



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

# **Efectos de la densidad poblacional y la precipitación de *Anolis auratus* (Sauria: Dactyloidae) sobre sus tasas vitales en el departamento de Córdoba-Colombia**

**Amilcar Hernan Santos Morales**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2019



# **Efectos de la densidad poblacional y la precipitación de *Anolis auratus* (Sauria: Dactyloidae) sobre sus tasas vitales en el departamento de Córdoba-Colombia**

**Amilcar Hernan Santos Morales**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:  
**Magister en Bosques y Conservación Ambiental**

Director (a):

Dr. Joan Gastón Zamora Abrego

Codirector (a):

Dra. Ángela María Ortega León

Línea de Investigación:

Biología de la Conservación

Grupo de Investigación:

Ecología y Conservación de Fauna Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2019



*Y a mis padres que siempre han estado ahí*

Una declaración simple para un cosmos indiferente, la firma de un mundo rocoso, manchado de charcos salados y cubiertos de humo. Pero entonces algo nuevo se agitó en esos charcos. Fue una trivialidad, una mera decoloración aquí y allá. Sin embargo, a partir de ese momento, la voz cambió. Sutilmente, variando de tono, todavía débil y confusa, ahora sin embargo parecía decir: —Yo... soy..

David Brin -Tierra



# Agradecimientos

Al Área Curricular Bosques y Conservación Ambiental de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, por la formación académica.

A mi director, Dr. Joan Gastón Zamora Abrego por la orientación durante la realización de este trabajo

A mi codirectora, Dra. Ángela María Ortega León por sus valiosos aportes al trabajo.

A Andreu Rotger por su gran colaboración y recomendaciones en los análisis estadísticos de este trabajo.

A la revisora anónima por sus sugerencias en la construcción del trabajo.

A los miembros del jurado por su tiempo y comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Grupo de Investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre  
ECOFAUNAS

A todos los que colaboraron en la fase de campo del trabajo: Johana, Milena, Carlos Mario, Danny, Robin, Leydi, Viloría, Arnold, Jonatan

Al proyecto “Propuesta para el desarrollo de los estudios poblacionales contemplados dentro del Convenio de Colaboración DHS 5211426 entre Ecopetrol y el Instituto Alexander von Humboldt: “Adopte su logo, conservación de la iguana verde en Colombia” por la financiación indirecta del trabajo



## Resumen

En este estudio se evaluó el efecto de factores intrínsecos (tamaño corporal y densidad poblacional) y extrínsecos (precipitación) sobre las tasas de crecimiento corporal en dos localidades de *Anolis aeneus* en el departamento de Córdoba. Para lograr este objetivo este estudio se separó en dos capítulos, en el primer capítulo se describen y analizan las variaciones en el crecimiento corporal entre las dos localidades, con la densidad poblacional, el tamaño corporal y la precipitación como predictores, encontrando que el crecimiento corporal presenta diferencias significativas entre localidades pero no entre sexos, y que el crecimiento corporal de las dos localidades es el resultado de un efecto aditivo entre la densidad poblacional y el tamaño corporal. En el segundo capítulo se evalúa a través de un modelo de proyección integral el papel de los factores intrínsecos y extrínsecos sobre la supervivencia, el crecimiento poblacional y la fecundidad, encontrando que tanto el crecimiento como la supervivencia son el resultado de un efecto aditivo entre el tamaño corporal y la densidad poblacional, y que los individuos de tamaños grandes son los que tienen un mayor aporte a la tasa finita de crecimiento poblacional.

**Palabras clave:** Factores intrínsecos, factores extrínsecos, supervivencia, fecundidad, crecimiento poblacional

## **Effects of population density and rainfall of *Anolis auratus* on their vital rates in the department of Córdoba-Colombia**

### **Abstract**

In this study, the effect of intrinsic factors (body size and population density) and extrinsic factors (precipitation) was evaluated in two localities of *Anolis auratus* in the department of Córdoba. To achieve this objective, this study was separated into two chapters. In the first chapter, variations in body growth between the two locations are described and analyzed, with population density, body size and precipitation as predictors, finding that body growth it presents significant differences between localities but not between sexes, and that the corporal growth of the two localities is the result of an additive effect between population density and body size. In the second chapter, the role of intrinsic and extrinsic factors on survival, population growth and fertility is assessed through an integral projection model, finding that both growth and survival are the result of an additive effect between the body size and population density, and that individuals of large sizes are those that have a greater contribution to the finite rate of population growth

**Key words:** Intrinsic factors, extrinsic factors, survival, fertility, population growth

# Contenido

	Pág.
Resumen .....	IX
Lista de figuras.....	XIII
Lista de tablas .....	XIV
Introducción .....	1
<b>1. Capítulo 1. Crecimiento corporal de <i>Anolis auratus</i> y su relación con factores intrínsecos y extrínsecos en dos localidades del departamento de Córdoba .....</b>	<b>3</b>
1.1 INTRODUCCIÓN.....	6
1.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
1.2.1 Área de estudio .....	7
1.2.2 Especie de estudio .....	8
1.2.3 Trabajo de campo .....	8
1.2.4 Análisis de datos .....	9
1.3 RESULTADOS .....	10
1.4 DISCUSIÓN.....	11
1.5 LITERATURA CITADA .....	14
<b>2. Capítulo 2. La densidad poblacional de <i>Anolis auratus</i> y los efectos sobre su dinámica poblacional .....</b>	<b>21</b>
2.1 INTRODUCCIÓN.....	24
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
2.2.1 Área de estudio .....	25
2.2.2 Especie de estudio .....	26
2.2.3 Trabajo de campo .....	27
2.2.4 Análisis de datos .....	27
2.3 RESULTADOS .....	29
2.4 DISCUSIÓN.....	30
2.5 LITERATURA CITADA .....	33
<b>3. Conclusiones y recomendaciones.....</b>	<b>43</b>
3.1 Conclusiones .....	43
3.2 Recomendaciones .....	43
<b>4. Bibliografía .....</b>	<b>45</b>

XII Efectos de la densidad poblacional y la precipitación de *Anolis auratus* sobre sus tasas vitales en el departamento de Córdoba-Colombia

---

## Lista de figuras

Figura 1.	Los triángulos representan la edad y talla a la madurez sexual para los machos, mientras que los cuadrados representan la edad y talla a la madurez sexual para las hembras.....	19
Figura 2.	Distribución de las tallas en las dos localidades de estudio. J, crías y juveniles; A1, adultos que aun no alcanzan el tamaño asintótico; A2, Adultos que alcanzaron el tamaño asintótico. ....	40
Figura 3.	kernel de supervivencia y crecimiento de la localidad STI.....	40
Figura 4.	kernel de supervivencia y crecimiento de la localidad UNICOR .....	41

## Lista de tablas

Tabla 1. A, Tamaño corporal asintótico; K, constante característica de crecimiento (día<sup>-1</sup>; Media  $\pm$  SD); L1, Longitud hocico cloaca (LHC) en el tiempo i; L2; Longitud hocico cloaca (LHC) en el tiempo i + 1; D, días entre i y i + 1; y1, mínima talla observada a una edad dada T1; y2, tamaños máximos observados en la muestra a una edad determinada T2. 19

Tabla 2. Resultado del ajuste de los modelos que probaron los efectos de la longitud promedio, la precipitación y la autotomía caudal en la tasa de crecimiento de los individuos de dos localidades de *Anolis auratus*. .....20





# Introducción

La densidad poblacional puede afectar el tamaño de poblaciones en general y tener consecuencias directas sobre la tasa per cápita de crecimiento poblacional, lo que se denomina denso-dependencia (Akçakaya et al. 1999, Hixon et al. 2002). Este efecto es la consecuencia de la densidad poblacional sobre las tasas vitales y procesos demográficos (fecundidad, crecimiento, supervivencia, migración); (Royama 1977, Akçakaya et al. 1999, Hixon et al. 2002). Esta denso-dependencia puede estar dada por la competencia intra e interespecífica por los recursos, por factores ambientales o por factores intrínsecos de los individuos en una población (White 2001, Edeline et al. 2010, Mugabo et al. 2013)

Ya que la densidad poblacional tiene un efecto sobre la variación en las tasas vitales individuales, esto se refleja en cambios en la dinámica de las poblaciones (Mugabo et al. 2013). Sin embargo la denso-dependencia a menudo se ignora en los modelos utilizados para predecir la dinámica poblacional y es difícil de estimar en las poblaciones naturales (Zabel et al. 2006). Sin embargo, incluso en poblaciones pequeñas, la densidad puede ser alta y limitar el crecimiento de la población (Grant & Benton 2000). Sumado a esto se pueden presentar sinergias entre los factores ambientales y el tamaño poblacional, lo que puede intensificar o disminuir la denso-dependencia (Buckley, & Roughgarden 2006, Wang et al. 2009)

Dado que las tasas vitales (crecimiento, supervivencia, fecundidad) pueden variar entre poblaciones, debido a que cada población tiene componentes particulares que las transforman en escenarios adaptativos únicos (Kolluro y Reznick, 1996, Blanckenhorn, 1998, 1999, Travis et al., 1999, Leips et al., 2000, Sultan, 2001), para poder comprender los efectos que tienen las presiones selectivas sobre las tasas vitales se hace necesario analizar lo que sucede a nivel poblacional, ya que es en este nivel ecológico donde se estudian las tasas de supervivencia y reproducción (Rockwood 2015). Por esta razón se deben realizar estudios poblacionales que tengan diferencias ya sea en variables naturales

o en poblaciones alteradas antrópicamente, con el fin de comprender como están respondiendo a los diferentes cambios que está sufriendo su entorno y en consecuencia sobre sus características demográficas. Por esta razón se hace necesario desarrollar estudios que evalúen el efecto de las interacciones intra-específicas sobre las tasas vitales de diferentes poblaciones, como es el caso de *Anolis auratus*, una especie de ciclo de vida rápido y ampliamente distribuida, lo que la hace un modelo ideal debido a que en cortos periodos de tiempo se pueden registrar cambios en todo su ciclo de vida.

En ese sentido este proyecto pretende responder la pregunta ¿De qué manera la densidad poblacional y la precipitación afectan las tasas vitales de *Anolis auratus*? Se espera que a mayor densidad poblacional exista una disminución sobre el crecimiento poblacional, el crecimiento corporal, la supervivencia y la fecundidad, debido a que los recursos estarían limitados por la densidad poblacional de la población

### **Objetivo General**

Determinar el efecto de la densidad poblacional de *Anolis auratus* sobre sus tasas vitales

### **Objetivos Específicos**

Identificar el efecto de la densidad poblacional de *Anolis auratus* sobre su crecimiento poblacional

Identificar el efecto de la densidad poblacional de *Anolis auratus* sobre su supervivencia

Identificar el efecto de la densidad poblacional de *Anolis auratus* sobre su fecundidad

# 1. Capítulo 1. Crecimiento corporal de *Anolis auratus* y su relación con factores intrínsecos y extrínsecos en dos localidades del departamento de Córdoba

Amilcar Santos-Morales<sup>1,2</sup>, Joan Gastón Zamora-Abrego<sup>1</sup>, Angela Ortega-León<sup>2</sup>

1. Grupo de investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre (ECOFAUNAS), Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín C.P. 050034, Antioquia, Colombia;

ahsantosm@unal.edu.co, [jogzamoraab@unal.edu.co](mailto:jogzamoraab@unal.edu.co)

2. Grupo de investigación Biodiversidad UniCórdoba, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Universidad de Córdoba, Montería C.P. 230003, Córdoba, Colombia; [amortega25@yahoo.com.mx](mailto:amortega25@yahoo.com.mx)

## RESUMEN

La tasa de crecimiento corporal es un carácter de historia de vida, que puede influenciar la adecuación de los individuos dentro de una población. Este carácter puede variar entre poblaciones de una misma especie ya sea por factores extrínsecos (precipitación, temperatura, disponibilidad de alimento) o intrínsecos (dimorfismo sexual, densidad poblacional). En este estudio se analizó el efecto que pueden tener factores intrínsecos (tamaño corporal, densidad poblacional) y factores extrínsecos (precipitación) sobre los parámetros de crecimiento corporal de *Anolis aeneus* (tamaño asintótico y patrón característico de crecimiento). Se encontró que existen diferencias entre los parámetros de crecimiento entre localidades, pero no entre sexos. También se encontró que el crecimiento en las localidades es explicado por la combinación de la densidad poblacional y el tamaño corporal. En la localidad donde se presenta una mayor densidad poblacional el crecimiento es más rápido mientras que el tamaño asintótico es menor. Estos resultados sugieren que en *Anolis aeneus* no presenta dimorfismo sexual en la ecología del crecimiento dentro de las localidades, lo que puede ser explicado por una ausencia de competencia entre los sexos.

**Palabras clave:** Dimorfismo sexual, tamaño corporal asintótico, Densidad poblacional, precipitación

**ABSTRACT**

The body growth rate is a life history trait, which can influence the fitness of individuals within a population. This character can vary between populations of the same species, either due to extrinsic factors (precipitation, temperature, availability of food) or intrinsic factors (sexual dimorphism, population density) .I In this study we analyzed the effect that may have intrinsic factors (body size, density population) and extrinsic factors (precipitation) on the body growth parameters of *Anolis auratus* (asymptotic size and characteristic pattern of growth). It was found that there are differences between growth parameters between localities, but not between sexes. Growth in localities is explained by the combination of population density and body size, indicating that in the locality where there is a higher population density, the growth is faster while the asymptotic size is smaller. These results suggest that in *Anolis auratus* no presents sexual dimorphism in the ecology of growth within the localities, which can be explained by an absence of competition between the sexes.

**Key words:** Sexual dimorphism, asymptotic body size, population density, precipitation

## 1.1 INTRODUCCIÓN

La tasa de crecimiento corporal es un carácter de historia de vida, que puede influenciar la adecuación de los individuos dentro de una población (Shine y Charnov 1992, Niewiarowski 2001). Este carácter puede variar entre poblaciones no solo por diferencias genotípicas entre las poblaciones, también se pueden atribuir a factores extrínsecos tales como temperatura, precipitación y disponibilidad de alimento (Van Sluys 1998, Zúñiga-Vega et al. 2005, Du et al. 2012), y a factores intrínsecos como competencia inter e intraespecíficas (Mugabo et al. 2013). Además, la tasa de crecimiento corporal depende de las estrategias reproductivas desarrolladas por los individuos y las implicaciones ecológicas y fisiológicas de estas estrategias. El rápido crecimiento corporal y una madurez sexual más temprana favorecen más oportunidades de producir descendientes, pero esta estrategia también las hace más vulnerables a la depredación (Tinkle 1969, Cox y Calsbeek 2010, Pincheira-Donoso y Hunt, 2017).

Los factores ambientales extrínsecos, como el clima, pueden influir en la dinámica de la población al alterar directamente las tasas vitales.. Específicamente la disponibilidad de agua está relacionada de manera directa con el crecimiento corporal debido que la lluvia mejora la calidad del hábitat, el crecimiento de las plantas y la productividad de los insectos en los diferentes hábitats (Zúñiga-Vega et al., 2005, Marquis et al. 2008, Le Galliard et al. 2010). Por otro lado, las tasa per capita de crecimiento poblacional es uno de los factores intrínsecos que puede afectar las tasas de crecimiento corporal (Rotger et al. 2015), debido a que puede generar densidad-dependencia, que surge de la competencia intraespecífica por recursos limitados y puede afectar a los individuos a través de efectos de consumo (recursos) y no consuntivos (comportamiento) (White 2001; Edeline et al. 2009)

Por lo general, en lagartos del género *Anolis* el crecimiento corporal es relativamente rápido en juveniles y alcanza su tamaño asintótico poco después que alcanzan la madurez sexual (Schoener y Schoener 1978, Schlaepfer 2006, Cox et al. 2009). Sin embargo, poco se sabe cómo la densidad poblacional y la precipitación afectan el crecimiento corporal en estos organismos. En ese sentido, se analizaron las tasas de crecimiento corporal de dos poblaciones de anolis de pastizal, *Anolis aeneus*, que difieren en densidad poblacional y precipitación, con el fin de evaluar el efecto de factores extrínsecos e intrínsecos. Se espera: i) que se presente una relación negativa entre la densidad poblacional y las tasas

de crecimiento corporal, por lo tanto en la población con mayor densidad poblacional las tasas de crecimiento serán más lentas ii) así como una relación positiva entre la precipitación y las tasas de crecimiento, encontrando que en la población con mayor precipitación las tasas de crecimiento serán mayores.

## 1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 1.2.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en dos localidades en el Departamento de Córdoba. La primera localidad, finca Santa Isabel (STI), está ubicada en las coordenadas (08°34'54.9"N, 075°42'26.3"W) y la segunda localidad es la Sede central de la Universidad de Córdoba (UNICOR) ubicada en las coordenadas (08°47'32.1" N; 075°51'42.7" W). Santa Isabel se caracteriza por desarrollar un sistema de ganadería extensiva. Presenta potreros donde hay herbáceas entre los 20 cm y los 2 m de altura. La segunda localidad se caracteriza por tener unos sistemas de monocultivos anuales y presentar vegetación herbácea que no supera los 2 m de altura.

Para cada localidad los datos climáticos mensuales fueron proporcionados por las estaciones climatológicas del IDEAM (UNICOR: ESTACION 13070070 - BOCA DE LA CEIBA; STI: ESTACION 13070290 - TAMPA) que se encuentran mas cerca de cada una.

Se determinaron diferencias significativas en precipitación entre las dos poblaciones usando una prueba t-studentd (N=23,  $t = -4.8$ ,  $p < 0.05$ ), siendo la localidad STI la que presento una menor precipitación precipitación 104.0 mm, mientras que la localidad UNICOR presento precipitación promedio anual de 141.4 mm.

La densidad poblacional específica de cada ocasión de muestreo ( $d_i$ ) se estimó como  $ni/pi$ , donde  $ni$  es el número de lagartos capturados en cada ocasión de muestreo  $i$  y  $pi$  es la probabilidad de captura estimada en la ocasión  $i$  (Armstrong et al., 2005; Zúñiga- Vega et al., 2011, Pérez-Mendoza et al. 2013). Las probabilidades de captura fueron obtenidas de un modelo CJS para el periodo de muestreo. Se determinaron diferencias significativas entre las dos poblaciones usando una prueba t-studentd (N=42,  $t = 2.5$ ,  $p < 0.05$ ), siendo

la localidad STI la que presento mayor densidad poblacional 746.9 ind/m<sup>2</sup>, mientras que la localidad UNICOR presento una densidad poblacional de 393.2 ind/m<sup>2</sup>.

### **1.2.2 Especie de estudio**

El anolis de pastizal, *Anolis auratus* (Daudin 1802), es un lagarto relativamente pequeño que puede alcanzar los 55 mm de longitud hocico-cloaca. Se reconoce por presentar color del dorso generalmente café claro, en la región dorsolateral una banda o línea blanco-amarillenta que inicia en la zona infraocular extendiéndose hasta el final del cuerpo, saco gular azul oscuro, con hileras de escamas amarillentas, esta especie presenta cambios rápidos de coloración, tornándose claro u oscuro (Renjifo y Lundberg, 1999). Se distribuye desde el norte de Costa Rica pasando por centro América hasta el norte de la amazonia brasilera parte de Ecuador, Venezuela (Facón, Cojedes) y parte de Guayana Francesa (Avila-Píres 1995), en Colombia se distribuye en los Valle seco de los ríos Magdalena y Cauca, entre las cordilleras Andina y costa Caribe y desde Puerto Carreño (Vichada) hasta Buenaventura (Valle del Cauca), (Ayala y Castro, inédito, Ávila-Pires 1995, Sánchez et al. 1995). Habita generalmente en pastizales en hojas de Poaceas, aunque también se perchan en pequeñas plantas de Mimosoideas, y Malváceas.

### **1.2.3 Trabajo de campo**

En cada localidad se estableció una parcela de 1.5 has, las cuales fueron muestreadas quincenalmente durante 11 meses (ene 2013 – mar 2014). Los muestreos fueron nocturnos, debido a la facilidad para detectar y capturar los individuos. Cada muestreo se realizó entre las 19:00 y las 2:00, revisando todas las plantas que están en las parcelas. A cada individuo capturado se le tomaron las siguientes medidas: 1) longitud hocico-cloaca (LHC) con un calibrador (0.02 mm), 2), sexo por medio del abanico gular presente en los machos 3) en el caso de las hembras se registraron aquellas que estaban grávidas por medio de palpación abdominal. Cada individuo se marcó de manera permanente por medio de ectomización de falanges siguiendo el código propuesto por Medica et al., (1971 citado

en Ferner 1979). Posterior a la toma de medidas cada individuo fue liberado en el mismo sitio de captura.

#### 1.2.4 Análisis de datos

##### **Modelos de crecimiento.**

Se estimaron las tasas de crecimiento corporal de los individuos que fueron capturados en más de una ocasión de muestreo. Las tasas de crecimiento corporal fueron calculadas usando la fórmula  $TC = (LHC2 - LHC1) / \text{días}$ ; donde la tasa de crecimiento (TC) en mm por día es el cambio en la longitud corporal, la cual es la diferencia entre la segunda (LHC2) y primera (LHC1) longitud registrada, dividida por el número de días entre capturas. Se usaron 25 modelos no lineales con efecto mixto, (paquete "nlme", Pinheiro et al. 2013) en el paquete estadístico R (R Core Team 2013) para evaluar tres diferentes modelos de crecimiento que describen los cambios en el tamaño de los individuos de edad desconocida (Tabla 1) El modelo logístico por longitud (Schoener y Schoner 1978) y la función de crecimiento de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1951), son modelos clásicos utilizados para describir el crecimiento en los vertebrados. El primer modelo predice que los individuos de menor tamaño crecerán moderadamente más rápido hasta alcanzar tamaños intermedios; después, la tasa de crecimiento disminuirá de forma no lineal con el incremento del tamaño. El segundo describe que los individuos de menor tamaño tienen a tasas de crecimiento más rápidas que los de mayor tamaño (von Bertalanffy 1951, Fabens 1965, Schoener y Schoner 1978, Lorenzen 1996, Katsanevakis y Maravelias 2008, Tsai et al. 2014). También, se consideró la ecuación de Schnute (Schnute, 1981), donde los principales parámetros del modelo de von Bertalanffy se expresan, según el rango observado de tamaños para reducir su correlación (Rotger et al., 2016). Se consideró a los individuos como efecto aleatorio y se incluyó al sexo y la localidad como factores en cada parámetro, para determinar si se realizaba un análisis separado para cada parámetro o si por el contrario se usaban todos los datos tanto de sexo como de localidad en un solo análisis. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC), para seleccionar los modelos más parsimoniosos de los tres modelos de crecimiento (Burnham y Anderson 2004). Siguiendo a Pinheiro y Bates (2000), se realizaron pruebas de diagnóstico para evaluar

heterocedasticidad de los residuales y el exceso de parametrización de efectos aleatorios en el modelo obtenido. Las curvas continuas de crecimiento fueron utilizadas para estimar la curva adecuada de talla por edad, para establecer la talla de nacimiento se utilizaron los registros de los individuos que aun conservaban la cicatriz del cordón umbilical, ya que esta desaparece dos días después de la eclosión (Obs. per). La talla mínima de madurez sexual de las hembras en cada localidad se determinó por la palpación abdominal, donde se registraron las hembras grávidas más pequeñas, mientras que para los machos esta talla fue determinada por una disminución en la velocidad del crecimiento calculado en la curva.

Se construyeron modelos generales lineales con estructura de error normal, que representan diferentes hipótesis acerca de la variación en la tasa de crecimiento corporal, así como los efectos de la longitud promedio de los individuos, la precipitación y la densidad poblacional. Los modelos consideran que la tasa de crecimiento pueden ser una función lineal de la longitud promedio (LHCp), la precipitación (PREC), la densidad poblacional (DEN) o la combinación entre estos factores (efectos aditivos e interactivo). Para construir los modelos los valores de PREC y DEN, se tomó el promedio de estos valores en un intervalo de entre uno y tres meses antes de cada recaptura, esto debido a que las tasas vitales de los individuos de una población son el resultado de las condiciones ambientales pasadas. Se usaron modelos lineales generalizados (MLG) con una estructura de error normal (Nelder y Baker 1972), para determinar el efecto de la precipitación y la densidad poblacional sobre las tasas de crecimiento individuales. Los modelos fueron probados en ambas localidades de estudio. Para seleccionar el modelo que mejor se ajustaba a nuestros datos, se calculó AICc para cada uno.

### **1.3 RESULTADOS**

Para modelar las tasas de crecimiento corporal de *Anolis auratus* se utilizaron 265 individuos, 148 de STI (49 hembras y 99 machos) y 117 de UNICOR (59 hembras y 58 machos). En ambas localidades el modelo que presento el mejor ajuste para ambos sexos fue el de von Bertalanffy (Tabla 1). Dado este resultado, se combinaron los datos en un solo análisis con el sexo y la localidad como Factores, con el fin de evaluar si los parámetros de crecimiento (A y K) eran específicos para localidades y sexos usando la información del modelo, tanto A como K fueron tratados como efectos fijos en el análisis.

El modelo con todos los datos juntos indicó que no hay diferencias en las tallas asintóticas ni en el patrón característico de crecimiento entre sexos, mientras que si se encontraron diferencias significativas en los parámetros de crecimiento entre localidades indicando que en la localidad UNICOR los individuos tienen un tamaño asintótico mayor ( $A_{\text{UNICOR}}=51.63 \pm 0.96$ ,  $A_{\text{STI}}=48.23 \pm 0.63$ ,  $t=6.87751$ ,  $p < 0.05$ ), y que los individuos de STI tienen un mayor valor del parámetro característico de crecimiento ( $K_{\text{STI}}=0.019 \pm 0.0026$ ,  $K_{\text{UNICOR}}=k=0.0147 \pm 0.0051$ ,  $t=2.47065$ ,  $p < 0.005$ ) (Fig. 1).

Las curvas de crecimiento corporal estimadas para cada localidad indicaron que en STI las hembras alcanzan la madurez sexual a una edad de 78 días con un LHC de 41.21 mm, mientras que los machos la alcanzan a los 93 días con un LHC de 43.12 mm (Fig.1). En la localidad UNICOR las hembras alcanzan la talla de madurez sexual a los 71 días con un LHC de 40.98mm y los machos la alcanzan a los 94 días con un LHC de 44.12 mm (Fig. 1). Para la localidad STI se obtuvo que la talla al nacer fue de 18.53mm y en la localidad UNICOR de 22.03 mm (Fig.1)

Al evaluar los factores predictores del crecimiento (edad, densidad poblacional y precipitación), se encontró que para la localidad de STI el crecimiento corporal es el resultado de un efecto mixto entre la talla (LHC) y la densidad poblacional ( $\text{ACI}=-545.4$ ); mientras que en la localidad de UNICOR, el modelo que explica mejor el crecimiento es el que tiene un efecto aditivo de la talla y la precipitación ( $\text{AIC}=-502.4$ ) (Tabla 2).

#### 1.4 DISCUSIÓN

En este estudio se analizaron las tasas de crecimiento corporal de *Anolis auratus* entre dos localidades que difieren en la precipitación y en la densidad poblacional. Se encontró que existen diferencias en el crecimiento corporal de los individuos entre poblaciones, donde los individuos de Santa Isabel presentaron tasas de crecimiento más altas. Esto puede ser explicado por la relación existente entre edades y densidad poblacional, ya que, en poblaciones con mayores densidades poblacionales es de esperarse encontrar altas tasas de crecimiento corporal, en organismos de rápido crecimiento y con densidades poblacionales altas, una alta tasa de crecimiento corporal puede ser una respuesta para lograr una mejor adecuación debido a que selección natural favorece a los organismos que alcanzan una talla de madurez sexual temprana en ambientes con altas densidades

poblacionales (Massot et al., 1992; Samhuri et al. 2009). Nuestros resultados concuerdan con lo reportado por Rotger et al., 2015, donde se reporta que la precipitación tiene un efecto sobre el crecimiento de las diferentes clases de edad.

Se compararon diferentes modelos de crecimiento para seleccionar la curva de crecimiento corporal que describe mejor el patrón de crecimiento de *A. auratus*. De acuerdo con lo esperado, se encontraron diferencias en el patrón característico de crecimiento y las tallas asintóticas de crecimiento entre poblaciones, probablemente por la intensidad diferencial de interacciones ecológicas tales como competencia intra e interespecífica, y el nivel de tasas de depredación que ocurren entre poblaciones (Lewis 1986, Downes 2002, Siliceo-Cantero y Garcia, 2014).

No se encontraron diferencias en el patrón característico de crecimiento y la talla asintótica entre sexos, lo que sugiere que no existe competencia por los recursos entre sexos y que los individuos de *A. auratus* tienen requerimientos similares durante su ciclo de vida, alcanzando tallas de madurez sexual similares en machos y hembras, por lo tanto, nuestros resultados coinciden con estudios en los que las diferencias en las tasas de crecimiento corporal y el tamaño probablemente sean una respuesta plástica y no un producto de diferencias intrínsecas entre poblaciones (Lorenzon et al. 2001; Ortega et al., 2015, 2017). Estos resultados concuerdan con lo reportado en otros estudios que concluyen que no existe dimorfismo sexual en tamaño en *Anolis auratus* (Calderon-Espinosa y Barragan-Contreras 2014), lo que sugiere que los hábitos alimenticios o el uso de microhábitats son similares en ambos sexos, y que las interacciones de los machos para acceder a las hembras no están determinadas por el tamaño corporal, ya que esos son los principales factores que generalmente explican las diferencias en el tamaño corporal en los lagartos (Losos 2009, Calderon-Espinosa y Barragan-Contreras 2014). Esta ausencia de dimorfismo sexual en tamaño se ve reflejada en que no se encontraron diferencias de los parámetros de crecimiento (A y K) en las dos localidades de estudio reiterando la ausencia de dimorfismo sexual en tamaño, además de la ausencia de dimorfismo sexual en caracteres de historia de vida.

Según los resultados la población de Santa Isabel es la que tiene una mayor densidad poblacional y una menor precipitación, esto sugiere que el tamaño corporal más pequeño puede ser el resultado de una baja disponibilidad de alimento debido a una menor oferta

---

hídrica (Stamps y Tanaka, 1981, Díaz et al., 2012) y el rápido crecimiento corporal a la competencia que puede existir por los recursos en un ambiente con altas tasas de densidad poblacional (Le Gaillard et al. 2010), mientras que en la población de la UNICOR la oferta hídrica es mayor y por consiguiente existiría una mayor oferta alimenticia y los individuos de *A. auratus* tendrían acceso a una mayor fuente nutricional lo que explicaría su mayor tamaño, además, al presentarse una menor densidad poblacional la competencia por los recursos sería menor por lo que su crecimiento es más lento (Mugabo et al., 2013; Rotger et al., 2015). Aunque no evaluamos el efecto de la presión depredadora sobre el crecimiento de *A. Auratus* este podría ser uno de los factores que tenga efecto sobre el mismo, debido a que en poblaciones con mayor presión depredadora los individuos tienden a crecer más rápido y alcanzar tamaños más pequeños como una estrategia para compensar los costos de la adecuación (Novosolov y Meiri 2013; Zúñiga-Vega et al., 2007).

## 1.5 LITERATURA CITADA

Armstrong, D. P., Davidson, R. S., Perrott, J. K., Roygard, J., & Buchanan, L. (2005). Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 160-170.

Avila-Pires, T. C. (1995). Lizards of brazilian amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische verhandelingen*, 299(1), 1-706.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, 33(2), 261-304.

Cappuccino, N., & Price, P. W. (Eds.). (1995). *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Elsevier.

Cox, R. M., Stenquist, D. S., Henningsen, J. P., & Calsbeek, R. (2009). Manipulating testosterone to assess links between behavior, morphology, and performance in the brown anole *Anolis sagrei*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(6), 686-698.

Cox, R. M., & Calsbeek, R. (2010). Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution*, 64(5), 1321-1330.

Díaz, J. A., Iraeta, P., Verdú-Ricoy, J., Siliceo, I., & Salvador, A. (2012). Intraspecific variation of reproductive traits in a Mediterranean lizard: clutch, population, and lineage effects. *Evolutionary Biology*, 39(1), 106-115.

Downes, S. J. (2002). Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(1), 38-42.

Du, W. G., Warner, D. A., Langkilde, T., Robbins, T. R., & Shine, R. (2012). The roles of pre-and post-hatching growth rates in generating a latitudinal cline of body size in the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(1), 202-209.

Edeline, E., Haugen, T. O., Weltzien, F. A., Claessen, D., Winfield, I. J., Stenseth, N. C., & Vøllestad, L. A. (2009). Body downsizing caused by non-consumptive social stress severely depresses population growth rate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1683), 843-851.

Fabens, A. J. (1965). Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29, 265-289.

Katsanevakis, S., & Maravelias, C. D. (2008). Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and fisheries*, 9(2), 178-187.

Le Galliard, J. F., Marquis, O., & Massot, M. (2010). Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1296-1307.

Lewis, S. M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56(3), 183-200.

Lorenzen, K. (1996). The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of fish biology*, 49(4), 627-642.

Lorenzon, P., Clobert, J., & Massot, M. (2001). The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*, 55(2), 392-404.

Losos, J. B. (2011). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles* (Vol. 10). Univ of California Press.

Lu, H. L., Xu, C. X., Zeng, Z. G., & Du, W. G. (2018). Environmental causes of between-population difference in growth rate of a high-altitude lizard. *BMC ecology*, 18(1), 37.

Marquis, O., Massot, M., & Le Galliard, J. F. (2008). Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology*, 89(9), 2575-2583.

Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J., & Barbault, R. (1992). Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. *Ecology*, 73(5), 1742-1756.

Mugabo, M., Perret, S., Legendre, S., & Le Galliard, J. F. (2013). Density-dependent life history and the dynamics of small populations. *Journal of Animal Ecology*, 82(6), 1227-1239.

Nelder, J. A., & Baker, R. J. (1972). Generalized linear models. *Encyclopedia of statistical sciences*.

Niewiarowski, P. H. (2001). Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *The American Naturalist*, 157(4), 421-433.

Novosolov, M., & Meiri, S. (2013). The effect of island type on lizard reproductive traits. *Journal of Biogeography*, 40(12), 2385-2395.

Ortega, J., López, P., & Martín, J. (2015). Altitudinally divergent adult phenotypes in Iberian wall lizards are not driven by egg differences or hatchling growth rates. *Oecologia*, 177(2), 357-366.

Ortega, J., López, P., & Martín, J. (2017). Environmental drivers of growth rates in Guadarrama wall lizards: a reciprocal transplant experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(2), 340-350.

Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Zurita-Gutiérrez, Y. H., Fornoni, J., Solano-Zavaleta, I., Hernández-Rosas, A. L., & Molina-Moctezuma, A. (2013). Demographic importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*, 69(4), 411-435.

Pincheira-Donoso, D., & Hunt, J. (2017). Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biological Reviews*, 92(1), 341-356.

Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2000). Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mixed-effects models in S and S-Plus*, 3-56.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & Team, R. C. (2013). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version*, 3(1), 111.

Renjifo, J. M., & Lundberg, M. (1999). Guía de campo anfibios y reptiles de Urrá. *Editorial Colina. Medellín, Colombia*.

Rotger, A., Igual, J. M., Smith, J. J., & Tavecchia, G. (2016). Relative role of population density and climatic factors in shaping the body growth rate of Lilford's Wall Lizard (*Podarcis lilfordi*). *Canadian Journal of Zoology*, 94(3), 207-215.

Samhuri, J. F., Levin, P. S., & Harvey, C. J. (2009). Quantitative evaluation of marine ecosystem indicator performance using food web models. *Ecosystems*, 12(8), 1283-1298.

Sánchez, H. Castaño, O. & Cárdenas, G. (1995). Diversidad de los Reptiles en Colombia. *Colombia diversidad biótica I. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Inderena, Fundación FES*, 277-325.

Schlaepfer, M. A. (2006). Growth Rates and Body Condition in *Norops polylepis* (Polychrotidae) Vary with Respect to Sex but not Mite Load 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(3), 414-418.

Schoener, T. W., & Schoener, A. (1978). Estimating and interpreting body-size growth in some Anolis lizards. *Copeia*, 390-405.

Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(9), 1128-1140.

Shine, R., & Charnov, E. L. (1992). Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *The American Naturalist*, 139(6), 1257-1269.

Siliceo-Cantero, H. H., & Garcia, A. (2014). Differences in growth rate, body condition, habitat use and food availability between island and mainland lizard populations of *Anolis nebulosus* in Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 30(5), 493-501.

Stamps, J., & Tanaka, S. (1981). The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology*, 62(1), 33-40.

Tinkle, D. W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*, 103(933), 501-516.

Tsai, W. P., Sun, C. L., Punt, A. E., & Liu, K. M. (2014). Demographic analysis of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, in the Northwest Pacific using a two-sex stage-based matrix model. *ICES Journal of Marine Science*, 71(7), 1604-1618.

Van Sluys, M. (1998). Growth and body condition of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 32(3), 359-365.

Von Bertalanffy, L. (1951). General system theory, a new approach to unity of science. 5. Conclusion. *Human biology*, 23(4), 337.

Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J. A., & Pérez-Trejo, M. E. (2005). Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology*, 39(3), 433-444.

Zúñiga-Vega, J., N. Reznick, D., & B. Johnson, J. (2007). Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. *Oikos*, 116(6), 995-1005.

Tabla 1. Modelos de crecimiento para individuos de edad desconocida. A, Tamaño corporal asintótico; K, constante característica de crecimiento (día<sup>-1</sup>; Media ± SD); L<sub>1</sub>, Longitud hocico cloaca (LHC) en el tiempo i; L<sub>2</sub>; Longitud hocico cloaca (LHC) en el tiempo i + 1; D, días entre i y i + 1; y<sub>1</sub>, mínima talla observada a una edad dada (T<sub>1</sub>); y<sub>2</sub>, tamaños máximos observados en la muestra a una edad determinada (T<sub>2</sub>).

Modelo	Ecuación	STI		UNICOR	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras
Logístico	$L_2 = A \cdot L_1 / [L_1 + (A - L_1)e^{-K \cdot D}]$	473.6204	233.6102	282.4009	303.8126
von Bertalanffy	$L_2 = A - (A - L_1)e^{-K \cdot D}$	496.0835	236.8567	310.3621	303.914
Schnute	$L_2 = L_1 \cdot e^{-K \cdot D} + (y_1 - y_2 \cdot e^{-K(T_1 - T_2)}) \cdot (1 - e^{-K \cdot D} / (1 - e^{-K(T_1 - T_2)}))$	473.6206	233.975	332.6222	303.8126

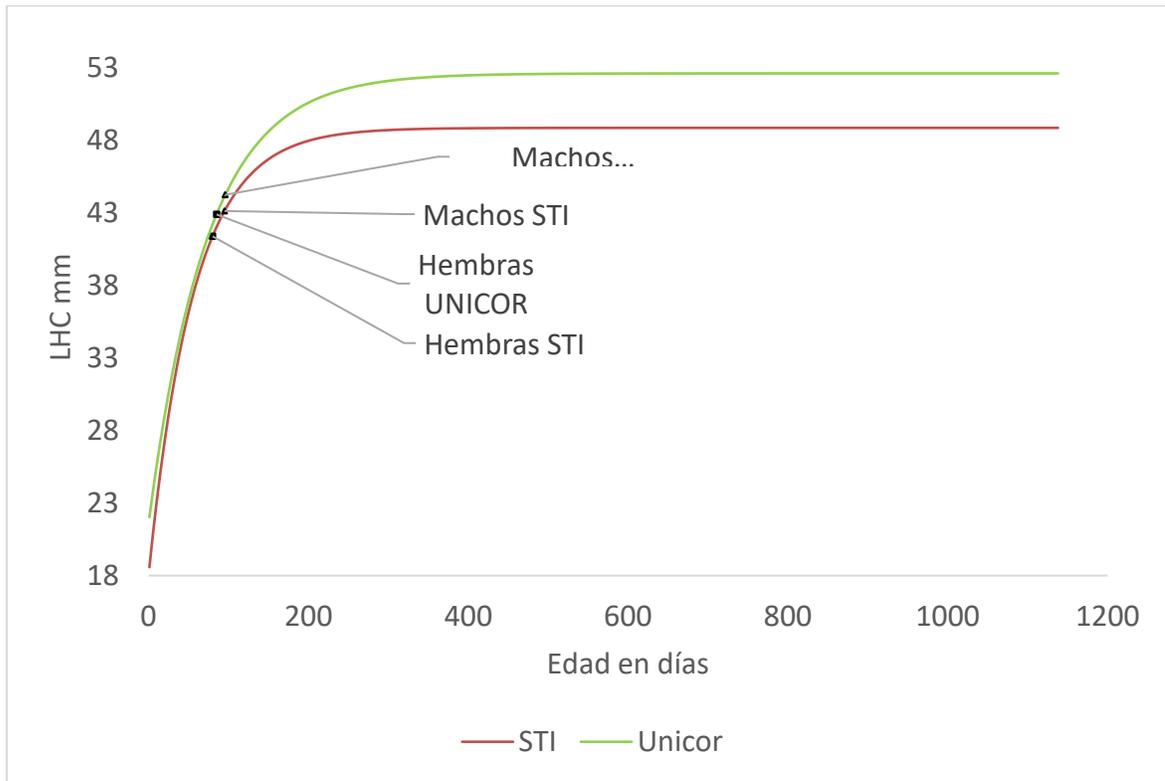


Figura 1. Curva de crecimiento estimada para las dos localidades. Los triángulos representan la edad y talla a la madurez sexual para los machos, mientras que los cuadrados representan la edad y talla a la madurez sexual para las hembras.

Tabla 2. Modelos que describen el crecimiento corporal de *A. auratus*

<b>SANTA ISABEL</b>			
<b>MODELO</b>	<b>AIC</b>	<b>Delta_AIC</b>	<b>AICWt</b>
TC=LHC	-545.4705	0	0.3997
TC=LHC*PRE	-543.911	1.5595	0.1833
TC=DEN+LHC	-543.63	1.8406	0.1592
TC=LHC+PREC	-543.4709	1.9996	0.1471
TC=LHC+PREC+DEN	-541.6324	3.8381	0.0586
TC=LHC*DEN	-541.2254	4.2451	0.0479
TC=LHC*PREC*DEN	-536.3916	9.0789	0.0043
TC=NULL	-424.0917	121.3788	0
TC=DEN	-422.2185	123.252	0
TC=PRE	-422.2112	123.2593	0
TC=DEN+PRE	-420.3569	125.1136	0
TC=DEN*PRE	-418.4685	127.002	0
<b>UNICOR</b>			
<b>MODELO</b>	<b>AIC</b>	<b>Delta_AIC</b>	<b>AICWt</b>
TC=LHC+PRE	-502.4422	0	0.2606
TC=LHC	-502.3332	0.109	0.2468
TC=DEN+LHC	-501.5419	0.9003	0.1661
TC=DEN+LHC+PRE	-501.3981	1.0441	0.1546
TC=PRE*LHC	-501.0206	1.4216	0.128
TC=DEN*LHC	-498.7318	3.7104	0.0408
TC=DEN*LHC*PRE	-493.6077	8.8345	0.0031
TC=DEN	-426.2507	76.1915	0
TC=DEN+PRE	-424.4214	78.0207	0
TC=NULL	-423.2545	79.1876	0
TC=DEN*PRE	-423.0978	79.3443	0
TC=PRE	-421.5707	80.8715	0

## 2. **Capítulo 2. La densidad poblacional de *Anolis auratus* y los efectos sobre su dinámica poblacional**

Amilcar Santos-Morales<sup>1,2</sup>, Gastón Zamora-Abrego<sup>1</sup>, Angela Ortega-León<sup>2</sup>

1. Grupo de investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre (ECOFAUNAS), Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín C.P. 050034, Antioquia, Colombia;  
ahsantosm@unal.edu.co, [jogzamoraab@unal.edu.co](mailto:jogzamoraab@unal.edu.co)

2. Grupo de investigación Biodiversidad UniCórdoba, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Universidad de Córdoba, Montería C.P. 230003, Córdoba, Colombia; [amortega25@yahoo.com.mx](mailto:amortega25@yahoo.com.mx)

**RESUMEN**

Las tasas vitales, crecimiento, supervivencia y fecundidad, son importantes en la dinámica de las poblaciones, y éstas pueden ser afectadas tanto por factores intrínsecos como extrínsecos, o por la combinación de ambos, las cuales pueden influenciar las estrategias de historia de vida de las especies. Se implementó un modelo de proyección integral con el objetivo de evaluar el papel de factores intrínsecos (densidad poblacional y tamaño corporal) y factores extrínsecos (precipitación) sobre las tasas vitales (crecimiento poblacional, supervivencia y fecundidad) en dos localidades de *Anolis auratus* que muestran marcadas diferencias en la LHC promedio de los adultos, en la densidad poblacional y la precipitación. Se encontró que tanto la supervivencia como el crecimiento poblacional están explicados por una relación entre el tamaño corporal y la densidad poblacional, en la localidad donde se presentan individuos más pequeños y una densidad poblacional mayor la supervivencia es menor. También se encontró que la mayor elasticidad la presenta la reproducción de los individuos de mayor tamaño corporal.

Palabras clave: Modelo de proyección integral, factores intrínsecos, factores extrínsecos, tasas vitales

**ABSTRACT**

Vital rates, growth, survival and fertility are important in the dynamics of populations, and these can be affected by both intrinsic and extrinsic factors, or by the combination of both, which can influence the life history strategies of the populations. With the objective of evaluating the role of intrinsic factors (population density and body size) and extrinsic factors (precipitation) on the vital rates (population growth, survival and fertility) in two localities of *Anolis aeneus* that show marked differences in the average LHC of adults, in population density and precipitation. It was found that both survival and population growth are explained by a relationship between body size and population density. In the locality where smaller individuals are present and a higher population density, survival is lower. It was also found that the greatest elasticity is found in the reproduction of individuals with a larger body size.

**Keywords:** Integral Projection Model, intrinsic factors, extrinsic factors, vital rates

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Las tasas vitales, crecimiento, supervivencia y fecundidad, son importantes en la dinámica de las poblaciones (Caswell 2001, Morris y Doak 2002, Jongejans et al. 2008), y éstas pueden ser afectadas tanto por factores intrínsecos (Fowler 1981, Mugabo et al. 2013) como extrínsecos (Sæther 1997, Bassar et al. 2016), o por la combinación de ambos (Coulson et al. 2001, Plard et al. 2019), las cuales pueden influenciar las estrategias de historia de vida de las especies (Stearns 1992). Específicamente, el tamaño corporal es un determinante importante en las estrategias de historia de vida en una gran cantidad de organismos (Peters y Peters 1986, Calder 1996, Stearns 1992, Fabian y Flatt 2012).

En muchas especies de reptiles escamados, los individuos de mayor tamaño corporal muestran una dominancia social sobre los más pequeños, generando interacciones sociales y tróficas asimétricas (Massot et al. 1992, Lecomte et al. 1994, Mugabo et al. 2010, 2011). Por lo tanto, una madurez sexual temprana podría restringir las estrategias óptimas y el fitness individual (Rotger et al. 2016). Por ejemplo, hembras reproductivas pequeñas, pueden producir huevos más pequeños y tener un menor éxito reproductivo (Laurie y Brown 1990). Por otro lado, un tamaño corporal mayor podría ser una desventaja, al hacer más conspicuo a los individuos, y por lo tanto más sensibles a la depredación (Stamps y Buechner 1985, Blanckenhorn 2000). Dada esta variabilidad, es posible asumir que el papel relativo del tamaño corporal es específico en cada población o especie; y dada la continua retroalimentación entre los niveles individuales y poblacionales en ambientes variables, una comprensión de las dinámicas poblacionales requiere la inclusión de la heterogeneidad individual en los modelos poblacionales y la sensibilidad variable de las diferencias individuales, a efectos dependientes e independientes de la densidad poblacional (Schoener 2011, Smallegange y Coulson 2013).

Ya que la densidad poblacional tiene un efecto sobre la variación en las tasas vitales individuales, esto se refleja en cambios en la dinámica de las poblaciones (Mugabo et al. 2013). Sin embargo la densidad-dependencia a menudo se ignora en los modelos utilizados para predecir la dinámica poblacional y es difícil de estimar en las poblaciones naturales (Zabel et al. 2006). Sin embargo, incluso en poblaciones pequeñas, la densidad puede ser alta y limitar el crecimiento de la población (Grant & Benton 2000). Sumado a esto se pueden presentar sinergias entre los factores ambientales y el tamaño poblacional, lo que

puede intensificar o disminuir la densidad-dependencia (Buckley, & Roughgarden 2006, Wang et al. 2009)

En este estudio se empleó un modelo de proyección integral (IPM, Easterling et al. 2000), el cual sigue la caracterización del ciclo de vida de un organismo como una función de carácter continuo (Easterling et al. 2000, Ellner y Rees 2006, Rees y Ellner 2009, Coulson et al. 2010, Coulson 2012), proporcionando así un marco para abordar hipótesis sobre dinámicas eco-evolutivas (Rees y Ellner 2009, Chung et al. 2015) o manejo de poblaciones (Wallace et al. 2013). Los IPMs ofrecen grandes oportunidades para estudiar la influencia de la heterogeneidad individual en la dinámica de las poblaciones, debido a que combinan formalmente datos tanto del nivel individual (por ejemplo, datos de captura-recaptura) como de nivel poblacional (conteos de población) (Besbeas et al. 2002, Schaub y Abadi 2011). Además de la ventaja técnica, se ha demostrado que los IPMs ofrecen un modelo más real para investigar el papel del tamaño corporal en especies con crecimiento indeterminado (Bassar et al. 2012, Wallace et al. 2013) y el papel de la densidad poblacional sobre las tasas vitales (Plard et al. 2019). De esta forma, se planteó el objetivo principal de este estudio, que fue evaluar el efecto del tamaño corporal, la precipitación y la densidad poblacional sobre la supervivencia, el crecimiento poblacional y la reproducción en dos localidades de *Anolis auratus que* muestran marcadas diferencias tanto en la LHC promedio de los adultos, como en la densidad poblacional. Dado que la variación en el tamaño corporal puede afectar los rasgos de historia de vida y la dinámica poblacional (Clutton-Brock et al. 1987, Rose et al. 1998, Brandt y Navas 2011), se esperaba encontrar diferencias en las fecundidad, supervivencia y crecimiento poblacional, entre las dos localidades, demostrando un efecto negativo de la densidad poblacional, donde a mayor densidad poblacional se verá una reducción sobre la supervivencia, un menor crecimiento y una mayor fecundidad.

## **2.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.2.1 Área de estudio**

El estudio se desarrolló en dos localidades en el Departamento de Córdoba. La primera localidad, finca Santa Isabel (STI), está ubicada en las coordenadas (08°34'54.9"N, 075°42'26.3"W) y la segunda localidad es la Sede central de la Universidad de Córdoba

(UNICOR) ubicada en las coordenadas (08°47'32.1" N; 075°51'42.7" W). Santa Isabel se caracteriza por desarrollar un sistema de ganadería extensiva. Presenta potreros donde hay herbáceas entre los 20 cm y los 2 m de altura. La segunda localidad se caracteriza por tener unos sistemas de monocultivos anuales y presentar vegetación herbácea que no supera los 2 m de altura.

Para cada localidad los datos climáticos mensuales fueron proporcionados por las estaciones climatológicas del IDEAM (UNICOR: ESTACION 13070070 - BOCA DE LA CEIBA; STI: ESTACION 13070290 - TAMPA) que se encuentran mas cerca de cada una.

Se determinaron diferencias significativas en precipitación entre las dos poblaciones usando una prueba t-studentd (N=23, t = -4.8, p < 0.05), siendo la localidad STI la que presento una menor precipitación 104.0 mm, mientras que la localidad UNICOR presento precipitación promedio anual de 141.4 mm.

La densidad poblacional específica de cada ocasión de muestreo ( $d_i$ ) se estimó como  $n_i/p_i$ , donde  $n_i$  es el número de lagartos capturados en cada ocasión de muestreo  $i$  y  $p_i$  es la probabilidad de captura estimada en la ocasión  $i$  (Armstrong et al., 2005; Zúñiga- Vega et al., 2011, Pérez-Mendoza et al. 2013). Las probabilidades de captura fueron obtenidas de un modelo CJS para el periodo de muestreo. Se determinaron diferencias significativas entre las dos poblaciones usando una prueba t-studentd (N=42, t = 2.5, p < 0.05), siendo la localidad STI la que presento mayor densidad poblacional 746.9 ind/m<sup>2</sup>, mientras que la localidad UNICOR presento una densidad poblacional de 393.2 ind/m<sup>2</sup>.

### 2.2.2 Especie de estudio

El anolis de pastizal, *Anolis auratus* (Daudin 1802), es un lagarto relativamente pequeño que puede alcanzar los 55 mm de longitud hocico-cloaca. Se reconoce por presentar color del dorso generalmente café claro, en la región dorsolateral una banda o línea blanco-amarillenta que inicia en la zona infraocular extendiéndose hasta el final del cuerpo, saco gular azul oscuro, con hileras de escamas amarillentas, se observó en esta especie cambios rápidos de coloración, tornándose claro u oscuro (Renjifo y Lundberg 1999). Se distribuye desde el norte de Costa Rica pasando por centro América hasta el norte de la amazonia brasilera parte de Ecuador, Venezuela (Facón, Cojedes) y parte de Guayana

Francesa (Avila-Píres, 1995), en Colombia se distribuye en los Valle seco de los ríos Magdalena y Cauca, entre las cordilleras Andina y costa Caribe y desde Puerto Carreño (Vichada) hasta Buenaventura (Valle del Cauca), (Ayala y Castro, inédito, Ávila-Pires 1995, Sánchez et al. 1995). Habita generalmente en pastizales en hojas de Poaceas, aunque también se perchan en pequeñas plantas de Mimosoideas, y Malváceas.

### 2.2.3 Trabajo de campo

En cada localidad se estableció una parcela de 1.5 has, las cuales fueron muestreadas quincenalmente durante 11 meses (ene 2013 – mar 2014). Los muestreos fueron nocturnos, debido a la facilidad para detectar y capturar los individuos. Cada muestreo se realizó entre las 19:00 y las 2:00, revisando todas las plantas que están en las parcelas. A cada individuo capturado se le tomaron las siguientes medidas: 1) longitud hocico-cloaca (LHC) con un calibrador (0.02 mm), 2), sexo por medio del abanico gular presente en los machos 3) en el caso de las hembras se registraron aquellas que estaban grávidas por medio de palpación abdominal. Cada individuo se marcó de manera permanente por medio de ectomización de falanges siguiendo el código propuesto por Medica et al., (1971, citado en Ferner, 1979). Posterior a la toma de medidas cada individuo fue liberado en el mismo sitio de captura.

### 2.2.4 Análisis de datos

Para cada localidad se usaron los siguientes análisis:

**Tasa de supervivencia:** La supervivencia fue estimada para el periodo de muestreo, a través de una regresión logística debido a que tradicionalmente la supervivencia se ajusta a este tipo de funciones (Rees et al., 2014) usando el tamaño corporal, la densidad poblacional y la precipitación como covariables.

$$\text{Logit}(S') = \beta_0 + \beta_1 \text{DEN} + \beta_2 \text{PRE} + \beta_3 \text{LHC} + \beta_4 \text{REC}$$

**Tasa de crecimiento:** El crecimiento corporal fue estimado para el periodo de muestreo, a través de una regresión lineal (Rees et al., 2014), usando el tamaño corporal, la densidad poblacional y la precipitación como covariables.

Tanto para el crecimiento como la supervivencia, se evaluaron diferentes combinaciones de variables y se seleccionaron los mejores modelos de acuerdo al AIC.

Se parametrizó un modelo post-reproductor determinístico, basado en la relación estimada entre las tasas vitales y el tamaño corporal, la densidad poblacional y la precipitación como covariables. Se tomó la LHC al tiempo  $t$  como 'x' y la LHC al tiempo  $t+1$  como 'y' en la fórmula  $\Omega$  representa el dominio de tamaño corporal:

$\Omega$

Donde la función  $P_{(x,y)}$ , representa la relación tamaño-dependencia en la supervivencia de los individuos de la talla 'x' como:

Donde,  $G(y,x)$  es la probabilidad de crecimiento de la talla 'x' a la talla 'y' en un tiempo  $t+1$ . De la misma manera  $F(y,x)$  representa la producción de descendientes en relación con el tamaño de la hembra en el tiempo  $t$ . La función de fertilidad está representada por:

$$F_{(y,x)} = r(x)D_{(y,x)}$$

Comenzando con  $r(x)$ , la función de reclutamiento describe el número total de huevos producidos por una hembra de talla 'x' y  $D(y,x)$ , la función de herencia que describe la probabilidad que una hembra reproductiva de talla 'x' al tiempo  $t$  produzca un huevo al tiempo  $t+1$ . El conjunto de estas funciones demográficas representa el kernel del IPM, el cual describe todas las posibles transiciones entre tallas en un periodo de tiempo (Rees et al., 2014). A cada función del kernel se le sumo el efecto de la densidad poblacional ( $den$ ), así como el efecto de la precipitación ( $prec$ ) y sus efectos aditivos y mixtos (Merow et al. 2014).

$$K(y, x) = s(x)G(x|y, den|prec) + s(x)r(x)D(y, x|den|prec)/2$$

El kernel de proyección del IPM para cada localidad fue considerado como discreto en una matriz con 300 clases de talla/tamaño, y se analizó usando técnicas comunes en modelos de proyección matricial (Easterling et al., 2000, Ellner y Rees 2006). Los IPMs fueron construidos en R 3.5 (R development Core Team 2011) usando el paquete IPMpack (Metcalf et al. 2013). Las elasticidades son usadas como medida del cambio proporcional en la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), causado por cambios proporcionales en  $P(y,x)$  y  $F(y,x)$  (Tuljapurkar 1990).

### 2.3 RESULTADOS

Las probabilidades de supervivencia se obtuvieron a partir de 1665 individuos capturados y marcados (STI=993, UNICOR = 672) entre los años 2013 y 2014. En ambas localidades la supervivencia fue el resultado de un efecto aditivo del tamaño corporal y la densidad poblacional (surv~size+den), con un 48% y 39% de probabilidad de supervivencia, para UNICOR y STI, respectivamente. El crecimiento poblacional para ambas localidades fue el resultado de un efecto aditivo del tamaño corporal y la precipitación (growth ~ size+prec), teniendo un efecto positivo de la precipitación y negativo con el tamaño corporal.

La distribución de tallas es similar entre las dos localidades (Fig. 2), debido probablemente a la diferencia en las tasas de crecimiento. La estructura de tallas se caracterizó por la mayor cantidad de adultos que no han alcanzado la talla asintótica, una gran proporción de individuos juveniles y una pequeña proporción de adultos que han alcanzado el tamaño asintótico. En las dos localidades la tasa finita de crecimiento poblacional fue baja ( $\lambda_{STI}=0.58$ ,  $\lambda_{UNICOR}=0.89$ )

En localidad STI donde los lagartos fueron más pequeños, el número de huevos producidos por las hembras es significativamente mayor (121), debido a la mayor proporción de hembras grávidas registradas. Se encontró que la supervivencia y el crecimiento poblacional tienen una menor elasticidad en STI (24.54 y 19.64 respectivamente, 44.18%) comparados con la reproducción (55.82%) (Fig. 3); mientras que la población de la UNICOR, la supervivencia y crecimiento tienen menores valores de elasticidad (24.42 y 34.92 respectivamente, 58.92%) comparados con la reproducción (41.08%) (Fig. 4). Se puede observar que en las dos localidades los adultos de tamaños corporales mayores son los que tienen una mayor elasticidad (Fig. 3 y Fig. 4).

## 2.4 DISCUSIÓN

Se analizó el papel de factores extrínsecos e intrínsecos sobre algunos caracteres de historia de vida de *Anolis auratus*, estimando la dependencia del tamaño corporal sobre las tasas vitales en dos localidades que tenían diferencias en densidad poblacional y precipitación, además de diferencias en el promedio del tamaño corporal de los adultos. Para las localidades de estudio la supervivencia estuvo determinada por la relación entre el tamaño corporal y la densidad poblacional. Encontramos que a una mayor densidad poblacional la supervivencia disminuye, y entre mayor sea el tamaño corporal la supervivencia es mayor. Este tipo de respuesta se ha reportado en otras especies de *Anolis* (Delayne y Warner 2014, Moreno-Arias y Urbina-Cardona 2012). El efecto de la densidad poblacional sobre la supervivencia de especies del género *Anolis* que presentan dimorfismo sexual en tamaño es la respuesta de una competencia intraespecífica por el microhábitat, esta competencia conlleva a un aumento en la mortalidad de individuos de tallas pequeñas que no pueden competir con individuos de tallas mayores (Delayne y Warner 2014). En el caso de *A. auratus*, una especie en la cual no existe un marcado dimorfismo sexual en tamaño (Calderón-Espinosa y Barragán-Contreras 2014), la supervivencia no estaría determinada por la competencia por el microhábitat sino por otros factores extrínsecos como podrían ser la disponibilidad de alimento (Sorci et al. 1996, Le Galliard et al. 2005), la presencia de depredadores (Schoener y Schoener 1982, Losos et al. 2004, 2006, Lagos y Herberstein 2017) y factores climáticos (Stapley et al. 2015)

No se encontró una relación entre el tamaño corporal de las hembras y el número de huevos que pueden producir en un año. Sin embargo, el número de huevos producidos era independiente del tamaño de la hembra entre poblaciones, ya que la producción de un huevo por evento reproductivo es un carácter arrastrado filogenéticamente en el clado de los *Anolis* (Andrews y Rand 1974, Cox y Calsbeek 2010). En este estudio la magnitud del costo de supervivencia que observamos sugiere que la mortalidad debida a la reproducción puede tener un impacto considerable en la demografía y la estructura de edad de una población.

La probabilidad de supervivencia mostró un patrón en las dos poblaciones, que dependió del efecto aditivo de la densidad poblacional y el tamaño corporal indicando una relación

positiva con el tamaño corporal y negativa con la densidad poblacional, esto quiere decir que en esta población entre mayor sea la densidad poblacional menor será la supervivencia y mientras mayor sea el tamaño corporal la supervivencia será mayor. Esto concuerda con la teoría de la denso-dependencia que indica que en ambientes con una mayor densidad poblacional la mortalidad de los individuos aumenta de manera proporcional con la densidad poblacional por un aumento en la intensidad de competencia por recursos (Hixon et al., 2002; Begon et al. 2006, Svanbäck y Bolnick 2007, Paterson y Blouin-Demers 2018)

Los análisis demográficos usando modelos de proyección integral (IPM; Easterling et al., 2000) construidos sobre relaciones dependientes de tamaño-densidad indican un papel contrastante del tamaño en las dos poblaciones. Los individuos más grandes en UNICOR mostraron una baja mortalidad comparados con los individuos de menor tamaño en Santa Isabel, resultado en una ventaja selectiva en el crecimiento corporal en UNICOR (Angilleta et al. 2006; Brandt y Navas, 2011). Con base en el análisis de elasticidad se pudo evidenciar la importancia de la reproducción en las dos localidades indicando que las hembras de mayor talla son las que más aportes hacen a la tasa finita de crecimiento poblacional. A pesar de que la evolución de producir un huevo por evento reproductivo puede aumentar la calidad de los descendientes, el género *Anolis* claramente sufrió severos costos de reproducción con respecto a cada rasgo relacionado con el fitness (Cox y Calsbeek 2010), por esta razón, la longevidad debe estar estrechamente relacionada con la fecundidad, y la inversión en la reproducción actual incurre en un costo directo con la reproducción futura. En la medida en que los rasgos como el tamaño y la frecuencia de huevos sean hereditarios, esta compensación puede estructurar la evolución de estrategias alternativas de historia de vida (Stearns 1989, 1992; Sinervo et al. 2000, Cox y Calsbeek 2010)

Nuestros resultados muestran que  $\lambda$  no está en equilibrio y que el crecimiento poblacional es negativo en la localidad STI, mientras que en UNICOR está cercana al punto de equilibrio, esto se puede ser un resultado de la baja tasa de recapturas en las dos poblaciones y considerar a la localidad STI. Aunque en la localidad STI  $\lambda$  sea baja, esto no quiere decir que la población esté cerca de colapsar, ya que las tasas de crecimiento poblacional son altamente sensibles a efectos espaciales (Sibly y Hone 2002, Nichols et

al. 2000), es decir, migraciones de individuos. En el caso de STI que es una localidad con grandes extensiones de pastizales y áreas abiertas, los movimientos de individuos son permanentes, lo que haría que esta localidad sea una población sumidero (Pulliam 1988, Thomas y Kunin 1999, Sibly y Hone 2002) donde las inmigraciones superen a las migraciones, dando como resultado una elevada densidad poblacional y una alta tasa de reclutamientos.

## 2.5 LITERATURA CITADA

Andrews, R. M., and A. S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317–1327

Angilletta Jr, M. J., Oufiero, C. E., y Leaché, A. D. (2006). Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *The American Naturalist*, 168(4), E123-E135.

Armstrong, D.P., R.S. Davidson, J.K. Perrott, J. Roygard, and L. Buchanan. 2005. Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology* 74:160–170

Avila-Pires, T. C. (1995). Lizards of brazilian amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische verhandelungen*, 299(1), 1-706.

Barbraud, C., y Weimerskirch, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1529), 2111-2116.

Bassar, R. D., Lopez-Sepulcre, A., Reznick, D. N., y Travis, J. (2012). Experimental evidence for density-dependent regulation and selection on Trinidadian guppy life histories. *The American Naturalist*, 181(1), 25-38.

Bassar, R. D., Letcher, B. H., Nislow, K. H., y Whiteley, A. R. (2016). Changes in seasonal climate outpace compensatory density-dependence in eastern brook trout. *Global Change Biology*, 22(2), 577-593.

Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*.

Besbeas, P., Freeman, S. N., Morgan, B. J., y Catchpole, E. A. (2002). Integrating mark–recapture–recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Biometrics*, 58(3), 540-547.

Blanckenhorn, W. U. (2000). The evolution of body size: what keeps organisms small?. *The quarterly review of biology*, 75(4), 385-407.

Brandt, R., y Navas, C. A. (2011). Life-history evolution on Tropicurinae lizards: influence of lineage, body size and climate. *PLoS One*, 6(5), e20040.

Calder, W. A. (1996). *Size, function, and life history*. Courier Corporation.

Calderón-Espinosa, M. L., y Barragán-Contreras, L. A. (2014). Geographic body size and shape variation in a mainland *Anolis* (Squamata: Dactyloidae) from Northwestern South America (Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 19(2), 167-174.

Caswell, H. 2001. *Matrix populations models*. Sinauer, Sunderland, MA.

Chung, Y. A., Miller, T. E., y Rudgers, J. A. (2015). Fungal symbionts maintain a rare plant population but demographic advantage drives the dominance of a common host. *Journal of Ecology*, 103(4), 967-977.

Clutton-Brock, T. H., Major, M., Albon, S. D., y Guinness, F. E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *The Journal of Animal Ecology*, 53-67.

Coulson, T. (2012). Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos*, 121(9), 1337-1350.

Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., ... y Grenfell, B. T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292(5521), 1528-1531.

Coulson, T., Tuljapurkar, S., y Childs, D. Z. (2010). Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1226-1240.

Cox, R. M., y Calsbeek, R. (2010). Severe costs of reproduction persist in Anolis lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution*, 64(5), 1321-1330.

Delaney, D. M., y Warner, D. A. (2016). Age-and sex-specific variations in microhabitat and macrohabitat use in a territorial lizard. *Behavioral ecology and sociobiology*, 70(6), 981-991.

Easterling, M. R., S. P. Ellner, and P. M. Dixon. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81:694–708.

Ellner, S. P., y Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*, 167(3), 410-428.

Fabian, D., y Flatt, T. (2012). Life history evolution. *Nature Education Knowledge*, 3.

Fowler, C. W., y Smith, T. D. (1981). *Dynamics of large mammal populations* (No. 599 F6).

Hixon, M. A., Pacala, S. W., y Sandin, S. A. (2002). Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology*, 83(6), 1490-1508.

Jongejans E, de Vere N, de Kroon H (2008) Demographic vulnerability of the clonal and endangered meadow thistle. *Plant Ecol* 198(2):225–240.

Kohler, S. L., y Hoiland, W. K. (2001). Population regulation in an aquatic insect: the role of disease. *Ecology*, 82(8), 2294-2305.

Lagos PA, Herberstein ME. 2017. Are males more scared of predators? Differential change in metabolic rate between males and females under predation risk. *Physiol Behav.* 173:110–115

Laurie, W. A., y Brown, D. (1990). Changes in annual survival rates and the effects of size, sex, age and fecundity in a population crash. *The Journal of Animal Ecology*, 529-544.

Lecomte, J., Clobert, J., Massot, M., y Barbault, R. (1994). Spatial and behavioural consequences of a density manipulation in the common lizard. *Ecoscience*, 1(4), 300-310.

Le Galliard, J. F., Ferriere, R., y Clobert, J. (2005). Juvenile growth and survival under dietary restriction: are males and females equal?. *Oikos*, 111(2), 368-376.

Losos, J. B., T. W. Schoener, and D. A. Spiller. 2004. Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature* 432:505–508.

Losos JB, Schoener TW, Langerhans RB, Spiller DA. 2006. Rapid temporal reversal in predator-driven natural selection. *Science*. 314:1111.

Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J., y Barbault, R. (1992). Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. *Ecology*, 73(5), 1742-1756.

Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E., Jongejans, E., ... y McMahon, S. M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 99-110.

Metcalf, C. J. E., McMahon, S. M., Salguero-Gómez, R., y Jongejans, E. (2013). IPM pack: an R package for integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 195-200.

Moreno-Arias, R. A., y Urbina-Cardona, J. N. (2013). Population Dynamics of the Andean Lizard *Anolis heterodermus*: Fast-slow Demographic Strategies in Fragmented Scrubland Landscapes. *Biotropica*, 45(2), 253-261.

Morris WF, Doak DF (2002) Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis (Sinauer Associates, Sunderland, MA)

Mugabo, M., Marquis, O., Perret, S., y Le Galliard, J. F. (2010). Immediate and delayed life history effects caused by food deprivation early in life in a short-lived lizard. *Journal of evolutionary biology*, 23(9), 1886-1898.

Mugabo, M., Marquis, O., Perret, S., y Le Galliard, J. F. (2011). Direct and socially-mediated effects of food availability late in life on life-history variation in a short-lived lizard. *Oecologia*, 166(4), 949-960.

Mugabo, M., Perret, S., Legendre, S., y Le Galliard, J. F. (2013). Density-dependent life history and the dynamics of small populations. *Journal of Animal Ecology*, 82(6), 1227-1239.

Nichols, J. D., and J. E. Hines. 2002. Approaches for the direct estimation of  $k$ , and demographic contributions to  $k$ , using capture-recapture data. *Journal of Applied Statistics* 29:539–568

Pérez-Mendoza, H. A., Zúñiga-Vega, J. J., Zurita-Gutiérrez, Y. 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(4), 411-435

Peters, R. H., y Peters, R. H. (1986). *The ecological implications of body size* (Vol. 2). Cambridge University Press.

Paterson, J. E., y Blouin-Demers, G. (2018). Tree lizard (*Urosaurus ornatus*) growth decreases with population density, but increases with habitat quality. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(10), 527-535.

Plard, F., Fay, R., Kéry, M., Cohas, A., y Schaub, M. (2019). Integrated population models: powerful methods to embed individual processes in population dynamics models. *Ecology*, e02715.

Rees, M., y Ellner, S. P. (2009). Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs*, 79(4), 575-594.

Rees, M., Childs, D. Z., y Ellner, S. P. (2014). Building integral projection models: a user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 528-545.

Renjifo, J. M., Lundberg, M. (1999) Guía de campo Anfibios y Reptiles de Urrá. Ed 1a, proyecto Skanska, p. 58–62.

Rotger, A., Igual, J. M., Smith, J. J., y Tavecchia, G. (2016). Relative role of population density and climatic factors in shaping the body growth rate of Lilford's Wall Lizard (*Podarcis lilfordi*). *Canadian Journal of Zoology*, 94(3), 207-215.

Rose, K. E., Clutton-Brock, T. H., y Guinness, F. E. (1998). Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *Journal of Animal Ecology*, 67(6), 979-986.

Sæther, B. E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology y Evolution*, 12(4), 143-149.

Sánchez, H. Castaño, O. y Cárdenas, G. (1995). Diversidad de los Reptiles en Colombia. *Colombia diversidad biótica I. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Inderena, Fundación FES*, 277-325.

Schaub, M., y Abadi, F. (2011). Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology*, 152(1), 227-237.

Schoener, T. W., y Schoener, A. (1982). Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*, 63(3), 809-823.

Schoener, T. W. (2011). The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *science*, 331(6016), 426-429.

Sibly, R. M., y Hone, J. (2002). Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1425), 1153-1170.

Smallegange, I. M., y Coulson, T. (2013). Towards a general, population-level understanding of eco-evolutionary change. *Trends in ecology y evolution*, 28(3), 143-148.

Sinervo, B., E. Svensson, and T. Comendant. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406:985–988.

Sorci, G., Clobert, J., y Belichon, S. (1996). Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal ecology*, 781-790.

Stamps, J. A., y Buechner, M. (1985). The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, 60(2), 155-181.

Stapley, J., Garcia, M., y Andrews, R. M. (2015). Long-term data reveal a population decline of the tropical lizard *Anolis apletophallus*, and a negative affect of El Niño years on population growth rate. *PloS one*, 10(2), e0115450

Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3:259– 268.

Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, Oxford

Svanbäck, R., y Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 839e844.

Tuljapurkar, S. (1990). Delayed reproduction and fitness in variable environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(3), 1139-1143.

Wang, G., Hobbs, N. T., Twombly, S., Boone, R. B., Illius, A. W., Gordon, I. J., y Gross, J. E. (2009). Density dependence in northern ungulates: interactions with predation and resources. *Population Ecology*, 51(1), 123-132.

Zúniga-Vega, J.J., R.I. Rojas-González, J.A. LemosEspinal, and M.E. Perez-Trejo. 2005. Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, Mexico. *Journal of Herpetology* 39:433–443.

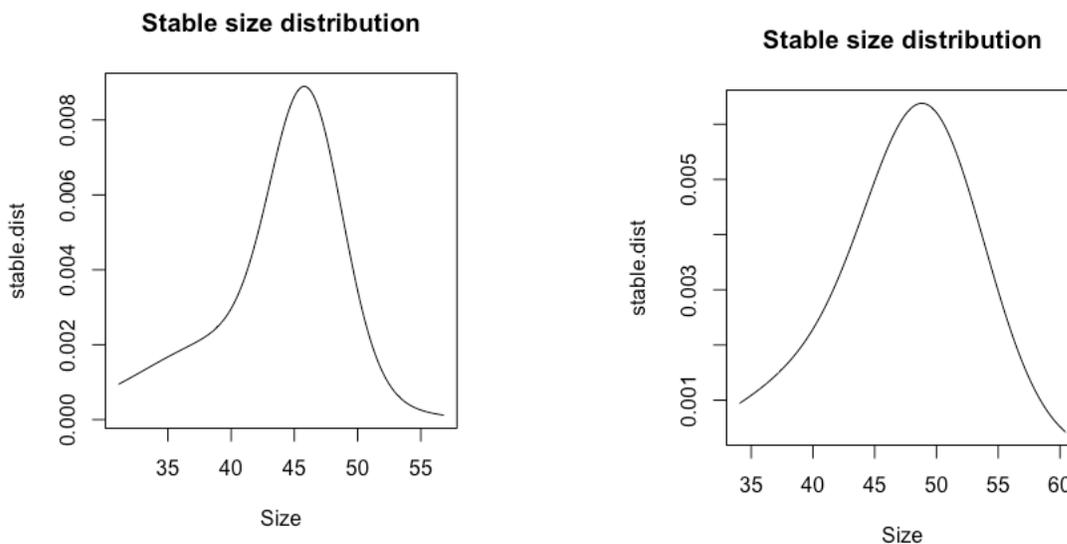


Figura 2. Distribución de las tallas en las dos localidades de estudio. A la izquierda Santa Isabel y a la derecha Unicor

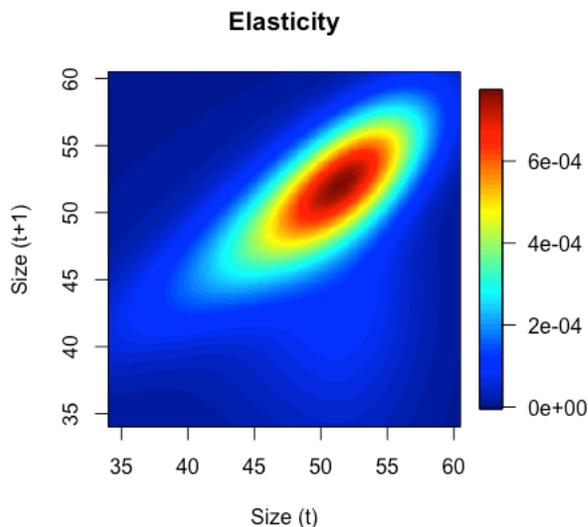


Figura 3. kernel de supervivencia y crecimiento de la localidad STI. Superficies de elasticidad para el modelo de proyección integral determinista. El valor de cada celda en la superficie representa el aumento proporcional en la tasa de crecimiento de la población,  $\lambda$ , al aumentar ese tamaño - probabilidad de transición. la banda diagonal en el centro representa la elasticidad de  $\lambda$  a los cambios en los componentes de supervivencia-crecimiento del IPM. Los colores fríos indican que aumentar la probabilidad de transición tiene un pequeño efecto en  $\lambda$ ; Los colores

cálidos indican que aumentar la probabilidad de transición tiene un gran efecto en  $\lambda$ .

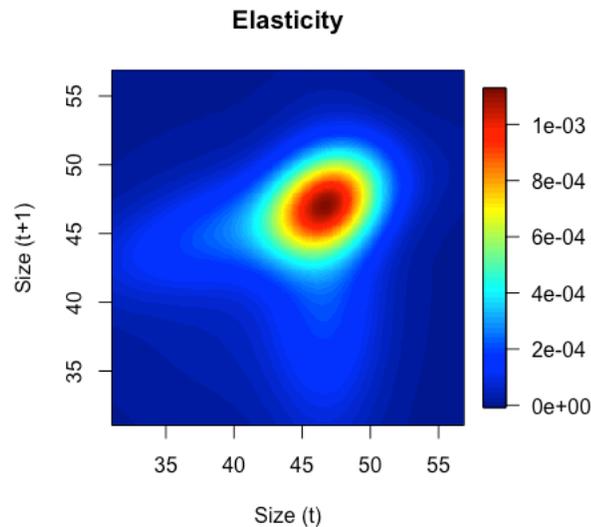


Figura 4. kernel de supervivencia y crecimiento de la localidad UNICOR. Superficies de elasticidad para el modelo de proyección integral determinista. El valor de cada celda en la superficie representa el aumento proporcional en la tasa de crecimiento de la población,  $\lambda$ , al aumentar ese tamaño - probabilidad de transición. la banda diagonal en el centro representa la elasticidad de  $\lambda$  a los cambios en los componentes de supervivencia-crecimiento del IPM. Los colores fríos indican que aumentar la probabilidad de transición tiene un pequeño efecto en  $\lambda$ ; Los colores cálidos indican que aumentar la probabilidad de transición tiene un gran efecto en  $\lambda$ .



### 3. Conclusiones y recomendaciones

#### 3.1 Conclusiones

1. El crecimiento corporal de *Anolis auratus* no difiere entre sexos dentro de las dos localidades estudiadas, mientras que si se presentan diferencias entre las localidades. En la localidad UNICOR que presentó una menor densidad poblacional se registró un mayor tamaño asintótico y un crecimiento más lento que en la localidad Santa Isabel.

2. El crecimiento y supervivencia de *Anolis auratus* están influenciados de manera positiva por el tamaño corporal y de manera negativa por la densidad poblacional. En la localidad STI se presentó una mayor mortalidad.

#### 3.2 Recomendaciones

Se recomienda incluir más factores que puedan explicar las variaciones en el crecimiento corporal, la supervivencia y la fecundidad en las localidades, estos factores pueden ser la disponibilidad de alimento y la condición corporal. Además, se hace necesario incluir localidades que tengan diferencias más marcadas en cuanto a factores ambientales.



## 4. Bibliografía

Akcakaya, R. H., Burgman, M. A., & Ginzburg, L. R. (1999). *Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS EcoLab 2.0* (No. 577.88 R4A6 1999).

Andrews, R. M., & Rand, A. S. (1982). Seasonal breeding and long-term population fluctuations in the lizard *Anolis limifrons*.

Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1529), 2111-2116.

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (No. Sirsi) i9781405111171).

Blanckenhorn, W. U. (1998). Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution*, 52(5), 1394-1407.

Blanckenhorn, W. U. (1999). Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*, 13(4), 395.

Brook, B. W., & Bradshaw, C. J. (2006). Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology*, 87(6), 1445-1451.

Buckley, L. B., & Roughgarden, J. (2006). Climate, competition, and the coexistence of island lizards. *Functional Ecology*, 315-322.

Chatfield, C. (1996). Model uncertainty and forecast accuracy. *Journal of Forecasting*, 15(7), 495-508.

Coulson, T., Ezzard, T. H. G., Pelletier, F., Tavecchia, G., Stenseth, N. C., Childs, D. Z., ... & Crawley, M. J. (2008). Estimating the functional form for the density dependence from life history data. *Ecology*, 89(6), 1661-1674.

Fromentin, J. M., & Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research*, 53(2), 133-150.

Hixon, M. A., Pacala, S. W., & Sandin, S. A. (2002). Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology*, 83(6), 1490-1508.

Kohler, S. L., & Hoiland, W. K. (2001). Population regulation in an aquatic insect: the role of disease. *Ecology*, 82(8), 2294-2305.

Kolluru, G. R., & Reznick, D. N. (1996). Genetic and social control of male maturation in *Phallichthys quadripunctatus* (Pisces: Poeciliidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 9(6), 695-715.

Lande, R., Engen, S., & Sæther, B. E. (2002). Estimating density dependence in time-series of age-structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1425), 1179-1184.

Leips, J., Travis, J., & Rodd, F. H. (2000). Genetic influences on experimental population dynamics of the least killifish. *Ecological Monographs*, 70(2), 289-309.

Previtali, M. A., Lima, M., Meserve, P. L., Kelt, D. A., & Gutiérrez, J. R. (2009). Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology*, 90(7), 1996-2006.

Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to population ecology*. John Wiley & Sons.

Royama, T. (1977). Population persistence and density dependence. *Ecological monographs*, 47(1), 1-35.

Schoener, T. W., & Schoener, A. (1978). Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia*, 390-405.

Shine, R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, 135(2), 278-283.

Stamps, J. A. (1993). Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50(2), 123-145.

Stamps, J. A. (1999). Relationships between female density and sexual size dimorphism in samples of *Anolis sagrei*. *Copeia*, 760-765.

Sultan, S. E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82(2), 328-343.

Wang, G., Hobbs, N. T., Twombly, S., Boone, R. B., Illius, A. W., Gordon, I. J., y Gross, J. E. (2009). Density dependence in northern ungulates: interactions with predation and resources. *Population Ecology*, 51(1), 123-132.

Yearsley, J. M., Fletcher, D., & Hunter, C. (2003). Sensitivity analysis of equilibrium population size in a density-dependent model for Short-tailed Shearwaters. *Ecological Modelling*, 163(1-2), 119-129.