solano-Zavaleta, I., Hernández-Rosas, A.L. y Molina-Moctezuma, A. 2013. Demographic importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*, 69:411-435.
- Pianka, E.R. y Parker, W.S. 1975. Ecology of horned lizard: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 1975:141-162.
- Pike, D.A., Pizzatto, L., Pike, B.A., y Shine, R. 2008. Estimating survival rates of uncachable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*, 89:607-611.
- Powell, G.L. y Russell, A.P. 1985. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglassi brevirostre*. *Canadian Journal of Zoology*, 63:139-154.

- Promislow, D.E.L. y Harvey, P.H. 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *J. Zool. Lond.*, 220:417-4
- Rhoads, D.D. y Williams, D.A. 2023. Background Color Matching in Texas Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum*). *Journal of Herpetology*, 57:27-35.
- Rodríguez-Romero, F. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis de Doctorado. UNAM. México.
- Rodríguez-Romero, F., Smith, G.R., Méndez-Sánchez, F., Hernández-Gallegos, O., Sánchez-Nava, P. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2011. Demography of a semelparous, high-elevation population of *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from the Nevado de Toluca Volcano, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 1:71-77.
- Roff, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York, Chapman & Hall.
- Rojas-González, R.I., Jones, C.P., Zúñiga-Vega, J.J. y Lemos-Espinal, J.A. 2008. Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia*, 29: 245-256.
- Rojas-González, R.I., Lemos-Espinal, J.A. y Smith, G.R. 2022. Individual growth of the Flathead Knob-scaled Lizard, *Xenosaurus platyceps*, from tropical and temperate populations. *Biotropica*, 00:1-9.
- Rojas-González R.I., Zúñiga-Vega J.J. y Lemos-Espinal J.A. 2003. A comparison of demographic tactics in lizards using the relative importance of life cycle components. SWAN 50th Anniversary Meeting del 17 al 19 de abril de 2003, Norman Oklahoma USA.
- Rojas-Hernández, U. 2018. Dieta de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en una población del Estado de México. Tesis de Licenciatura. UAEMex. México.
- Rojas-Hernández, U. 2022. Patrones de movimiento espacio-temporales en la lagartija *Phrynosoma orbiculare*. Tesis de Maestría. UAEMex. México.

- Russell, G.L. y A.P. Powell. 1985. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglassi brevirostre*. *Canadian Journal of Zoology*, 63:139-154.
- Salguero-Gómez, R. 2017. Applications of the fast-slow continuum and reproductive strategy framework of plant life histories. *New Phytologist*, 213:1618-1624.
- Sherbrooke, W.C. 2003. Introduction to Horned Lizards of North America (1st ed.). Berkeley, University of California Press.
- Shine, R. y Charnov, E.L. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *The American Naturalist*, 139:1257-1269.
- Schoener, T.W. y Schoener, A. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia*, 1978:390-405.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology*, 10:591-597.
- Smith, J.J., Amarello, M. y Goode, M. Seasonal Growth of Free-Ranging Gila Monsters (*Heloderma suspectum*) in a Southern Arizona Population. *Journal of Herpetology*, 44:484-488.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, 51:3-47
- Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3:259-268.
- Stearns, S.C. 1994. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Stott, I, Hodgson, D.J. y Townley, S. 2012. Popdemo: an R package for population demography using projection matrix analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 3:797-802.
- Stubben, C., Milligan, B. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*, 22:1-23.

- Suárez-Rodríguez, O. 2014. Tasa de adquisición de temperatura por medio de diferentes modos de transmisión y su relación con la forma del cuerpo en la lagartija *Phrynosoma orbiculare*. Tesis de Maestría. UAEMex. México.
- Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Chávez-Siles, F., Pérez-Arriaga, F., Andrade-Soto, G., Aguilar-Isaac, L., Sherbrooke, W.C. y Hernández-Gallegos, O. 2018. Masa relativa de la camada en *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89:282-289.
- Tinkle, D.W. 1967. The life and demography of the side blotched lizards, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications of Museum Zoology. University of Michigan* 132:1-182.
- Torres, C.A., Hernández-Salinas, U. y Ramírez-Bautista, A. 2020. Do growth rate and survival differ between undisturbed and disturbed environments for *Sceloporus spinosus* Wiegmann, 1828 (Squamata: Phrynosomatidae) from Oaxaca, Mexico? *Amphibian & Reptile Conservation*, 1:43-54.
- Valdecantos, S., Fernando Lobo, Gabriela Perotti, M., Debora L., Moreno Azócar y Felix B. Cruz. 2019. Sexual size dimorphism, allometry and fecundity in a lineage of South American viviparous lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zoologischer Anzeiger* 279:152-163.
- Van Devender, R.W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard *Basiliscus Basiliscus*. *Ecology*, 59:1031-1038.
- Van Sluys, M. 1998. Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32:359-365.
- Vargas-García, S., Arguez, V., Solano-Zavaleta, I. y Zúñiga-Vega, J.J. 2019. Population dynamics of three lizard species from the genus *Sceloporus*: short-term changes in demographic parameters. *Integrative Zoology*, 14: 542-560.
- Vesy, M.N., Watters, J.L., Moody, R.W., Schauber, E.M., Mook, J.M. y Siler, C.D. 2021. Survivorship and spatial patterns of a urban populations of Texas Horned Lizards. *The Journal of Wildlife Management* 85:1267–1279.
- Von Bertalanffy, L. 1951. Metabolic types and growth types. *American Naturalist*. 85: 111-117.



- Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology*, 32: 217-231.
- White, G.C. y Burnham, K.P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (Supplement 1):120–139.
- Wilson, L.D., Mata-Silva, V. y Johnson, J. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation*, 7:1-47.
- Winger, B.M. y Pegan, T.M. 2021. Migration distance is a fundamental axis of the slow-fast continuum of life history in boreal birds. *Ornithology*, 138:1-18.
- Wolf, A.J., Hellgren, E.C., Bogosian, V. y Moody, R.W. 2013. Effects of habitat disturbance on Texas horned lizards: an urban case study. *Herpetologica*, 69:265-281.
- Wolf, A.J., Hellgren, E.C., Schauber, E.M., Bogosian, V., Kazmaier, R.T., Ruthven, D.C., y Moody, R.W. 2014. Variation in vital-rate sensitivity between populations of Texas horned lizards. *Popul Ecol.*, 56:619-631.
- Zamora-Abrego, J.G., Chang, Y.M., Zúñiga-Vega, J.J., Nieto-Montes de Oca, A. y Johnson, J. B. 2010. Demography of a knob-scaled lizard in northeastern Querétaro, México. *Herpetologica*, 66:39-51.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J. y Ortega-León, A.M. Ecología del crecimiento de una lagartija del género *Xenosaurus* Peters 1861 (Squamata: Xenosauridae) en la Reserva de la Biósfera, Sierra Gorda, Querétaro, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85:321-333.
- Zamudio, K.R. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizard (*Phrynosoma*). *Evolution* 52:1821–1833.
- Zúñiga-Vega, J.J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cuautlapan, Veracruz. Tesis de Doctorado. UNAM. México.
- Zúñiga-Vega, J.J., Méndez-de la Cruz, F.R. y Cuellar, O. 2008a. Body growth in one montane population of *Sceloporus grammicus* (Sauria, Phrynosomatidae) in Central México. *Amphibia-Reptilia*, 29:127-134.

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

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