



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

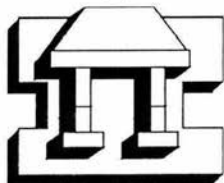
---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

ANÁLISIS COMPARATIVO DE CARACTERES DE  
HISTORIAS DE VIDA EN LAGARTIJAS DEL  
GENERO *SCELOPORUS*, GRUPO TORQUATUS:  
UNA PROPUESTA FILOGENÉTICA.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
**B I Ó L O G O**  
P R E S E N T A  
**IVAN VLADIMIR RUBIO PÉREZ**



DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. MIRIAM BENABIB N.

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEX.

2002





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

Para

Abraham y María Eugenia

Pablo, Yuri y Abraham

Georgina

A María Eugenia y Abraham, sin ustedes no estaría donde ahora estoy. Gracias por el invaluable apoyo que me han dado.

A mis hermanos, Pablo, Yuri y Abraham. Por su eterno y ácido humor, gracias por las sesudas charlas de los temas que poco tienen que ver con lo que aquí realizo. Espero que no tomen este trabajo como un ejemplo y que a cambio vayan más lejos, que aprendan a ser independientes.

A Georgina por ser parte de mi historia y compartir todo lo que ha sucedido a lo largo de esta. ¡Por tu melomanía que es la clara contraparte de mis gustos!

A mis amigos. Penélope por esa obstinación tan característica y porque siempre me escuchaste. Por cierto, tenemos un cafecito pendiente. No hemí por ser mi amiga desde el inicio de la carrera. Fabricio por haber tomado un camino distinto y con esto enseñarme la generosidad de los razonamientos diferentes. César por tú persistencia como estudiante y amigo, y por darme la confianza de elegir la marca y modelo de *tú lap- top*, ¡ja!

A los CONABIONtes Liliana, Martha, Elsa, Ma. Ventura, Karla, Maribel, Ubaldo, Leandro, Edmundo y Osvaldo que me dieron la oportunidad de conocerlos y compartir experiencias dentro y fuera de la CONABIO. ¡Gracias por todo!

A la UNAM por la formación que me ha dado.

Este trabajo ha sido moldeado por muchas mentes. La influencia más inmediata fue de todas las personas que leyeron y criticaron todo o parte del presente trabajo. Sus contribuciones van desde la corrección de estilo, la redacción hasta revisiones extensas; todos merecen gran parte del crédito por la evolución del manuscrito hacia su forma y contenido actuales. Sin embargo, reclamo toda la responsabilidad de las fallas restantes.

Me gustaría agradecer su colaboración al comité de revisores integrado por el Dr. Aurelio Ramírez Bautista, los biólogos Amaya González Ruíz y Enrique Godínez Cano y el M. En C. Atahualpa de Sucre Medrano. Igualmente, a los curadores y encargados de las distintas colecciones herpetológicas de donde se tomaron parte de los datos; Dr. Oscar Flores Villela y Dr. Adrián Nieto del *Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM*; Dr. Victor Hugo Reynoso de la *Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM*; Dr. David Cannatella y Dr. Eric R. Pianka del *Texas Memorial Museum of Science and History at the University of Texas at Austin*; al Dr. Robert C. Drewes de la colección herpetológica de la *California Academy of Sciences, San Francisco, California*; y a Eric N. Smith de la colección de vertebrados en *The University of Texas at Arlington* que me facilitó información de una especie rara en las colecciones revisadas.

Al Dr. Eduardo Morales Guillaumin por su apoyo en todas las etapas de este trabajo y por su paciencia infinita. Sin él este trabajo difícilmente lo hubiera finalizado.

A la Dra. Miriam Benabib N. por su constante motivación en mejorar el trabajo y enseñarme a ser independiente en la investigación. Gracias por todas las charlas y enseñanzas a lo largo de este proyecto.

A todos los que de alguna manera ayudaron a conformar este trabajo, ¡gracias!

## Indice

IZT.

|     |   |    |
|-----|---|----|
| 1   | Resumen .....   | 2  |
| 2   | Introducción.....   | 3  |
| 3   | Los Métodos Comparativos Filogenéticos.....                                     | 5  |
| 3.1 | Contrastes Filogenéticamente Independientes.....                                | 5  |
| 3.2 | Autocorrelación Filogenética.....   | 9  |
| 3.3 | Estimación de estados ancestrales .....   | 12 |
| 3.4 | Historias de vida ¿posibles respuestas adaptativas? .....                       | 13 |
| 4   | Objetivos.....  | 19 |
| 5   | Hipótesis .....   | 19 |
| 6   | Método .....  | 20 |
| 6.1 | El género <i>Sceloporus</i> (SAURIA:Phrynosomatidae) como grupo de estudio..... | 20 |
| 6.2 | Caracteres de historias de vida.....  | 25 |
| 6.3 | Filogenia del grupo torquatus .....   | 26 |
| 6.4 | Modelos de análisis comparativo .....   | 26 |
| 7   | Resultados .....  | 29 |
| 7.1 | Contrastes Filogenéticamente Independientes.....                                | 29 |
| 7.2 | Autocorrelación Filogenética.....   | 38 |
| 7.3 | Estimación de estados ancestrales .....   | 39 |
| 8   | Discusión .....   | 54 |
| 9   | Conclusiones.....   | 60 |
| 10  | Literatura citada.....  | 62 |
| 11  | Apéndice.....   | 67 |

## 1 Resumen

El método comparativo puede definirse como el uso de comparaciones entre especies para proponer o probar hipótesis adaptativas y otros fenómenos evolutivos. En este trabajo se analizan desde el punto de vista de los modelos comparativos filogenéticos doce caracteres de historia de vida en lagartijas del grupo *torquatus* (género *Sceloporus*). Los métodos empleados fueron Contrastes Filogenéticamente Independientes (CFI), el modelo de Autocorrelación Filogenética (MAF) y el Modelo Lineal Generalizado (MLG) para la estimación de estados ancestrales. Asimismo, utilizamos modelos estadísticos convencionales (correlaciones de Pearson) que no incorporan la filogenia del grupo en su procedimiento para obtener las correlaciones fenotípicas y, se compararon con las correlaciones evolutivas obtenidas a partir de los CFI.

Se obtuvieron treinta y siete correlaciones estadísticamente significativas y positivas, de las cuales trece fueron con el método de CFI por lo que se pueden considerar como correlaciones evolutivas. No obstante, los análisis muestran correlaciones negativas entre el tamaño de las crías y el tamaño de la camada con los tres métodos de análisis, lo que supone que el volumen de las hembras limita el tamaño de la camada y por tanto la masa relativa de la nidada es alta, esto puede interpretarse como disyuntivas (life history trade-offs) entre los caracteres de historia de vida. El modelo de autocorrelación filogenética muestra que no hay influencia filogenética en los caracteres analizados, dado que todos los valores de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ) son negativos y, los valores de correlación filogenética ( $R_2$ ) no son estadísticamente significativos. Lo que desde el punto de vista de los análisis filogenéticos es crítico ya que las especies estudiadas, finalmente, comparten una historia evolutiva. No obstante, esto puede ser a causa del tamaño de la muestra y al uso de filogenias pequeñas, menores de 15 especies.

Considero válido el estudio de la historia de vida utilizando métodos comparativos filogenéticos, ya que estos dan la oportunidad de comprender la evolución y diversificación de los caracteres analizados.

## 2 Introducción

Se considera que los taxa cercanos filogenéticamente son más similares fenotípicamente en comparación con los más separados en una filogenia. También se sabe que en algunos grupos las especies separadas filogenéticamente llegan a presentar convergencias fenotípicas como consecuencia de vivir en ambientes similares. Así, estos planteamientos se pueden explicar a partir de tres supuestos de la biología evolutiva; 1) el conocimiento de la diversidad fenotípica de las especies, 2) la existencia de una filogenia de los taxa y 3) un modelo de la evolución de los caracteres a lo largo de la filogenia. Bajo estos supuestos, herramientas como los métodos de análisis comparativo permiten inferir las correlaciones entre caracteres de distintas especies y, entre los caracteres y las condiciones ambientales en que se encuentran (Harvey y Purvis, 1991; Martins y Hansen, 1996; Harvey y Rambaut, 2000).

Los métodos comparativos son un grupo de herramientas empleadas para inferir procesos de evolución biológica (Pianka, 1995; Martins, 1996). Los métodos comparativos convencionales (MCC; coeficientes de correlación de Pearson) tan sólo evalúan los procesos evolutivos por medio de comparaciones morfológicas, datos paleontológicos y comparaciones ecológicas, las cuales pueden resultar en interpretaciones erróneas acerca de las respuestas adaptativas y las relaciones filogenéticas de las especies. Igualmente, y a pesar de que los MCC suponen en sus análisis los supuestos estadísticos de normalidad e independencia de los datos, las relaciones filogenéticas son interpretadas por los modelos de forma inadecuada, lo que generalmente lleva a conclusiones incorrectas sobre las correlaciones evolutivas entre las especies y/o caracteres y el ambiente. Esto, se debe principalmente a que no toman en cuenta el conocimiento de la historia evolutiva del grupo que estudian (Martins y Hansen, 1996).

Los MCC suponen una filogenia con forma de *estrella* (figura 1a), en la cual todas las especies han divergido y evolucionado a partir de un sólo ancestro y todas estas han tenido la misma tasa de cambio evolutivo en un determinado tiempo( $t$ ). El problema al que se enfrenta esta filogenia es de tipo estadístico, ya que la independencia de los datos no se cumple debido a que todas las especies



descendientes provienen de un solo estado ancestral. Así, las posibles relaciones entre pares de especies (p. ej. correlaciones, covarianza) serán las mismas entre todas las especies en la filogenia. De esta forma, el modelo no permite inferir una posible respuesta adaptativa o procesos de evolución convergente (Harvey y Pagel, 1991; Martins, 1995).

En los últimos 15 años se han desarrollado nuevos modelos de análisis comparativo con base en los supuestos estadísticos de normalidad e independencia y la inclusión de filogenias resueltas (Harvey y Pagel, 1991). El reciente desarrollo de técnicas de sistemática molecular ha favorecido la propuesta de filogenias más robustas, lo que permite realizar inferencias más fieles sobre distintos procesos y tiempos evolutivos. Al utilizar las relaciones filogenéticas como base para analizar estadísticamente los patrones de variación y covariación de caracteres morfológicos, ecológicos, fisiológicos y de comportamiento entre las especies, los métodos comparativos filogenéticos (MCF) procuran resolver el hueco de los métodos convencionales (Harvey y Pagel, 1991; Martins, 1996; Martins y Hansen, 1996).

Supongamos, una filogenia (figura 1b) en la que han ocurrido dos eventos de especiación. En ella la especie ancestral ( $n1$ ) dio origen a tres especies descendientes ( $n2$ ,  $n3$  y  $n4$ ) las cuales a través del tiempo se dividieron en dos especies hermanas, dando en total una filogenia de seis especies terminales ( $sp1$ ,  $sp2$ ,... y  $sp6$ ). Después de un proceso de especiación, cada una de estas especies ha evolucionado independientemente y con tasas de cambio distintas, situación contraria a la demostrada en la figura 1a. (Harvey y Pagel, 1991; Martins, 1995). Esta situación, más real, es la que los MCF suponen. Así, los métodos comparativos filogenéticos abordan el problema estadístico de la independencia de los datos, ello al considerar a las especies como parte de una estructura jerárquica (Felsenstein, 1985).

Martins y Hansen (1996) plantean como razones principales para incorporar la información filogenética a los estudios comparativos: 1) abordar el problema de la dependencia estadística y 2) proponer respuestas a procesos evolutivos como la correlación entre especies, la adaptación y la inferencia de estados ancestrales.

### 3 Los Métodos Comparativos Filogenéticos

#### 3.1 Contrastes Filogenéticamente Independientes

Felsenstein (1985) propuso el primer modelo estadístico que utiliza las filogenias para el análisis de caracteres comparativos (Garland, Jr. *et al.*, 1999). El modelo se denomina Contrastes Filogenéticamente Independientes (CFI). Él, considera que cada especie integrante de un árbol filogenético ha tenido sus tiempos y eventos evolutivos independientes, es decir, que después de un evento de especiación, las especies que hayan surgido de éste tendrán un proceso de evolución diferente al de las especies hermanas y a su vez, el comportamiento y las relaciones entre los caracteres puede ser distinto en cada una de ellas. No obstante, ello no implica que relaciones evolutivas entre las especies sean inexistentes, ya que comparten un ancestro y parte de su historia evolutiva se puede apreciar en los estados actuales (Harvey y Pagel, 1991; Garland, Jr. y Ives, 2000; Morales, 2000 a, b). Igualmente, supone que cada especie ha evolucionado a través del modelo de movimiento browniano.

El movimiento browniano es un proceso aleatorio modelado en la Física por el movimiento de las moléculas afectadas por la variación térmica en un líquido. Sí se mide la posición de cada molécula a lo largo de un eje se aprecia que los movimientos sucesivos son independientes. Aplicado a un modelo evolutivo (figura 2), este efecto de desplazamiento después de un tiempo ( $t_1$ ) es la suma de un gran número de pequeños desplazamientos atribuidos a fuerzas evolutivas como la selección, la deriva génica o variaciones ambientales, y pueden ser positivos o negativos. El resultado del total de esos movimientos tendrá una distribución normal con una media igual a cero y varianza proporcional a  $t_1$ .

El modelo de CFI supone que cada carácter ha evolucionado con diferentes tasas de cambio y/ o tiempo. Así, mientras la varianza acumulada en un carácter  $X$  es  $s^2_x$ , la varianza en otro carácter  $Y$  – con el cual puede estar correlacionado – es  $s^2_y$  (Felsenstein, 1985). Así, los procesos de diversificación suceden a causa de la acumulación de la variación a lo largo de los procesos evolutivos.

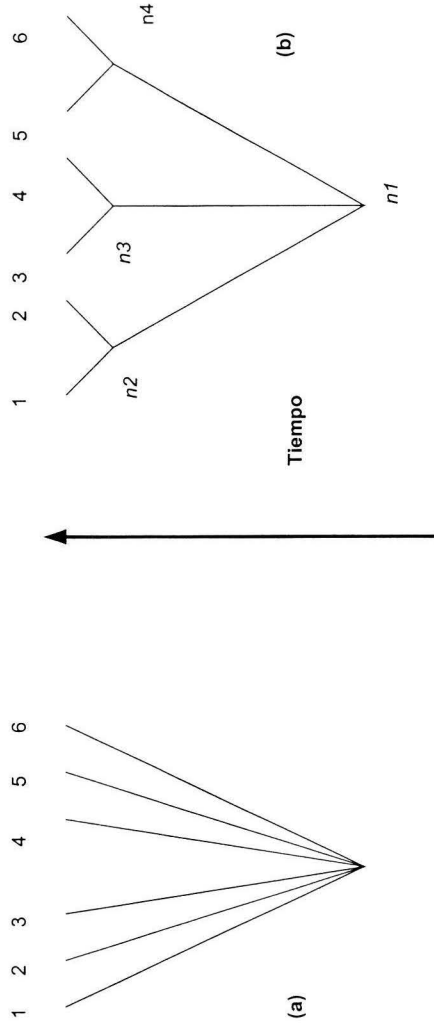


Figura 1.- En la filogenia (a) se muestran seis especies que evolucionaron simultáneamente desde un ancestro común. Esta situación que viola el concepto estadístico de independencia, y además supone que las especies han presentado la misma tasa de cambio evolutivo. La filogenia (b) exhibe una situación más real, donde se conocen las relaciones filogenéticas entre las especies por medio de una estructura jerárquica. Donde las especies tienen un ancestro común  $n_1$ , y a la vez las seis especies actuales presentan sus respectivos estados ancestrales  $n_2$ ,  $n_3$  y  $n_4$ , a partir de los cuales han evolucionado independientemente (Harvey y Pagel, 1991).

Con base en lo anterior, el modelo de CFI examina la covariación entre los valores de diferentes grupos filogenéticos de forma no direccional (Felsenstein, 1985; Harvey y Pagel 1991). El análisis no direccional realiza contrastes – comparaciones – entre pares de especies hermanas contemporáneas y también entre los estados ancestrales de diferentes grupos de especies (figura 3). Este análisis es útil para inferir y analizar la naturaleza de un carácter y su relación con el ambiente (Harvey y Pagel 1991), lo que aunado al estudio de la biología del grupo y una filogenia completa, permite inferir posibles respuestas adaptativas y convergencias evolutivas.

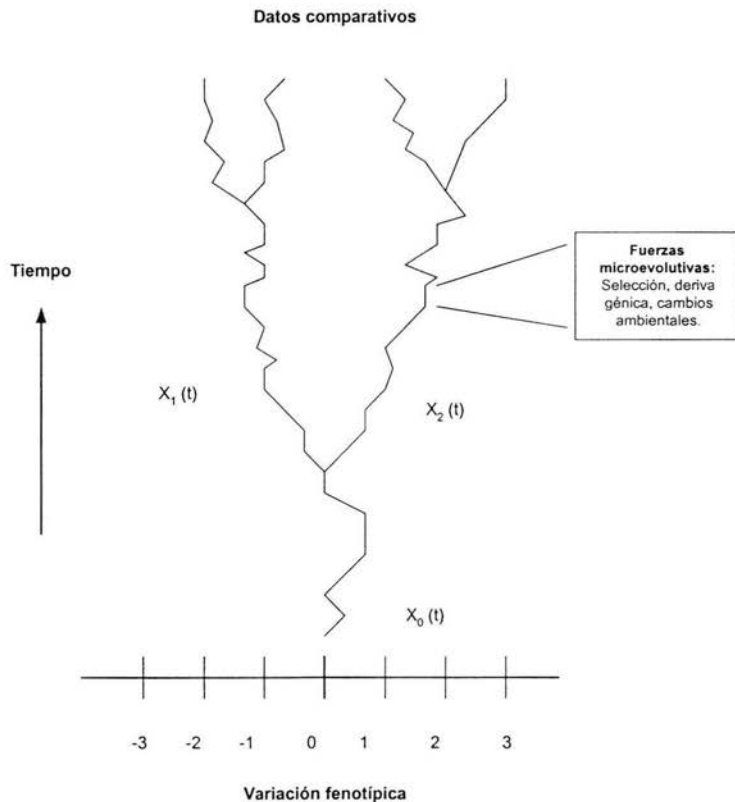


Figura 2. - El valor de los caracteres de los cuatro linajes actuales se presenta por medio de procesos aleatorios a partir de un estado ancestral, con un tiempo y una varianza de cero. Así, el valor de cada paso evolutivo está dado por la suma de todos los pasos previos (Martins, 1996).

Los trabajos de Sessions y Larson (1987), Martins (1993; 1994; 1996), Miles y Dunham (1993), Bauwens y Díaz-Uriarte (1997), Martins y Hansen (1997), Garland y Ives (2000) y Bininda - Emonds y Gittleman (2000) han empleado el modelo de CFI y demostraron que el método es razonablemente robusto. Sin embargo, muchas de las críticas y discusiones alrededor de los comparativos filogenéticos se basan en la dificultad de obtener información filogenética fiel y completa (Frumhoff y Reeve, 1994; Losos, 1999).

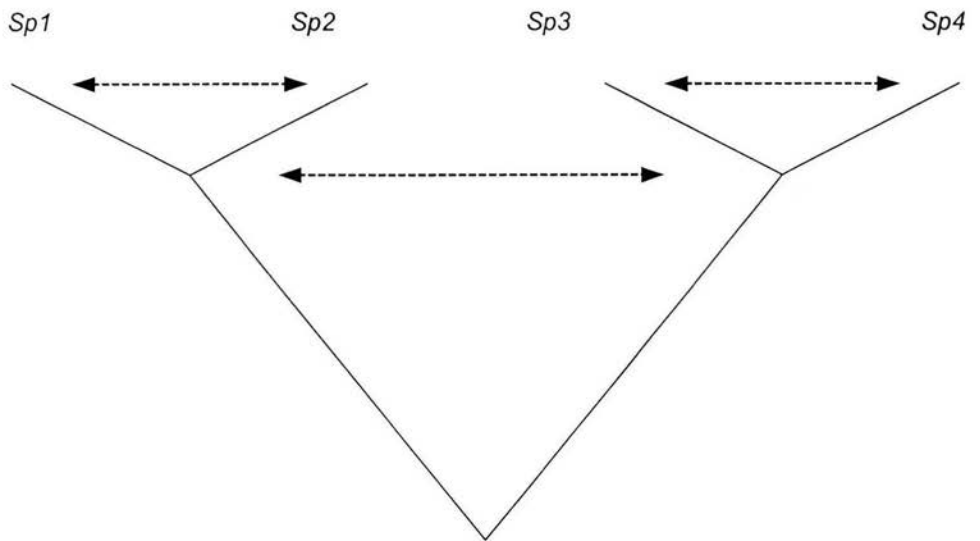


Figura 3. - Representa la comparación de tipo no direccional. En la que los pares de especies o estados ancestrales se comparan a través de un mismo carácter. Así, las comparaciones se realizan a un mismo nivel taxonómico (Harvey y Pagel, 1991).

### 3.2 Autocorrelación Filogenética

Cheverud *et al.* (1985) propusieron un método adicional. El Modelo de Autocorrelación Filogenética (MAF) utiliza la información filogenética para estimar cuantitativamente la variación total asociada a un carácter, y fracciona la varianza total (T) de un carácter en un componente filogenético (F) y otro específico (E) (Harvey y Pagel, 1991; Miles y Dunham, 1993; Martins, 1996; Garland Jr. *et al.*, 1999; Martins 2000). Por tanto:

$$T = F + E$$

Así, el modelo de autocorrelación filogenética se representa por la ecuación:

$$y = \rho W y + \varepsilon$$

Donde **y** es un vector de longitud *n* que contiene los valores observados de los caracteres analizados en cada especie,  $\rho$  es el coeficiente de autocorrelación filogenética, **W** representa una matriz *n* x *n*, la cual es empleada para especificar las relaciones taxonómicas de las especies. Si un par de especies están en el mismo género su relación es de 1, si comparten la misma familia taxonómica su relación es de 1/2, pero si esta relación es al nivel de Orden es de 1/6 (Harvey y Pagel, 1991; ver figura 4).  $\rho W y$  es un vector que predice la porción filogenética (F) del valor **y** (T), y  $\varepsilon$  representa el vector de los valores residuales (E) del carácter que no pueden ser predichos por  $\rho W y$ . Por tanto, el valor de  $\varepsilon$  es independiente de los efectos filogenéticos, lo que permite conocer la porción del carácter que puede representar un posible valor adaptativo (Cheverud *et al.* 1985). Una consideración importante de este modelo es la representación de las similitudes filogenéticas entre pares de especies por medio de una matriz de conectividad filogenética, que en la fórmula anterior es representada por **W**.

Harvey y Pagel (1991) ejemplificaron el modelo empleando una filogenia con cuatro especies y distintos valores asignados a un carácter determinado. Se supone que las cuatro especies están agrupadas en el mismo orden, donde las especies 3 y 4 pertenecen al mismo género y, la especie 1 está en una familia distinta de las especies 2, 3 y 4.

| Especie                           | 1  | 2 | 3 | 4 |
|-----------------------------------|----|---|---|---|
| Valor del atributo fenotípico (y) | 10 | 8 | 3 | 4 |

La matriz **W** se obtiene a partir de las similitudes filogenéticas entre las especies,  $\rho$  con un estimador de máxima verosimilitud y **y** es formado por el vector de los valores fenotípicos de las especies.

$$\begin{pmatrix} Y \\ 10 \\ 8 \\ 3 \\ 4 \end{pmatrix} = \rho \begin{pmatrix} W \\ 1 & 1/6 & 1/6 & 1/6 \\ 1/6 & 1 & 1/2 & 1/6 \\ 1/6 & 1/2 & 1 & 1 \\ 1/6 & 1/2 & 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Y \\ 10 \\ 8 \\ 3 \\ 4 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \epsilon \\ 3.88 \\ 1.55 \\ -3.21 \\ -2.21 \end{pmatrix}$$

= 0.49

Donde se obtiene el siguiente resultado:

$$\begin{pmatrix} Y \\ 10 \\ 8 \\ 3 \\ 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \rho W y \\ 6.12 \\ 6.45 \\ 6.21 \\ 6.21 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \epsilon \\ 3.88 \\ 1.55 \\ -3.21 \\ -2.21 \end{pmatrix}$$

Así, el producto  $\rho W y$  genera un valor predictivo de  $y$  para cada una de las especies, y el vector  $\epsilon$  sólo es el valor residual de la diferencia entre lo observado y el valor predicho por  $\rho W y$ . Igualmente, se observa que el valor del carácter en especies muy relacionadas se explica a través del componente filogenético.

Este modelo presenta dos aspectos relevantes. Primero, el coeficiente de autocorrelación filogenética,  $\rho$ , es un componente que mide la fuerza del efecto filogenético y representa la constancia de un carácter a lo largo de su historia evolutiva. Este valor puede variar entre  $-1$  y  $+1$ ; un valor positivo indica constancia filogenética, un valor de  $0$  – cero – muestra que no hay efecto filogenético en la variación del carácter y un valor negativo indica que las especies relacionadas tienden a ser distintas y con escasa influencia filogenética sobre el carácter (Cheverud *et al.*, 1985). El segundo aspecto del modelo es que el valor estimado de los residuales,  $\epsilon$ , debe estar libre de los efectos filogenéticos, y por lo tanto, es independiente estadísticamente.

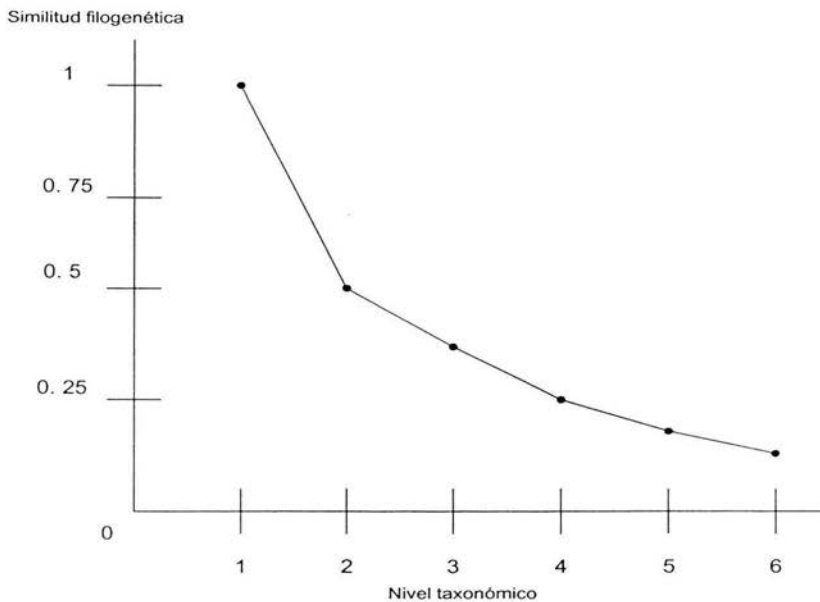


Figura 4. - Muestra una relación cuantitativa de los diferentes niveles taxonómicos. La similitud filogenética es recíproca al número asignado al nivel taxonómico correspondiente. 1 = género, 2 = familia, 3 = superfamilia, 4 = infraorden, 5 = suborden, 6 = orden (Cheverud *et al.*, 1985).



En este sentido los valores de  $\epsilon$  serían análogos a los contrastes propuestos por Felsenstein (1985). La diferencia radica en que mientras los contrastes retienen el 100% de la varianza original de los datos, los residuales del modelo de autocorrelación corresponden sólo a una fracción de la varianza total (Morales, 2000).

La trascendencia de este modelo radica en que además de ser el primero en estimar los efectos filogenéticos sobre los atributos fenotípicos, es el más comúnmente utilizado para responder ese tipo de preguntas en ecología y evolución (Morales, 2000). Martins y Hansen (1996) consideran cinco supuestos para este modelo: 1) la variación intraespecífica es ilegible o está incorporada al análisis, 2) se conoce la filogenia del grupo, 3) cada fenotipo puede ser descrito como una función lineal de los otros fenotipos de la filogenia, 4) cada fenotipo puede ser descrito como la suma de sus componentes filogenético y específico, y 5) sólo el componente específico puede ser utilizado para posteriores análisis.

### 3.3 Estimación de estados ancestrales

Al carecer de evidencia paleontológica o de la oportunidad de repetir un evento evolutivo, las técnicas para inferir el valor de un estado ancestral son relevantes para entender los patrones de diversificación ecológica y las respuestas adaptativas de los distintos caracteres (Harvey y Purvis, 1991). Por tanto, la reconstrucción de los estados ancestrales es una herramienta analítica poderosa para estudiar diferentes aspectos del proceso evolutivo (Morales, 2000). No obstante, los métodos estadísticos para este tipo de análisis aún no están totalmente desarrollados, nuevos métodos se han propuesto y éstos incluyen distintos supuestos evolutivos y estadísticos (Martins, 1995).

Martins y Hansen (1997) elaboraron un modelo para estimar el valor de los estados ancestrales en las filogenias. El Modelo Lineal Generalizado (MLG) permite conocer la tasa del cambio de un fenotipo para identificar la secuencia y los patrones de cambio de un carácter a lo largo de la filogenia. Esto da la oportunidad de identificar procesos evolutivos e inferir posibles respuestas adaptativas.

El MLG se representa por medio de la siguiente fórmula:

$$A = W Y$$

Donde Y es el vector de los atributos fenotípicos de las especies, W es la matriz que describe las relaciones filogenéticas y el modelo de evolución fenotípica, y A es un vector de estimados de los estados ancestrales (Morales, 2000).

Este modelo estima el valor ancestral de los caracteres sobre las bifurcaciones de la filogenia, a partir de los valores fenotípicos de las especies descendientes (Martins y Hansen, 1997; Morales, 2000). No obstante, esto causa un margen de incertidumbre, ya que al inferir los primeros estados ancestrales en la filogenia – que en este caso serían los inmediatos anteriores a las especies actuales – e ir retrocediendo a cada uno de los nodos de la filogenia, el error se propaga debido a la falta de certeza en el conocimiento del valor real del carácter en las especies actuales.

El modelo permite incorporar diferentes supuestos evolutivos como selección estabilizadora y evolución en ambientes fluctuantes, al ponderar de dos diferentes formas (lineal y exponencial) las relaciones de la matriz W (Morales, 2000). Así, cuando se utiliza la variante lineal se supone que la similitud fenotípica entre taxa decrece linealmente, lo que determina una divergencia de especies similar a la obtenida con el modelo de movimiento browniano. La variante exponencial supone el decaimiento exponencial de la similitud fenotípica entre especies, lo que se espera cuando ocurre la selección estabilizadora (Martins, 1995; Morales, 2000).

### 3.4 Historias de vida ¿posibles respuestas adaptativas?

La historia de vida de un organismo está compuesta por sus patrones de crecimiento, diferenciación, almacenamiento de energía, reproducción y supervivencia (Begon, 1985; Roff, 1992; Stearns, 1992). Así, los caracteres de historias de vida varían entre las especies y las poblaciones (Berven y Gill, 1983; Roff, 1992; Stearns, 1992; Castilla y Bauwens, 2000; Lorenzon *et al.*, 2001), de forma que la variación en los caracteres de historias de vida es el resultado de diferentes presiones de selección como la depredación, la altitud, la temperatura, el tipo de

vegetación y el alimento, ya que éstas actúan a distintos niveles de organización. Stearns (1992) menciona que entre los principales caracteres de historias de vida se encuentran: el tamaño de las crías al nacer, el patrón de crecimiento, la edad a la que se alcanza la madurez reproductiva, el número y tamaño de la progenie, entre otras.

Los caracteres de historias de vida son considerados como respuestas adaptativas al ambiente (Roff, 1992; Stearns, 1992). Para fines del presente trabajo se empleará la definición de Williams (1966) que define a la adaptación como un cambio en un fenotipo, el cual se presenta como respuesta a un cambio específico del ambiente y tiene una clara relación funcional con éste y que resulta en un mejoramiento en el crecimiento, supervivencia o reproducción, que de otra manera no aparecería. Así, el proceso de adaptación es importante como respuesta proximal en el conocimiento sobre el curso de la evolución de los caracteres asociados a las historias de vida.

A partir de estudios demográficos se ha tratado de comprender las causas de las variaciones y la consecuente evolución de los patrones de historia de vida. Cole (1954) propone que las historias de vida deben analizarse en función del crecimiento poblacional, lo cual derivó en el desarrollo teórico sobre las estrategias reproductivas que clasificó como semelparidad e iteroparidad .

Dobzhansky (1950) propone que la selección natural opera diferencialmente en los trópicos y en las zonas templadas. Con lo anterior, compara la forma en que algunos caracteres de historias de vida como fecundidad, reproducción y desarrollo varían en ambientes estacionales y no estacionales (Pianka, 1970) La hipótesis planteada por Dobzhansky formula que en los ambientes tropicales la selección natural favorece a los organismos con mayor capacidad de competencia, esto es, bajas tasas de fecundidad, un desarrollo lento y mayor inversión energética en cada una de las crías procreadas. En las zonas templadas, se favorecería la estrategia contraria; tasas de fecundidad altas, desarrollo rápido y menor inversión de energía por cada cría (Pianka, 1976). En términos generales se puede decir que el par de estrategias definidas arriba son dependientes del ambiente.

Igualmente, es posible abordar una de las teorías que más ha influido en los estudios sobre evolución de historias de vida. Propuesta por MacArthur y Wilson (1967), *The Theory of Island Biogeography*. En esta acuñan los términos de selección  $r$  y  $K$ , que no están restringidas a las zonas tropicales o templadas (Pianka 1970, 1976; Roff 1992; Stearns 1992). En dicha teoría se propone que la selección natural promueve una madurez reproductiva rápida, individuos que tienen muchos descendientes de tamaño pequeño por cada evento reproductivo, y mueren al alcanzar una senectud en corto tiempo, esto se da bajo condiciones de colonización del medio. Estos organismos serían básicamente semelparos y *estrategas  $r$* . Los organismos con el conjunto de características inversas a las anteriores, se les nombra *estrategas  $K$* , y estas características se presentarían bajo condiciones de saturación del medio.

Pianka (1970), menciona que si bien no es posible encajonar a los organismos como *estrategas  $r$*  o *estrategas  $K$* , estos sí tienen un *compromiso* con alguna de estas estrategias. Así, es posible visualizar a  $r$  y  $K$  como los extremos de un continuo.

Sin embargo, la teoría demográfica no permite conocer cómo han evolucionado ciertos caracteres de historia de vida en linajes específicos, en cuál nivel taxonómico han aparecido o cómo difiere entre grupos. Pero la biología comparativa puede aportar mucho a las explicaciones evolutivas, en sus dos componentes: el adaptativo y los efectos del linaje (Morales, 1996).

Una de las primeras investigaciones que utilizó un enfoque comparativo y filogenético fue Stearns (1983, 1984). Él analizó los efectos de la filogenia en la correlación entre caracteres de historias de vida en reptiles y mamíferos. Y, observó que existía una influencia importante de los niveles taxonómicos superiores sobre los caracteres de las especies. Por tanto, los efectos filogenéticos tenían influencia sobre los caracteres de historia de vida en las especies actuales. No obstante, el desconocimiento de la filogenia de una forma precisa impedía elaborar hipótesis sobre el valor adaptativo de caracteres de historias de vida relevantes.

Un objetivo común en los estudios que incluyen información filogenética en su análisis, es tener control sobre los efectos de la filogenia para conocer el

significado adaptativo de un carácter (Morales, 1996). Así, es necesario plantear la diferencia entre un efecto de la filogenia y una restricción filogenética. Es un efecto de la filogenia cuando existe variación en un carácter, o falta de ésta, o existe correlación entre ese carácter y la filogenia empleada, mientras que una restricción implica disminución del intervalo de variación del carácter en respuesta a las fluctuaciones en el ambiente o cambios en la presión de selección (Edwards y Naeem, 1993), en Morales (1996).

Pianka (1995) evaluó el curso evolutivo del tamaño y la masa corporal del género *Varanus*. Para ello, utilizó 14 especies separadas filogenéticamente en cuatro grupos (los monitores africanos, los asiáticos, los australianos enanos y los australianos grandes). La filogenia utilizada para los análisis comparativos fue hecha con base en información de distancias inmunológicas. También contaba con información paleontológica que le permitió inferir la condición del estado ancestral del grupo. Por medio de CFI sugirió una evolución rápida en la talla de las especies estudiadas. En uno de los grupos encontró una tendencia hacia la disminución del tamaño corporal. Sin embargo, él vislumbra dos escenarios hipotéticos a partir del estado ancestral del género; uno, en que procesos desbocados dirigieron hacia el gigantismo a distintas especies y, otro, donde el ancestro fuese grande y que posteriormente se dio una radiación adaptativa hacia tamaños corporales menores. Los resultados del estudio permiten inferir acerca de cuál es el curso evolutivo que ha seguido el grupo de los varanidos. No obstante, se vuelve necesario profundizar acerca de las causas proximales (ecológicas) que tienen relación con la amplia variación del tamaño corporal que hay en el grupo.

Asimismo, Martins (1993) utilizó los modelos de CFI, MAF, y una técnica de análisis no filogenético para inferir la relación existente entre comportamiento de *despliegues* (movimientos verticales de la cabeza para el cortejo o establecimiento de territorio), el microhábitat y la estructura de los movimientos de la cabeza. Para ello, usó datos publicados de 42 especies de lagartijas del género *Sceloporus*. Observó una correlación negativa entre el tamaño corporal, la estructura de los movimientos de la cabeza y la adopción del hábito arborícola. Además, mencionó la existencia de una disyuntiva entre la

complejidad del movimiento de la cabeza – definida por el tiempo de los movimientos de la cabeza – y la vulnerabilidad a la depredación-. De igual forma, los resultados sugirieron que el empleo de la técnica no filogenética sobre estima las correlaciones entre caracteres, cuestión que no sucede con las tres técnicas filogenéticas. Estos análisis dan soporte a los planteamientos teóricos de los métodos comparativos (Martins, 1996).

Bauwens y Díaz – Uriarte (1997) estudiaron la covariación de distintos caracteres de historia de vida en 16 especies de lagartijas del viejo mundo. Y, como parte central del trabajo analizaron el efecto que tenía la talla de las hembras reproductivas sobre otras variables; como el tamaño de la camada o el tamaño de las crías al nacer. Así, con el análisis de CFI los autores observaron que existe una fuerte correlación positiva entre la mayoría de los caracteres examinados y la talla de las hembras adultas. Sin embargo, los autores llevan su análisis más lejos ya que consideran que los caracteres examinados no son moldeados únicamente por el resultado de la correlación con la talla de las hembras maduras. Al remover del análisis estadístico los valores de la talla corporal de las hembras adultas aprecian que el tamaño de la camada y el tamaño de las crías tienen otro comportamiento. Concluyen que estos dos caracteres son influidos por la inercia filogenética del grupo, en el que existe un trueque entre la inversión de recursos energéticos por cría y el tamaño total de la nidada. No obstante, se debe considerar que los caracteres de historia de vida también son resultado de respuestas proximales a las condiciones ambientales, como la temperatura y la disponibilidad de alimento.

Otros trabajos que han utilizado saurios como modelo para realizar estimaciones sobre procesos evolutivos a partir de los métodos comparativos, son los de Dunham y Miles (1985), Miles y Dunham (1993), Martins (1994), Pianka (1994), Castilla y Bauwens (2000), Downes y Adams (2001); tabla 1.

Tabla 1. - Algunos trabajos en donde se han utilizado distintas técnicas de análisis comparativo filogenético y a los saurios como modelo de estudio.

| Autor                         | Grupo de estudio  | Metodología  |
|-------------------------------|---|--|
| Harvey y Purvis, 1991.        | 13 especies del género <i>Anolis</i> .                          | Estimación de estados ancestrales.                 |
| Miles y Dunham, 1992.         | Varios grupos de saurios.                                       | Contrastes filogenéticamente independientes (CFI). |
| Martins, 1993.                | 42 especies del género <i>Sceloporus</i> .                      | PIC y el modelo de autocorrelación (MAF).          |
| Pianka, 1995.                 | 4 grupos del género <i>Varanus</i> , separados geográficamente. | CFI  |
| Martins, 1994.                | 12 especies del género <i>Sceloporus</i> .                      | CFI  |
| Bauwens y Díaz-Uriarte, 1997. | 18 especies de la familia <i>Lacertidae</i> .                   | CFI  |
| Downes y Adams, 2001.         | 3 poblaciones del gecko <i>Oedura lesueurii</i> .               | CFI  |

## 4 Objetivos

- ✎ Utilizando los métodos de análisis filogenético (CFI y MAF). Comparar distintos caracteres de historia de vida de las especies de *Sceloporus* del grupo torquatus. Para establecer las posibles correlaciones entre ellos y, entre las distintas condiciones ambientales que pudieran haber actuado como presiones para su selección. Asimismo, evaluar el porcentaje de la varianza asociada a la filogenia.
- ✎ Identificar los estados ancestrales de cada caracter y las posibles respuestas adaptativas en los caracteres, que han surgido a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

## 5 Hipótesis

Si los caracteres de historia de vida se correlacionan significativamente, entonces han estado relacionados a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

Si la proporción de la varianza explicada por la filogenia es baja y el coeficiente de autocorrelación es menor que 1, entonces no existe influencia filogenética sobre los caracteres y es posible considerar respuestas adaptativas por parte de estos.

Si la diferencia entre los caracteres en las especies actuales y los estados ancestrales es significativa, entonces se puede considerar a los caracteres como posibles respuestas adaptativas.



## 6 Método

### 6.1 El género *Sceloporus* (SAURIA:Phrynosomatidae) como grupo de estudio

Los saurios del género *Sceloporus* conforman un grupo compuesto por cerca de 90 especies que se distribuyen desde Panamá hasta el sur de Canadá (Sites *et al.*, 1992), y presenta su mayor diversidad en México. El género *Sceloporus* cuenta con diversas características ecológicas y estrategias de vida, ello como consecuencia de los diferentes estilos de vida de las especies que lo componen (Wiens y Reeder, 1997). El género exhibe distintos grados de variación en los caracteres de historia de vida entre las especies que lo componen, como son las diferencias en la talla mínima a la madurez, la tasa reproductiva, los modos de reproducción y el dimorfismo sexual, entre otros.

Las primeras filogenias propuestas para el género fueron realizadas por Smith (1939) – en Sites *et al.*, 1992 - él reconocía 95 especies, en 15 grupos con diferentes valores morfológicos. Sites *et al.* (1992) mencionaron que Smith y Taylor (1950) modificaron la propuesta anterior, esta vez reconociendo 104 especies y subespecies y, consideraron 15 grupos, pero con cambios en su composición. Smith, planteó que el grupo tuvo una temprana radiación, lo que originó dos grupos principales. Uno, reconocido como lagartijas de cuerpo y escamas grandes y, otro como organismos de cuerpo y escamas pequeñas. En este segundo grupo, él incluía géneros que en la actualidad son reconocidos como independientes; *Uta*, *Urosaurus* y *Petrosaurus*. No obstante, el análisis subsecuente expone algunas inconsistencias en la propuesta de Smith (Sites *et al.*, 1992).

Otra de las hipótesis propuesta para el género fue la de Larsen y Tanner (1974), en Sites *et al.* (1992), donde analizaron 55 especies por medio de métodos numéricos utilizando caracteres osteológicos, zoogeográficos, cariotípicos y de comportamiento. Así, Larsen y Tanner formaron tres grupos, dos de ellos pertenecientes al género *Sceloporus* y el grupo restante con el nombre genérico de *Lysoptychus*.

En el estudio de Larsen y Tanner, el grupo torquatus formado por las especies *Sceloporus jarrovi*, *S. lineolateralis*, *S. ornatus*, *S. dugesii*, *S. poinsettii*, *S.*

*mucronatus*, *S. torquatus*, *S. serrifer*, *S. macdougallii*, *S. bulleri*, *S. insignis* y *S. cyanogenys*, además de las especies *S. undulatus*, *S. formosus*, *S. graciosus* y *S. spinosus*, conforman un tercer grupo. De acuerdo a la clasificación realizada por Smith (1939), estas especies se encontraban en el grupo de saurios de cuerpo y escamas grandes (Sites *et al.*, 1992).

Ambas propuestas filogenéticas consideran dos subtaxa. Uno, el subgrupo jarrovi, que agrupa a las especies *S. lineolateralis*, *S. ornatus*, *S. dugesii* y *S. jarrovi*. El segundo, el subgrupo torquatus - poinsettii que incluye a *S. mucronatus*, *S. torquatus*, *S. serrifer* y *S. poinsettii*, ambos considerados grupos hermanos. Sin embargo, las especies colocadas en los dos subtaxa han sufrido modificaciones en sus relaciones y, hasta entonces no se proponía un árbol consenso que resolviera el problema. De las 13 especies que conforman el grupo torquatus, Smith (1939) consideró que *S. serrifer* y *S. poinsettii* fueron las primeras especies en separarse del grupo, ambas especies hermanas de *S. cyanogenys*.

Por otro lado, el escenario biogeográfico permite apreciar que las especies del grupo torquatus se encuentran ampliamente distribuidas en México (figura 5) y en ocasiones sus poblaciones se sobrelapan. *S. poinsetti* es la especie con distribución más norteña en México. Las especies del subtaxa torquatus se distribuyen principalmente en la planicie central del país, mientras que las incluidas en el subgrupo cyanogenys se presentan de forma aislada en la zona del Pacífico y el noreste (*S. macdougallii*, *S. bulleri*, *S. insignis* y *S. cyanogenys*). De hecho, Sites *et al.* (1992) mencionan que ésta última es la relación más difícil de explicar, debido a las distancias geográficas que separan a las especies. Por otro lado, las especies del subgrupo jarrovi tienen distribuciones periféricas, de las cuales la de *S. jarrovi* es la más amplia (Sites *et al.* 1992).

Las especies del grupo torquatus se distinguen, sobre todo, por presentar un cuerpo relativamente alargado y deprimido dorso - ventralmente, con un collar prominente de color negro en la nuca con bordes brillantes en su parte posterior y anterior. Los saurios del grupo han desarrollado una estrategia de escape de los depredadores que se basa en el uso de las grietas existentes entre las rocas como ruta de huida, donde se introducen al percibir alguna amenaza.

Con la cabeza hacia adentro inflan el cuerpo, lo que provoca que las escamas se hagan rígidas y se atasquen contra las paredes de la roca (Sites *et al.*, 1992).

La filogenia más reciente y completa realizada para este género fue propuesta por Wiens y Reeder (1997). En ella analizaron 262 caracteres moleculares y 202 caracteres morfológicos, estos últimos separados en osteológicos (50), escamación (87), coloración (53), cariológicos (11) y de historia de vida (1). Se considera que esta filogenia está resuelta y bien apoyada en la mayor parte de sus resultados (Flores-Villela *et al.*, 2000). Las trece especies del grupo *torquatus* que se utilizaron como modelo en el presente trabajo son: *S. bulleri*, *S. torquatus*, *S. insignis*, *S. lineolateralis*, *S. prezygus*, *S. serrifer*, *S. jarrovi*, *S. macdougalli*, *S. dugesii*, *S. poinsettii*, *S. cyanogenys*, *S. mucronatus* y *S. ornatus* (Wiens y Reeder 1997); ver figura 6.

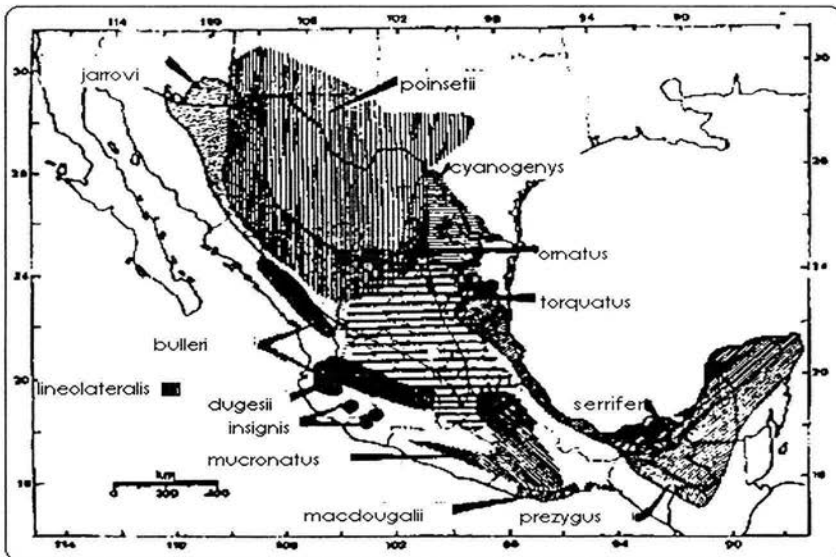


Figura 5. - Distribución de las trece especies del grupo *torquatus* en México (Sites *et al.*, 1992).

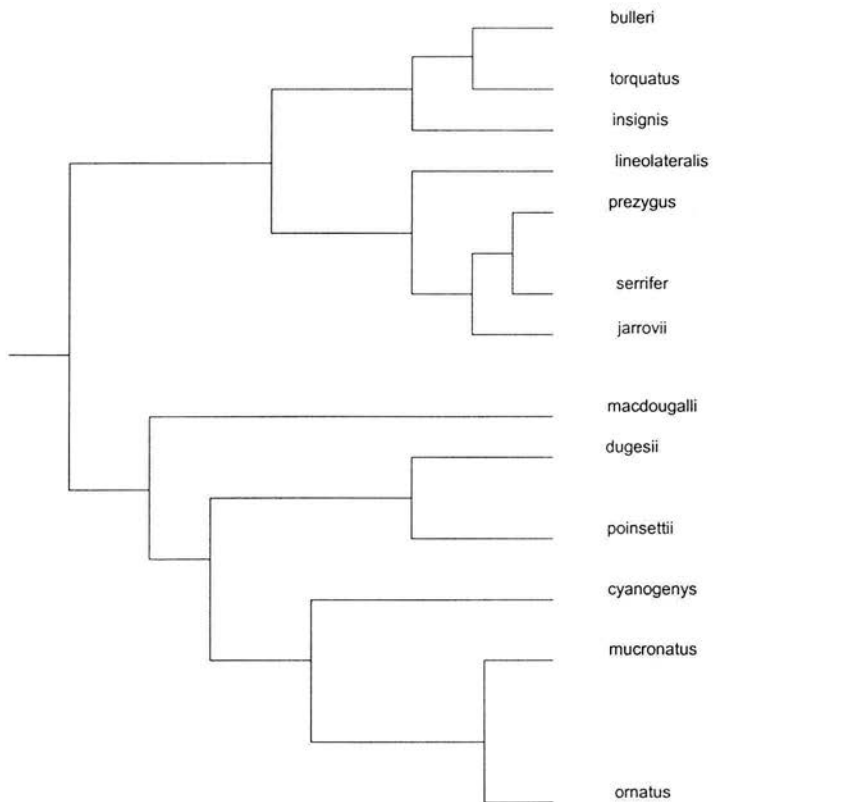
*S. jarrovi* ha sido estudiada por Ballinger (1973, 1979), Ruby y Dunham (1984), y es una especie que ha ofrecido importante información acerca de la variación geográfica en caracteres de historia de vida. Por otro lado, distintos autores han aportado información acerca de la historia natural de algunas especies del grupo. Simon y Middendorf (1976) realizaron comparaciones entre poblaciones de *S. jarrovi* para observar el empleo de los recursos alimenticios disponibles a lo largo de un año. Además, observaron las diferencias en el uso del microhabitat por parte de los organismos que componen la población. Igualmente, Simon (1975) estudió la influencia que tiene la abundancia de alimento en el tamaño del territorio que ocupa *S. jarrovi* en una población de Arizona.

Abordar el estudio del género *Sceloporus*, sin duda es atractivo. Selección sexual, evolución de historias de vida y estrategias de escape, son sólo algunas de tantas áreas en las que se les ha estudiado. Sin embargo, con las nuevas técnicas de análisis comparativo y las bases teóricas, se vislumbra la posibilidad de ampliar el conocimiento del grupo. Especies como *S. linolateralis*, *S. macdougalli*, *S. bulleri*, *S. ornatus* y *S. prezygus* carecen de estudios suficientes para conocer su historia natural, en cierta medida, a causa de presentar poblaciones restringidas. No obstante, esto debe de ser causa de un mayor interés dado que el aislamiento geográfico de estas especies puede estar relacionado con distintas respuestas fenotípicas a las condiciones ambientales.

Nuevas líneas de trabajo quedan abiertas al emplear a los saurios como modelo en las técnicas de análisis comparativo filogenético. Conocer las circunstancias ecológicas que condujeron al desarrollo de determinadas respuestas adaptativas o, la existencia de disyuntivas entre caracteres son parte de éstas. No obstante, es necesario contar con una filogenia que dé soporte a los análisis comparativos.

El género *Sceloporus* ha sido estudiado ampliamente y las relaciones filogenéticas entre las especies de los grupos que lo integran son conocidas. Ya que ofrece un modelo viable para responder a procesos evolutivos del grupo. Sin embargo, es necesario integrar a estos análisis otros grupos emparentados con *Sceloporus*. El presente estudio propone analizar distintos caracteres de historia de

vida del grupo *torquatus* desde el punto de vista de los modelos comparativos filogenéticos; CFI, para estimar las correlaciones evolutivas entre los caracteres, MAF para inferir la influencia filogenética y específica que existe sobre cada caracter y el método de MLG para estimar posibles valores adaptativos en los caracteres. Esto, nos da la oportunidad de interpretar el curso evolutivo de estos caracteres y, si están relacionados, dar una respuesta causal a esta relación.



(((bulleri, torquatus) insignis) (lineolateralis ((prezygus, serrifer) jarrovi))) (macdougalli ((dugesii, poinsetti) cyanogenys (mucronatus, ornatus))))

Figura 6.- Hipótesis filogenética de las especies del grupo *torquatus*, basada en el trabajo de Wiens y Reeder (1997). Debajo de la filogenia se muestra la topología por la cual el programa COMPARE v. 4. 4 interpreta la filogenia.

## 6.2 Caracteres de historias de vida

En este trabajo se analizaron 12 caracteres de historia de vida en lagartijas del género *Sceloporus*: la longitud hocico-cloaca de cada individuo hembra y macho (LHC ♀ y LHC ♂), la masa de cada individuo hembra y macho (MS ♀ y MS ♂), el ancho de la cabeza de cada individuo (AC ♀ y AC ♂), en el caso de las hembras reproductivas el número de folículos vitelogénicos (FV), el tamaño de las crías por hembra (TC), la masa de las crías por hembra (MSc), el tamaño de la camada (TCm), la masa total de la nidada (MTN) y la masa relativa de la nidada (MRN= peso de la camada / peso de la madre). Las medidas de peso se expresaron en gramos (gr) y las tallas en milímetros (mm). Esta información se obtuvo de ejemplares adultos a los que preferentemente ningún tejido les había sido extraído.

Para obtener la información acerca de los caracteres propuestos fueron disectados 325 ejemplares; 177 hembras (♀) y 148 machos (♂), depositados en las colecciones científicas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología (CNAR), Texas Natural History Collections (TNHC) y California Academy of Sciences (CAS). Además la información de 19 ejemplares de *S. prezygus* (15 ♀ y 4 ♂) fue facilitada por The Collection of Vertebrates de la Universidad de Texas en Arlington (UTA); ver apéndice y tabla 5. Adicionalmente, se realizó una revisión bibliográfica para obtener información sobre los caracteres de historia de vida de las especies seleccionadas; Hunsaker (1959), Carpenter (1960), Tinkle et al. (1969), Goldberg (1971), Fitch (1978, 1985), Ballinger (1979).

No obstante, y a pesar de que es la mayor fuente de información para los análisis comparativos, es necesario considerar que los datos bibliográficos son el resultado de estudios independientes y al obtener información de ellos se está sometido a los errores asociados a la forma en que fueron estimados los caracteres por cada autor. La información recopilada de las colecciones científicas y la literatura se organizó en hojas de cálculo en donde cada especie contaba con sus respectivos 12 caracteres de historias de vida. A partir de ello se obtuvieron la desviación estándar y la media para cada carácter.

Se obtuvo información acerca de la forma en que las especies del grupo utilizan el hábitat (saxícolas, arborícolas o terrestres) y sobre las estrategias de escape. Esto para conocer la influencia de éstos factores ecológicos sobre las respuestas de los caracteres de historias de vida.

### 6.3 Filogenia del grupo torquatus

En este estudio se utilizó la filogenia del género *Sceloporus* propuesta por Wiens y Reeder (1997). Se considera que esta filogenia está resuelta y bien apoyada en la mayor parte de sus resultados (Flores-Villela *et al.* 2000). Las trece especies del grupo torquatus que se utilizaron como modelo de trabajo son: *S. bulleri*, *S. torquatus*, *S. insignis*, *S. lineolateralis*, *S. prezygus*, *S. serrifer*, *S. jarrovi*, *S. macdougalli*, *S. dugesii*, *S. poinsettii*, *S. cyanogenys*, *S. mucronatus* y *S. ornatus* (Wiens y Reeder 1997); figura 6.

### 6.4 Modelos de análisis comparativo

Se utilizaron tres modelos para el análisis comparativo filogenético y un modelo de análisis comparativo convencional. El modelo de Contrastes Filogenéticamente Independientes (Felsenstein, 1985) se empleó para obtener las correlaciones evolutivas entre los caracteres de la filogenia. Al evaluar las correlaciones entre los caracteres y, los contrastes representados por medio de una gráfica se puede inferir el comportamiento de entre los caracteres. Sí se presentan correlaciones significativas entre dos caracteres, entonces, es posible interpretar que hay evolución correlacionada entre ambos. No obstante, para plantear una posible respuesta adaptativa es necesario complementar con un análisis de los estados ancestrales de los caracteres (Harvey y Pagel, 1991).

Adicionalmente, se utilizó el Modelo de Autocorrelación Filogenética propuesto por Cheverud *et al.*, 1985. Un aspecto importante de este modelo es que el valor estimado de  $\epsilon$  debe estar libre de los efectos filogenéticos y por tanto ser estadísticamente independiente (Morales, 2000). Al cumplirse esto y suponer que  $\epsilon$  tan sólo es una fracción de la varianza total del carácter se puede plantear una posible respuesta adaptativa del carácter. El modelo realiza una estimación cuantitativa de las influencias filogenética y específica que existen sobre un carácter. Así, a partir de ello se estimó el estadístico  $R^2$ , que representa la

proporción de la varianza que está explicada por la filogenia. Por tanto si el valor de  $R^2$  es alto, suponemos que la influencia de los estados ancestrales es alta. También se estimó el coeficiente de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ), que en caso de ser negativo indica que la influencia de la filogenia es escasa sobre los caracteres de historias de vida analizados (Cheverud *et al.*, 1985; Harvey y Pagel 1991; Miles y Dunham 1993; Martins, 1996).

La estimación de los estados ancestrales de los doce caracteres se realizó con el Modelo Lineal Generalizado propuesto por Martins y Hansen (1997). En este modelo, se utilizaron los datos obtenidos de los caracteres en las especies actuales para estimar el valor del caracter en el ancestro hipotético. Al contar con el valor de los estados ancestrales hipotéticos de los trece caracteres de historias de vida se aplicó una prueba  $t$  de Student, propuesta por Sokal y Rohlf (1995). Los resultados de esta prueba permiten observar si existen diferencias significativas entre los valores de los estados ancestrales y los de las especies actuales. Si las diferencias son significativas, entonces se pueden proponer posibles respuestas adaptativas en dichos caracteres. Sokal y Rohlf, mencionan que esta prueba es de uso frecuente en taxonomía y, se utiliza al comparar un solo valor de un caracter determinado – en este caso el valor del estado ancestral – contra la media de una muestra – en este caso el valor de las especies descendientes –, que además se cuenta con su desviación estándar y el número de datos con los que se obtuvo dicho resultado. Y se representa por medio de la siguiente fórmula:

$$t_s = \frac{y_1 - \bar{y}_2 (\mu_1 - \mu_2)}{s_2 \sqrt{\frac{n_2 + 1}{n_2}}}$$

Donde  $Y_1$  es el valor del estado ancestral,  $\bar{Y}_2$  es la media de los datos correspondiente a las especies descendientes,  $s_2$  es la desviación estándar de los valores de las especies descendientes y  $n_2$  es el tamaño de la muestra.

Para realizar los análisis comparativos filogenéticos con los modelos arriba mencionados se utilizó el programa COMPARE 4. 4, diseñado y distribuido por Emilia Martins, (<http://compare.bio.indiana.edu/>) y utiliza los supuestos de cada modelo de trabajo descritos anteriormente.



Igualmente, por medio del coeficiente de correlación de Pearson se realizó un análisis de correlación convencional entre los caracteres de historias de vida. Para esto se utilizó el programa SPSS v. 10. 0. Esto, con la idea de comparar el resultado de los modelos filogenéticos contra el análisis convencional. Esto permite apreciar la forma en que los datos se comportan con los distintos modelos, sobrestimando o subestimando el uso de la filogenia, y esto da la oportunidad de validar y justificar el uso de las filogenias en los estudios comparativos.



## 7 Resultados

### 7.1 Contrastes Filogenéticamente Independientes

Con el modelo de CFI obtuve correlaciones positivas y significativas entre la LHC ♀ y el TCm ( $r= 0.586$ ,  $p<0.05$ , g. l.= 10), la LHC ♀ y la MS ♀ ( $r= 0.717$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10) y entre la LHC ♀ y el AC ♀ ( $r= 0.769$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10), en el caso de las dos últimas correlaciones el patrón observado es similar al análisis de correlación convencional. No obstante, para la correlación entre la LHC ♀ y el TCm, el análisis convencional no presentó resultados significativos ( $r= 0.394$ ,  $p>0.05$ , g. l.= 11); tabla 2. Igualmente, el método de CFI muestra que el carácter LHC ♀ presenta correlaciones negativas con los caracteres TC ( $r= -0.077$ ), MSc ( $r= -0.013$ ) y MRN ( $r= -0.262$ ); el comportamiento en el análisis convencional es semejante.

El carácter MS ♀ presenta una correlación significativa con el AC ♀ ( $r= 0.966$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10). Y, aunque el carácter MS ♀ tiene una correlación positiva con los caracteres TCm ( $r= 0.409$ ), TC ( $r= 0.117$ ), MSc ( $r= 0.232$ ) y MRN ( $r= 0.017$ ) estas correlaciones son débiles. Sin embargo, por medio del análisis convencional se observó que las correlaciones que presentó la MS ♀ con el TC fue negativa ( $r= -0.053$ ); tabla 2.

Los modelos de CFI y convencional presentan patrones similares en cuanto a su significancia y dirección en las correlaciones que presenta el carácter TC con la MSc ( $r= 0.960$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10), con la MTN ( $r= 0.844$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10) y con la MRN ( $r= 0.890$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10) y se muestra una correlación negativa en ambos modelos entre el TC y el TCm ( $r= -0.009$ ). Igualmente, se observó que la masa de las crías tenía comportamientos similares en las correlaciones con la MTN ( $r= 0.805$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10), con la MRN ( $r= 0.779$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10), pero con el TCm la correlación fue negativa ( $r= -0.008$ ).

El carácter LHC ♂ presenta una correlación positiva y significativa con la MS ♂ ( $r= 0.797$ ,  $p<0.01$ , g. l.= 10) usando el modelo de CFI, y para el análisis convencional ( $r= 0.638$ ,  $p<0.05$ , g. l.= 11). No obstante, el mismo carácter no presentó correlaciones significativas con el AC ♂ con ninguno de los dos modelos de análisis, ( $r= 0.469$ ,  $p>0.05$ , g. l.= 10 para los CFI y  $r= 0.358$ ,  $p>0.05$ , g. l.= 11 con el análisis convencional).

**Falta página**

**N° 30**

Tabla 2.- Coeficientes de correlación de doce caracteres de historias de vida, obtenidos por medio de tres distintos métodos de análisis CFI (cursivas), MAF (negritas) y el coeficiente de correlación de Pearson. El valor crítico para los CFI gl. 10 es  $P=0.576$  y  $P=0.708$ , con  $\alpha=0.05^*$  y  $\alpha=0.01^{**}$  respectivamente. El valor crítico para los métodos de MAF y Pearson con 11 gl. es  $P=0.553$  y  $P=0.684$ , con  $\alpha=0.05^*$  y  $\alpha=0.01^{**}$  respectivamente.

|              | LHC<br>♀ | Masa<br>♀      | Masa<br>♂      | AC ♀           | AC ♂         | Número<br>FV | Tamaño<br>crías | Masa<br>crías | MTN           | MRN           | Tamaño<br>camada | LHC ♂          |
|--------------|----------|----------------|----------------|----------------|--------------|--------------|-----------------|---------------|---------------|---------------|------------------|----------------|
| LHC ♀        | 1        | 0.717*         | 0.571          | 0.769*         | 0.269        | 0.162        | -0.077          | -0.013        | 0.081         | -0.262        | 0.586*           | 0.746**        |
|              | 1        | <b>0.621*</b>  | <b>0.340</b>   | <b>0.659*</b>  | <b>0.099</b> | <b>0.251</b> | <b>-0.064</b>   | <b>0.015</b>  | <b>0.255</b>  | <b>-0.208</b> | <b>0.650*</b>    | <b>0.751**</b> |
| Masa ♀       | 1        | 0.712**        | 0.414          | 0.703**        | 0.123        | 0.035        | -0.250          | -0.187        | -0.061        | -0.340        | 0.394            | 0.498          |
|              | 1        | 0.744*         | 0.744*         | 0.966*         | 0.740*       | 0.411        | 0.117           | 0.232         | 0.240         | 0.017         | 0.409            | 0.562          |
| Masa ♂       | 1        | <b>0.752**</b> | <b>0.953**</b> | <b>0.767**</b> | <b>0.409</b> | <b>0.409</b> | <b>0.232</b>    | <b>0.403</b>  | <b>0.429</b>  | <b>0.107</b>  | <b>0.327</b>     | <b>0.501</b>   |
|              | 1        | 0.678*         | 0.918**        | 0.637*         | 0.104        | 0.104        | -0.053          | 0.072         | 0.155         | -0.087        | 0.156            | 0.296          |
|              | 1        | 0.766**        | 0.756*         | 0.756*         | 0.430        | 0.430        | 0.405           | 0.481         | 0.467         | 0.337         | 0.364            | 0.797**        |
|              | 1        | <b>0.784**</b> | <b>0.849**</b> | <b>0.849**</b> | <b>0.280</b> | <b>0.280</b> | <b>0.519</b>    | <b>0.622*</b> | <b>0.557*</b> | <b>0.353</b>  | <b>0.226</b>     | <b>0.587*</b>  |
|              | 1        | 0.719**        | 0.764**        | 0.764**        | 0.221        | 0.221        | 0.346           | 0.437         | 0.407         | 0.296         | 0.181            | 0.638*         |
| AC ♀         | 1        | 0.764*         | 0.764*         | 0.764*         | 0.517        | 0.517        | 0.150           | 0.269         | 0.305         | 0.027         | 0.524            | 0.670*         |
|              | 1        | <b>0.774**</b> | <b>0.774**</b> | <b>0.774**</b> | <b>0.530</b> | <b>0.530</b> | <b>0.314</b>    | <b>0.467</b>  | <b>0.484</b>  | <b>0.133</b>  | <b>0.497</b>     | <b>0.656*</b>  |
|              | 1        | 0.695**        | 0.695**        | 0.695**        | 0.328        | 0.328        | 0.017           | 0.143         | 0.212         | -0.067        | 0.377            | 0.530          |
| AC ♂         | 1        | 0.665*         | 0.665*         | 0.665*         | 0.665*       | 0.665*       | 0.348           | 0.480         | 0.383         | 0.353         | 0.227            | 0.469          |
|              | 1        | 0.431          | 0.431          | 0.431          | 0.431        | 0.431        | <b>0.479</b>    | <b>0.627*</b> | <b>0.461</b>  | <b>0.386</b>  | <b>0.036</b>     | <b>0.268</b>   |
|              | 1        | 0.418          | 0.418          | 0.418          | 0.418        | 0.418        | 0.288           | 0.436         | 0.354         | 0.298         | 0.090            | 0.358          |
| Número<br>FV | 1        | 0.133          | 0.133          | 0.133          | 0.133        | 0.133        | 0.133           | 0.201         | 0.383         | 0.250         | 0.654*           | 0.296          |
|              | 1        | <b>0.166</b>   | <b>0.166</b>   | <b>0.166</b>   | <b>0.230</b> | <b>0.230</b> | <b>0.166</b>    | <b>0.230</b>  | <b>0.359</b>  | <b>0.259</b>  | <b>0.583*</b>    | <b>0.558*</b>  |
|              | 1        | 0.109          | 0.109          | 0.109          | 0.109        | 0.109        | 0.109           | 0.120         | 0.278         | 0.241         | 0.748**          | 0.341          |

Tabla 2 (continuación).- Coeficientes de correlación de trece caracteres de historias de vida, obtenidos por medio de tres distintos métodos de análisis CFI (cursivas), MAF (negritas), MAF (negritas) y el coeficiente de correlación de Pearson. El valor crítico para los CFI con 10 g.l. es  $P=0.576$  y  $P=0.708$ , con  $\alpha=0.05^*$  y  $\alpha=0.01^{**}$  respectivamente. El valor crítico para los métodos de MAF y Pearson con 11 g.l. es  $P=0.553$  y  $P=0.684$ , con  $\alpha=0.05^*$  y  $\alpha=0.01^{**}$  respectivamente.

|                  | LHC<br>♀ | Masa<br>♀ | Masa<br>♂ | AC<br>♀ | AC<br>♂ | Número<br>FV | Tamaño<br>crías | Masa<br>crías  | MTN            | MRN            | Tamaño<br>camada | LHC ♂          |
|------------------|----------|-----------|-----------|---------|---------|--------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|------------------|----------------|
| Tamaño<br>crías  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.960**        | 0.844**        | 0.890**        | -0.009           | 0.319          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | <b>0.959**</b> | <b>0.823**</b> | <b>0.871**</b> | <b>0.049</b>     | <b>0.333</b>   |
| Masa<br>crías    |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.948**        | 0.780**        | 0.887**        | -0.042           | 0.304          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.805**        | 0.805**        | 0.779**        | -0.008           | 0.401          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | <b>0.823**</b> | <b>0.823**</b> | <b>0.770**</b> | <b>0.027</b>     | <b>0.363</b>   |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.763**        | 0.763**        | 0.762**        | -0.077           | 0.386          |
| MTN              |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.787**        | 1              | 0.787**        | 0.316            | 0.324          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | <b>0.728**</b> | 1              | <b>0.728**</b> | <b>0.323</b>     | <b>0.401</b>   |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.771**        | 1              | 0.771**        | 0.207            | 0.207          |
| MRN              |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.010          | 1              | 1              | 0.010            | 0.124          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | <b>0.013</b>   | 1              | 1              | <b>0.013</b>     | <b>0.121</b>   |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.017          | 1              | 1              | 0.017            | 0.116          |
| Tamaño<br>camada |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 1              | 1              | 1              | 1                | 0.560          |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | <b>0.695**</b> | 1              | <b>0.695**</b> | 1                | <b>0.695**</b> |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 0.506          | 1              | 1              | 0.506            | 0.506          |
| LHC ♂            |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 1              | 1              | 1              | 1                | 1              |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 1              | 1              | 1              | 1                | 1              |
|                  |          |           |           |         |         | 1            | 1               | 1              | 1              | 1              | 1                | 1              |

Como parte del análisis de contrastes independientes, se estimaron las relaciones entre los doce contrastes de los caracteres analizados (figura 7). Se observa que existe una correlación evolutiva entre los caracteres LHC ♀ (longitud hocico cloaca ♀) y MS ♀; figura 8. No obstante, la tasa de cambio entre ambos caracteres indica que la magnitud en el carácter MS ♀ no siempre está asociada al cambio en el carácter LHC ♀ a lo largo de la historia evolutiva del grupo y esto se puede atribuir a factores ecológicos (Harvey y Pagel, 1991).

La figura 9, muestra los contrastes entre los caracteres MS ♀ - MSc, MS ♀ - MTN y MS ♀ - MRN. Los caracteres MSc (masa de las crías) y MRN (masa relativa de la nidada) no cambian su magnitud conforme la magnitud del carácter MS ♀ (masa de las hembras) aumenta. Sin embargo, la MTN (masa total de la nidada) sí cambia conforme la masa de las hembras varía. Esto, permite especular sobre cómo se está relacionando el carácter MS ♀ con algunos caracteres asociados a su reproducción.

Por otro lado, en la figura 10 se aprecia la relación entre los caracteres MRN, MTN y MSc (masa de las crías) con el carácter TCm (tamaño de la camada). Se observa que todas las correlaciones son débiles y negativas en algunos casos, aparentemente las correlaciones evolutivas son espurias.

En la figura 11, se observa un comportamiento negativo en la relación entre el TC y la LHC ♀. Contrario a esto la relación entre el TCm y la LHC ♀ es positiva. Esto, posiblemente sea indicio de una disyuntiva entre el tamaño de las crías y el tamaño de la camada en algunas especies del grupo (Roff, 1992; Stearns, 1992). Esta afirmación se puede apoyar en la figura 12, donde se observa que el tamaño de la camada disminuye conforme aumenta el tamaño de las crías.

La figura 13 presenta la relación entre los caracteres de la MRN y MSc y entre la MTN y la MSc. Se observó que la magnitud de la MRN no aumenta conforme aumenta la magnitud de la MSc. Y, que la mayor parte de los contrastes entre MTN y la MSc mostraron un comportamiento positivo. Se puede especular que la LHC ♀ o el volumen corporal de las hembras del grupo son una restricción sobre la MRN, y por esto el comportamiento en la figura.

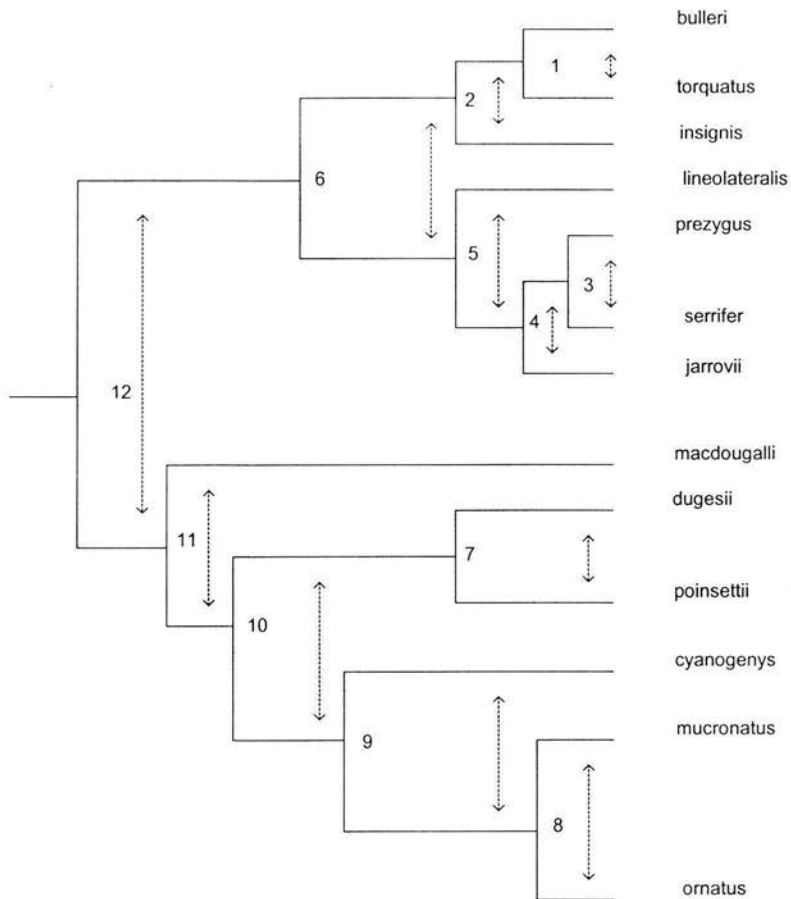


Figura 7.- Hipótesis filogenética del grupo *torquatus* utilizada para el análisis comparativo de distintos caracteres de historias de vida. Los números asignados a los nodos representan la forma en que se realizaron los contrastes independientes, determinados por medio de las flechas punteadas. El número de contrastes en este análisis es de  $N-1$ . Donde  $N$  es el número de especies en la filogenia.

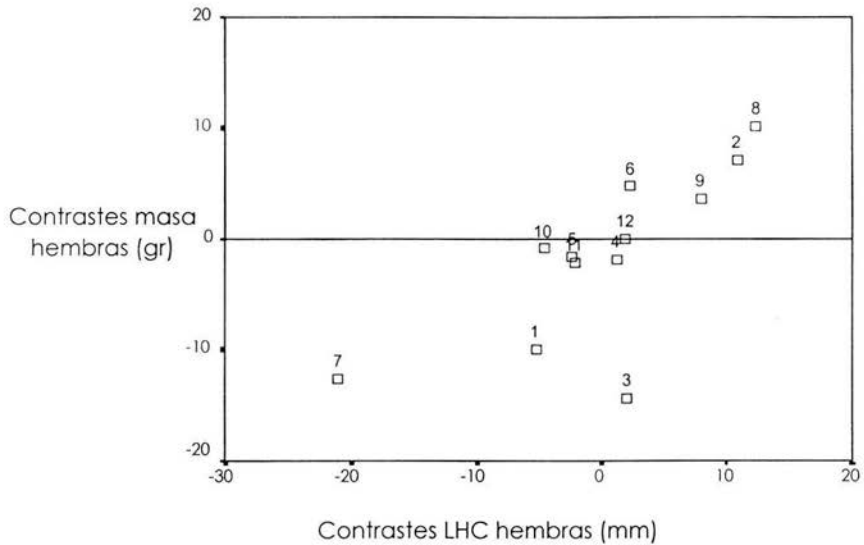


Figura 8. – Análisis de CFI para los caracteres LHC hembras y masa hembras ( $r= 0.717$ ,  $p< 0.05$ ,  $gl= 10$ ).

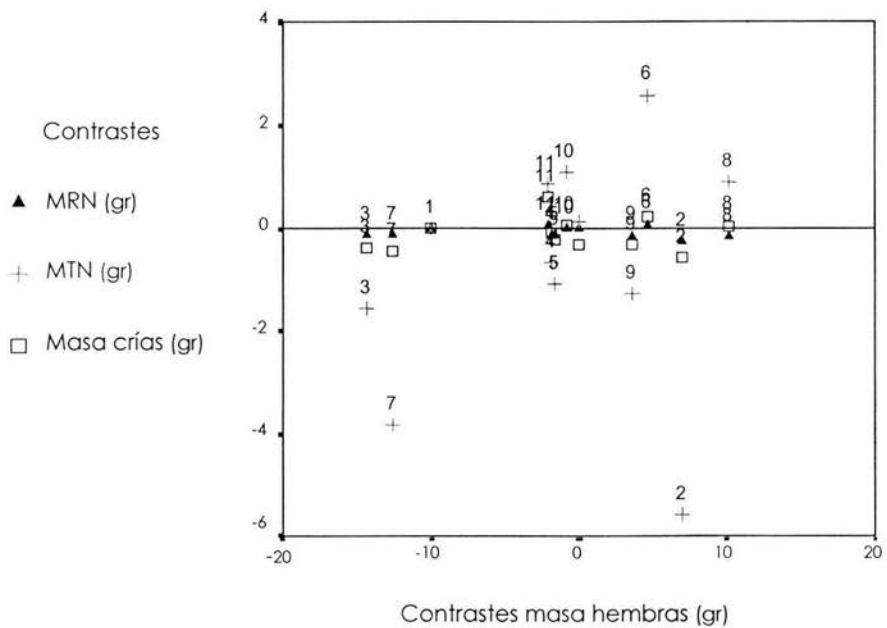


Figura 9. – Análisis de CFI para los caracteres masa hembras - masa crías  $\square$  ( $r= 0.232$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ), masa hembras - MTN + ( $r= 0.240$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ) y masa hembras - MRN ▲ ( $r=0.017$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ).



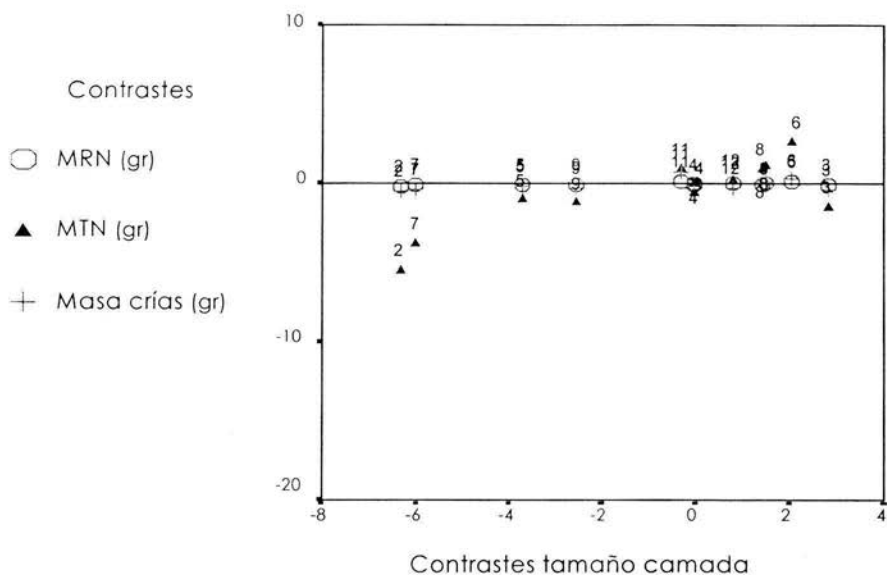


Figura 10. - Análisis de CFI para los caracteres tamaño de la camada (TC) - MRN ○ ( $r = 0.010$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ), TC - MTN ▲ ( $r = 0.316$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ) y TC - masa de las crías + ( $r = -0.008$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ).

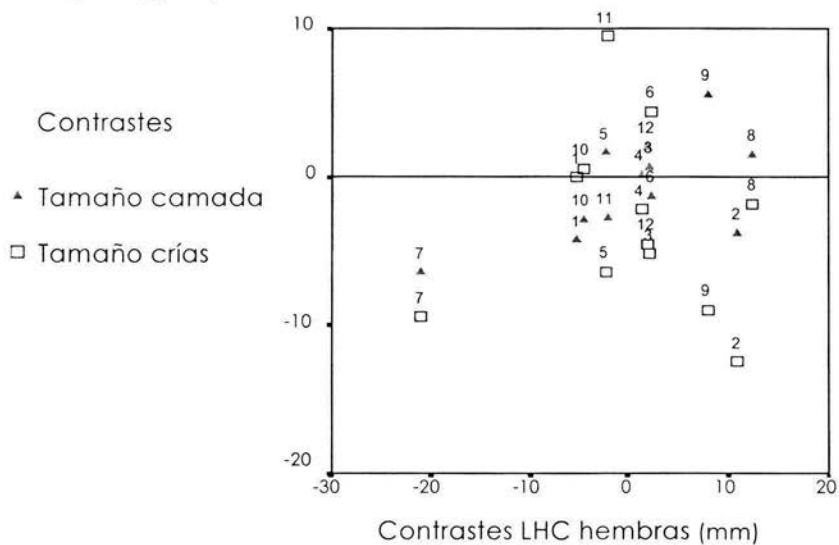


Figura 11. - Análisis de CFI de los caracteres LHC hembras - tamaño camada ▲ ( $r = 0.586$ ,  $p < 0.05$ ,  $gl = 10$ ) y tamaño de las crías □ ( $r = -0.077$ ,  $p=0.05$ ,  $gl=10$ ).

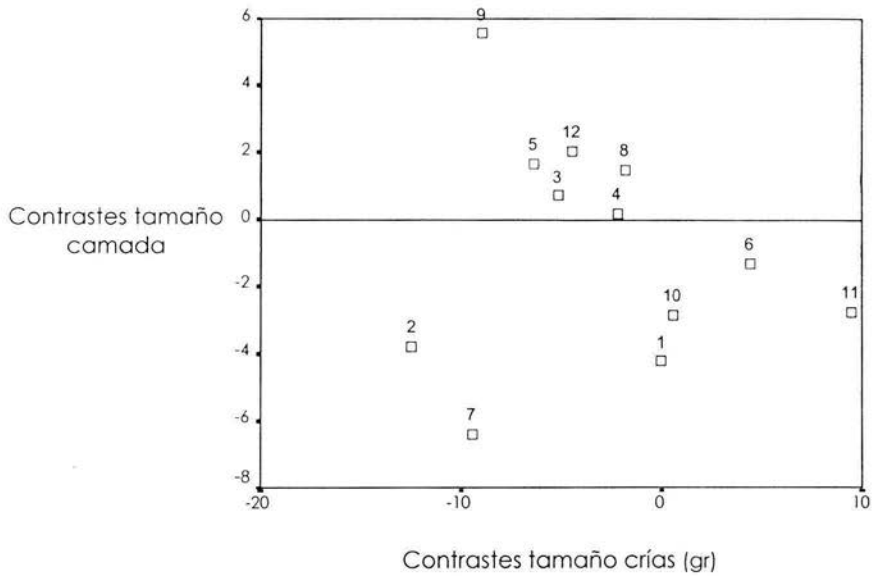


Figura 12. – Análisis de CFI de los contrastes entre el tamaño camada y tamaño de las crías ( $r = -0.009, p = 0.05, gl = 10$ ).

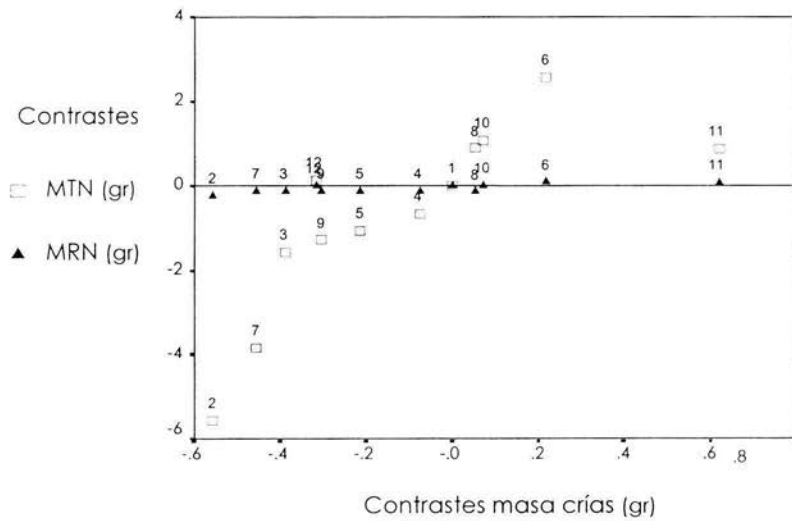


Figura 13. – Análisis de CFI de los caracteres masa de las crías - MTN  $\square$  ( $r = 0.805, p < 0.01, gl = 10$ ) y la masa de las crías - MRN  $\blacktriangle$  ( $r = 0.779, p < 0.01, gl = 10$ ).

## 7.2 Autocorrelación Filogenética

La proporción de la varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) fue muy baja en los caracteres analizados: entre el 5.3 % - 7.1%. Todos los caracteres mostraron coeficientes de autocorrelación ( $\rho$ ) negativos, lo que de acuerdo con el trabajo de Cheverud *et al.* (1985) indica una escasa influencia de la filogenia sobre los caracteres (tabla 3).

Tabla 3. - Coeficientes de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ) y de varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) para doce caracteres de historias de vida del género *Sceloporus*.

| Caracter            | Coefficiente de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ) | Autocorrelación ( $R^2$ ) |
|---------------------|---|---------------------------|
| LHC ♀               | -0.570  | 0.067                     |
| Masa ♀              | -0.570  | 0.067                     |
| Masa ♂              | -0.530  | 0.068                     |
| Ancho cabeza ♀      | -0.890  | 0.053                     |
| Ancho cabeza ♂      | -0.430  | 0.071                     |
| Número de FV        | -0.640  | 0.067                     |
| Tamaño crías        | -0.760  | 0.064                     |
| Masa crías          | -0.790  | 0.063                     |
| MTN                 | -0.900  | 0.058                     |
| MRN                 | -0.890  | 0.058                     |
| Tamaño de la camada | -0.730  | 0.063                     |
| LHC ♂               | -0.550  | 0.068                     |

### 7.3 Estimación de estados ancestrales

Con el Modelo Lineal Generalizado (MLG) se obtuvieron los valores estimados para los estados ancestrales de once caracteres de historias de vida propuestos, excepto del número de folículos vitelogénicos. El resultado de este análisis se representa en las figuras 14 (a – k) y en la tabla 4 se sintetizan los valores significativos para cada caracter. Esto al comparar las diferencias entre los estados ancestrales y cada una de las especies descendientes actuales.

Así, se observó que los caracteres LHC ♀ y LHC ♂ presentaron diferencias significativas entre los estados ancestrales y todas las especies descendientes (Figuras 8 a – b, respectivamente). No obstante, en el caracter MS ♂ en *S. serrifer* y *S. macdougalli* no mostró diferencias significativas con respecto a sus ancestros (figura 14 c). Y, en el caracter MS ♀, *S. lineolateralis* y *S. ornatus* no tuvieron diferencias significativas (figura 14 d).

En cuanto al caracter AC ♀ (figura 14 e) sólo cuatro especies no presentaron diferencias significativas entre el estado ancestral y el valor actual: *S. dugesii*, *S. serrifer*, *S. lineolateralis* y *S. torquatus*. Igualmente, el caracter AC ♂ tuvo diferencias significativas entre los estados ancestrales y las especies descendientes en todas las especies excepto *S. jarrovi* y *S. lineolateralis* (figura 14 f).

El caracter TC (tamaño de las crías), sólo presentó diferencias significativas entre el estado ancestral y el valor actual en cuatro especies: *S. prezygus* ( $t = 5.739$ , g. l. = 7,  $p < 0.1$ ), *S. macdougalli* ( $t = -114.720$ , g. l. = 1,  $p > 0.1$ ), *S. poinsettii* ( $t = -6.220$ , g. l. = 3,  $p > 0.1$ ) y *S. mucronatus* ( $t = 5.365$ , g. l. = 2,  $p < 0.1$ ; ver figura 14 g). En el caracter MSc (masa de las crías) sólo, *S. ornatus* presentó una diferencia significativa con respecto al estado ancestral ( $t = -88.838$ , g. l. = 2,  $p > 0.1$ ), y *S. mucronatus* exhibió una diferencia marginalmente significativa ( $t = -2.853$ , g. l. = 2,  $p < 0.1$ ), figura 14 h).

En el caso del caracter MTN, dos especies tuvieron diferencias significativas con respecto al estado ancestral *S. poinsettii* ( $t = -2.927$ , g. l. = 3,  $p > 0.1$ ) y *S. ornatus* ( $t = -5.300$ , g. l. = 2,  $p > 0.1$ ), figura 14 i. Las mismas especies mostraron diferencias significativas para el caracter MRN: *S. poinsettii* ( $t = -8.661$ , g. l. = 3,

$p > 0.1$ ) y *S. ornatus* ( $t = -6.311$ , g. l. = 2,  $p > 0.05$ ), figura 14 j. Y, cinco especies presentaron diferencias significativas en el carácter TCm (tamaño camada) *S. insignis* ( $t = -9.423$ , g. l. = 3,  $p > 0.05$ ), *S. jarrovi* ( $t = -5.672$ , g. l. = 11,  $p > 0.05$ ), *S. poinsettii* ( $t = -5.117$ , g. l. = 11,  $p > 0.05$ ), *S. mucronatus* ( $t = -7.250$ , g. l. = 5,  $p > 0.05$ ) y *S. ornatus* ( $t = -7.800$ , g. l. = 3,  $p > 0.05$ ), figura 14 k.

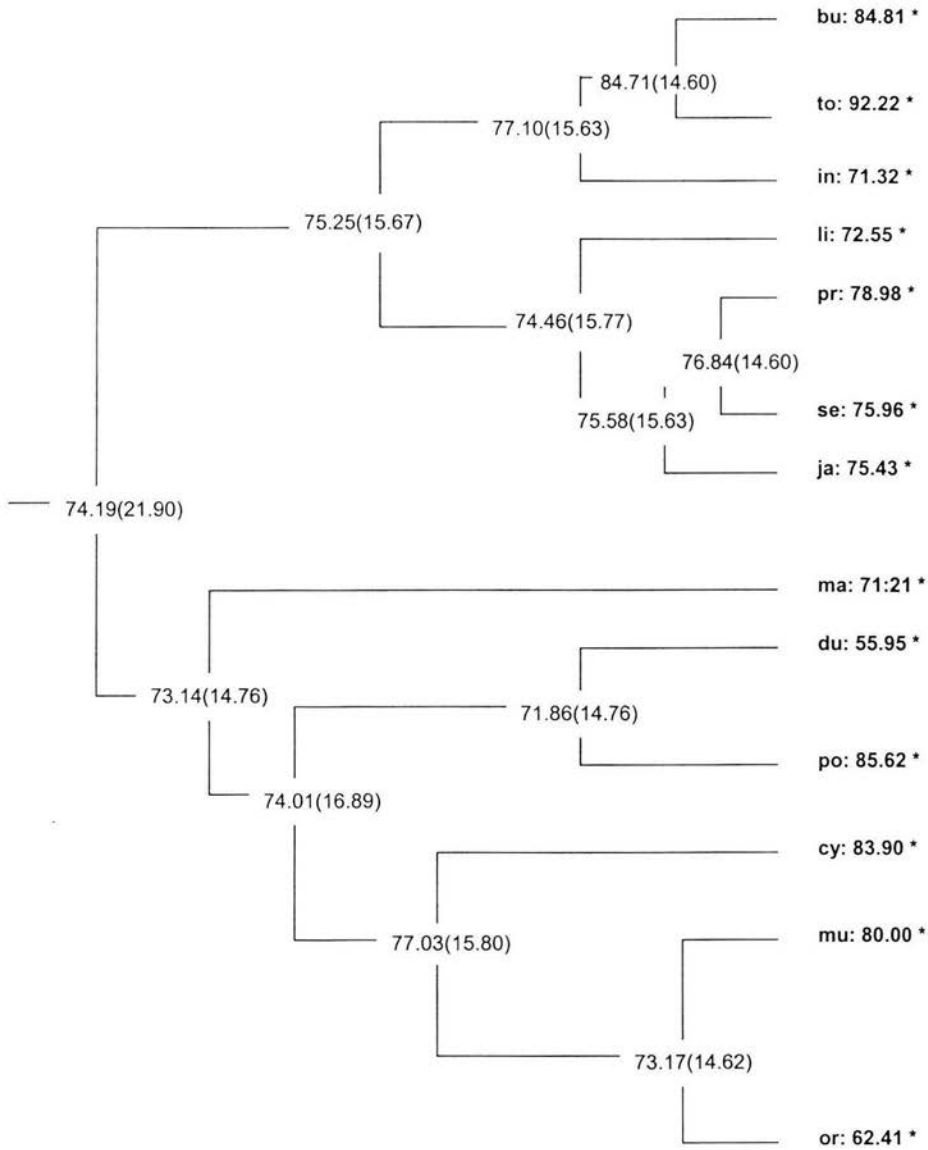


Figura 14 a.- Filogenia del grupo torquatus que muestra los valores ancestrales del caracter longitud hocico cloaca hembras estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ .

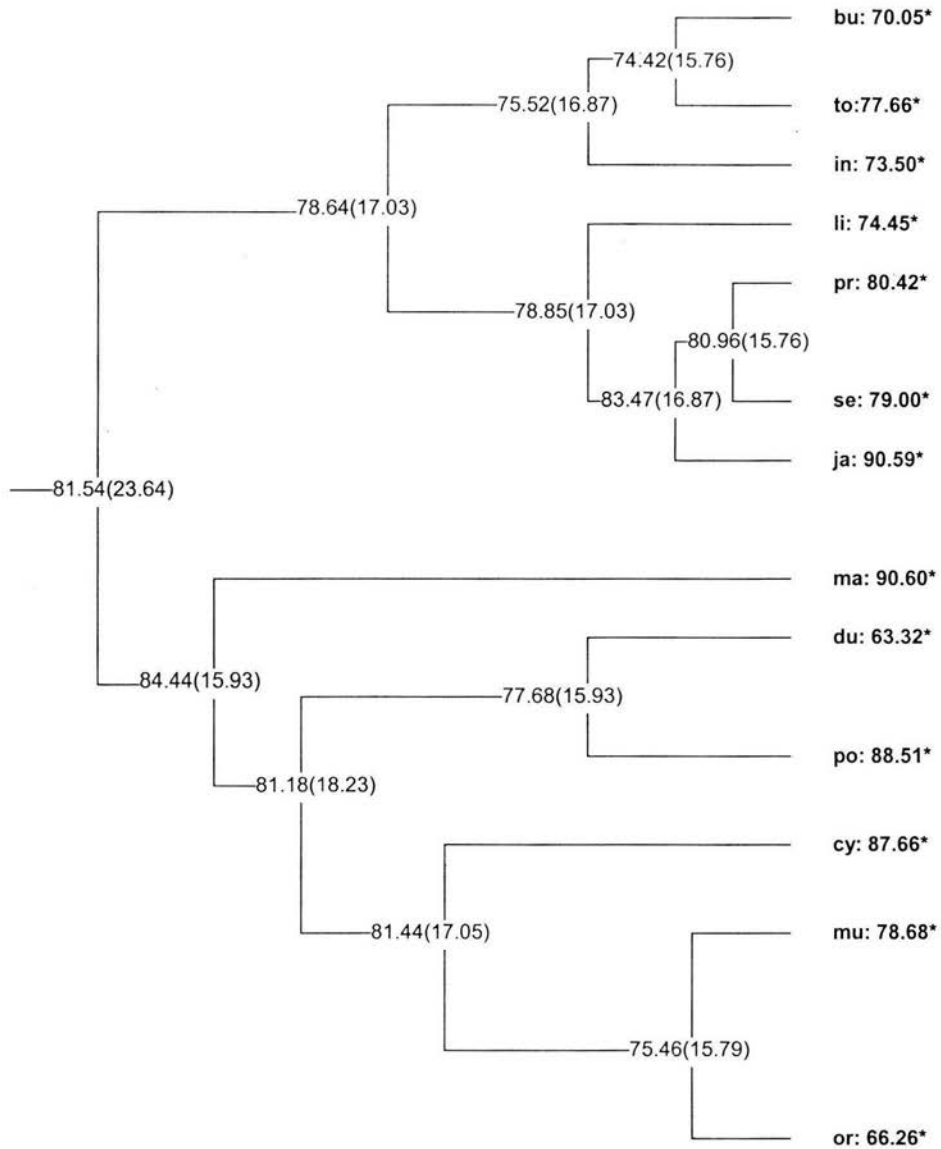


Figura 14 b.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter longitud hocico cloaca machos estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ .

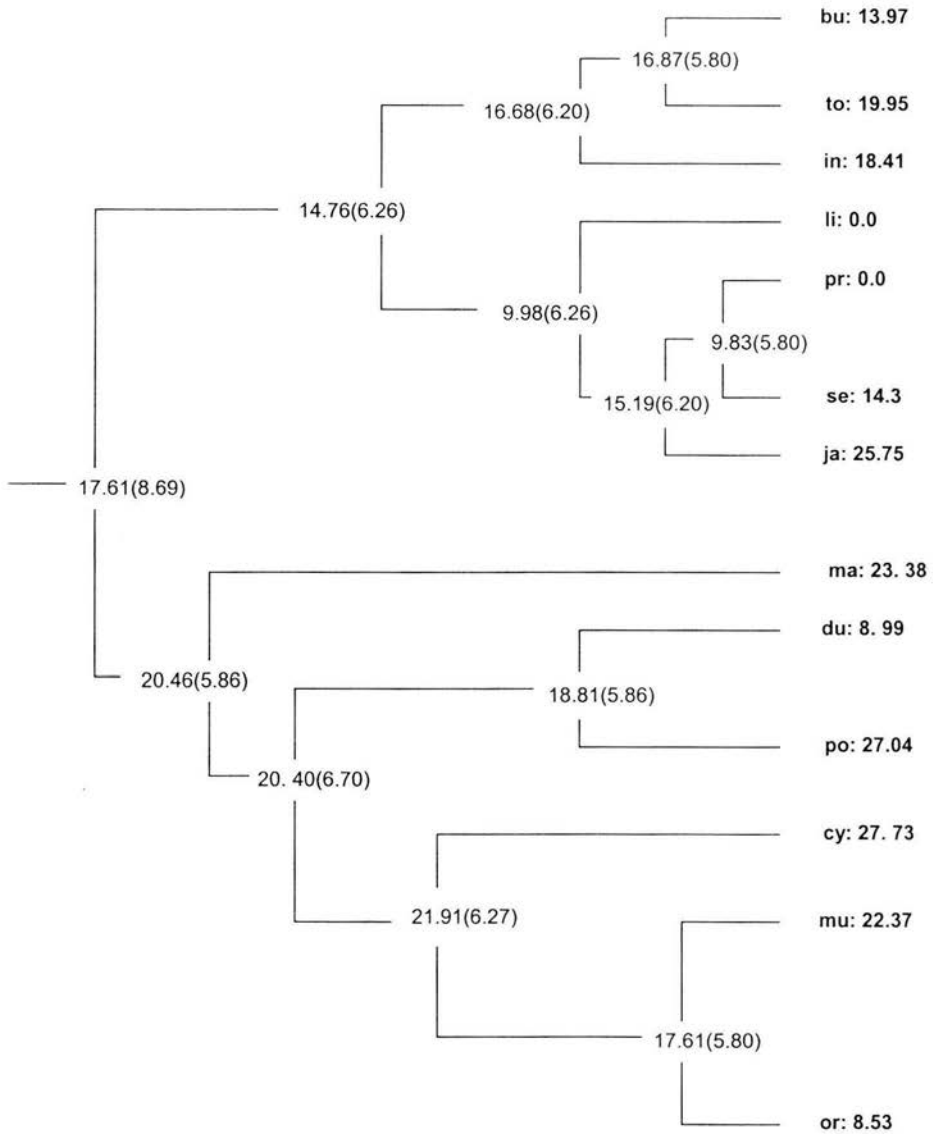


Figura 14 c.- Filogenia del grupo *torquatus* que muestra los valores ancestrales para el carácter de la masa de los machos estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995).



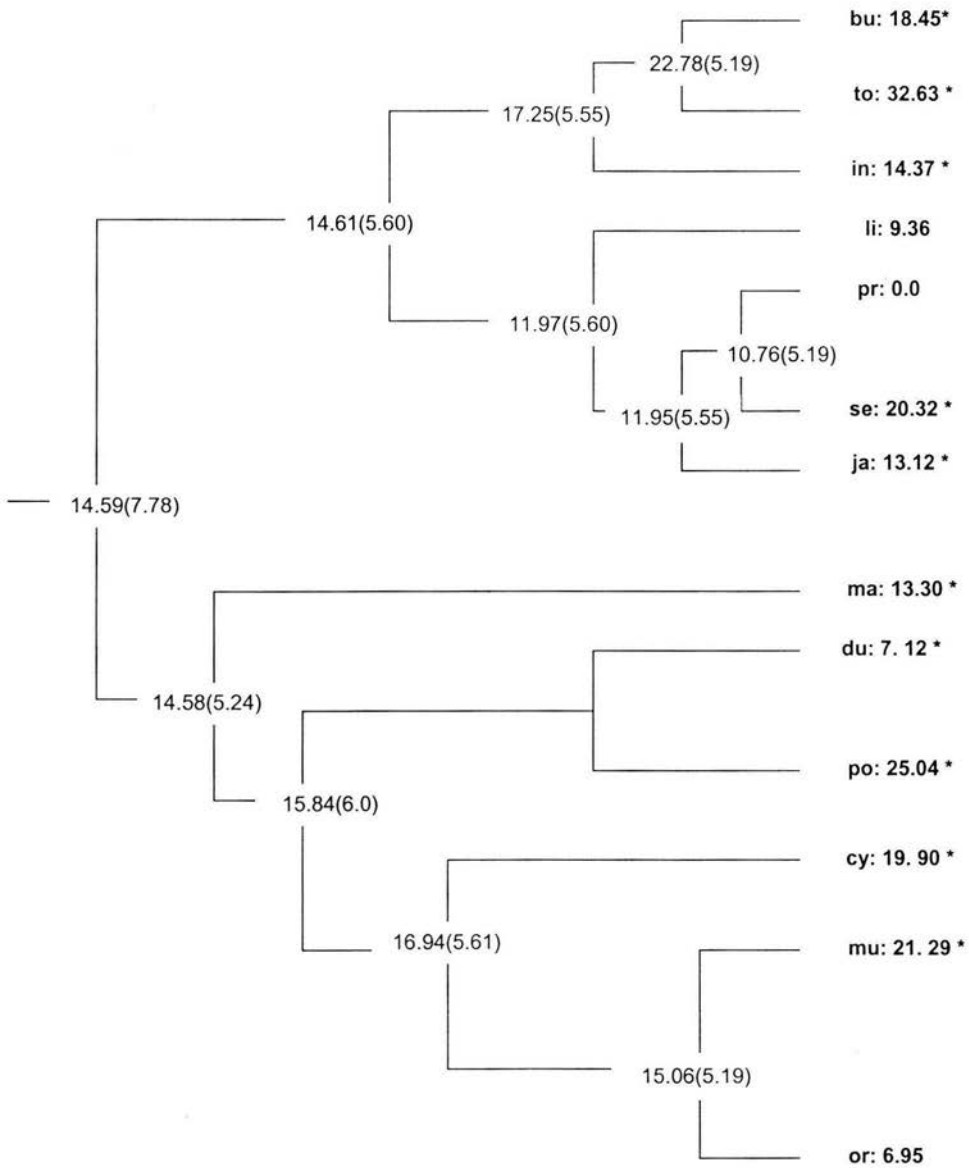


Figura 14 d.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter de la masa de las hembras estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$

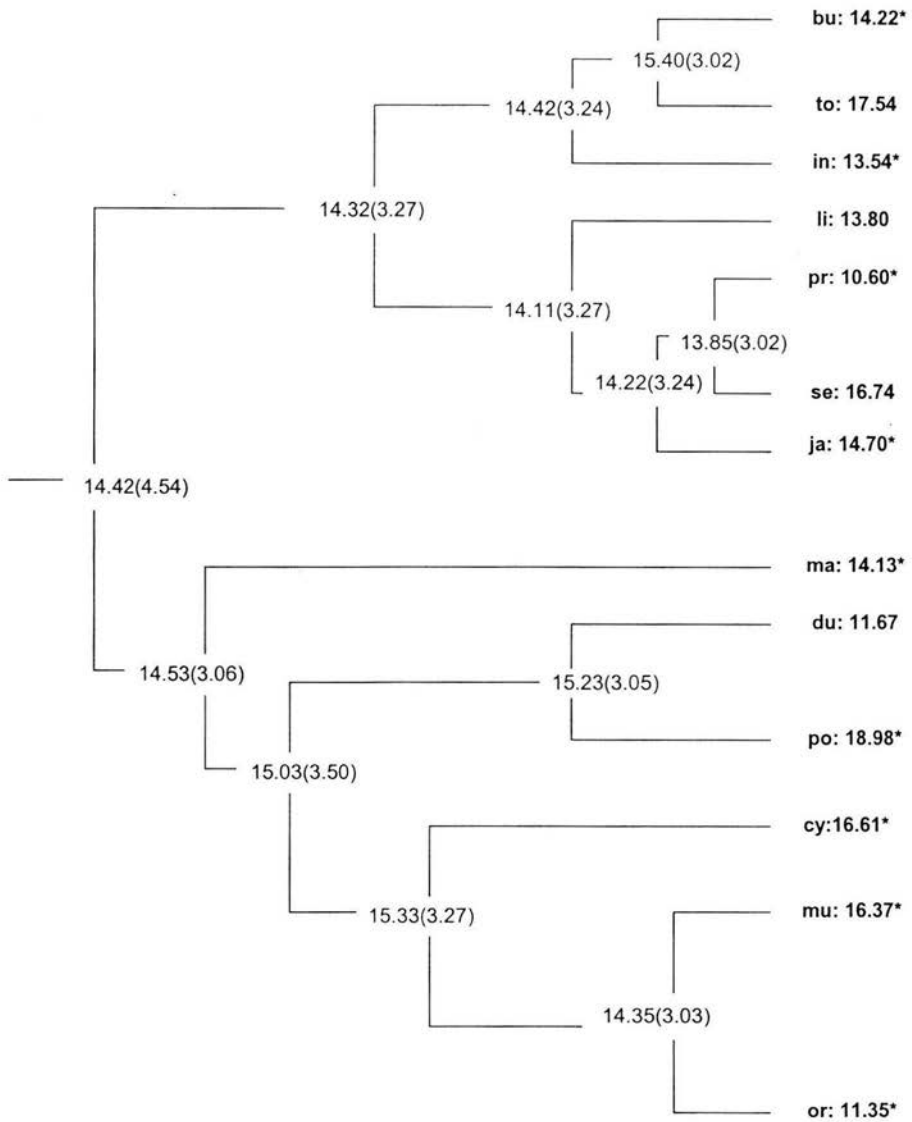


Figura 14 e.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter ancho cabeza hembras estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ .

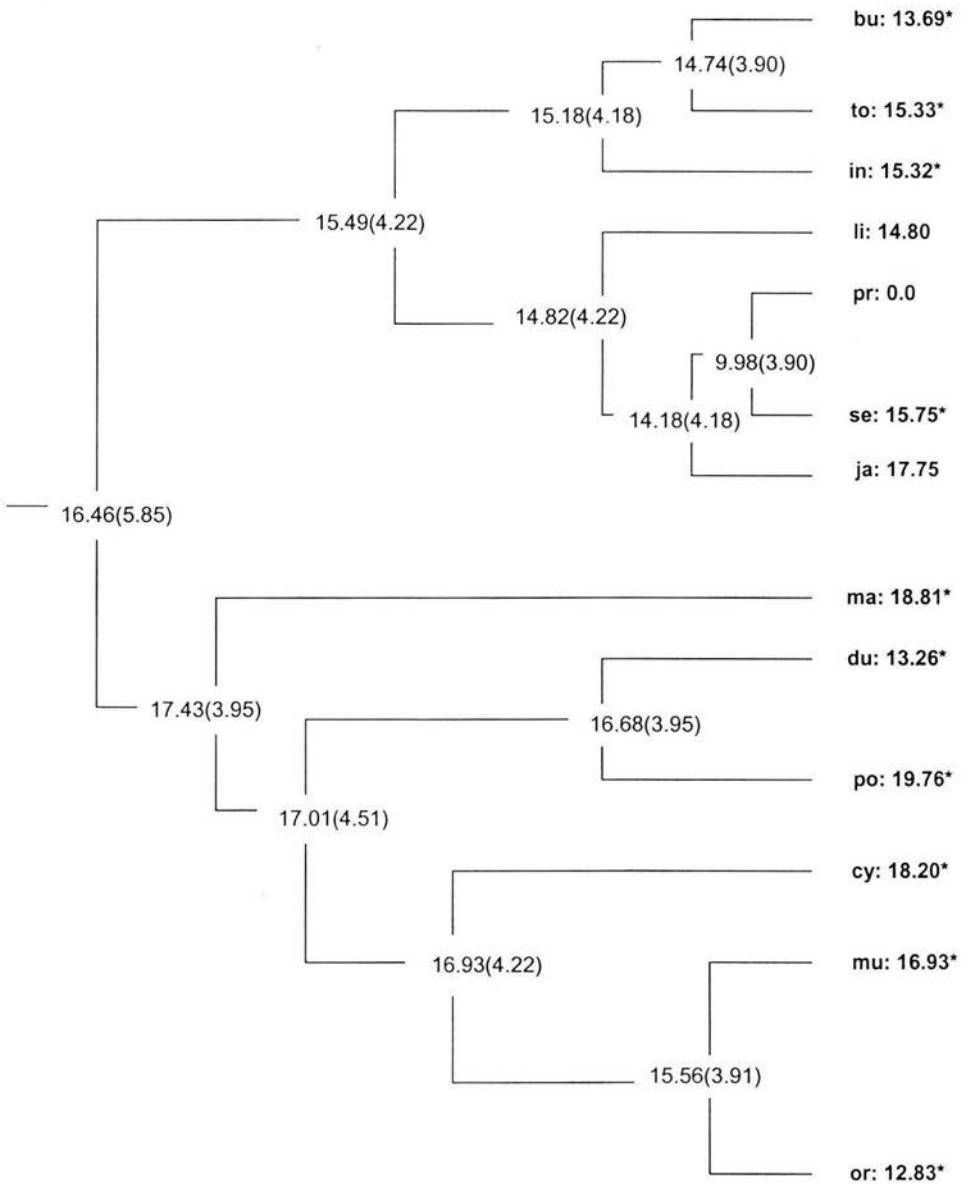


Figura 14 f.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter ancho cabeza machos estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ .

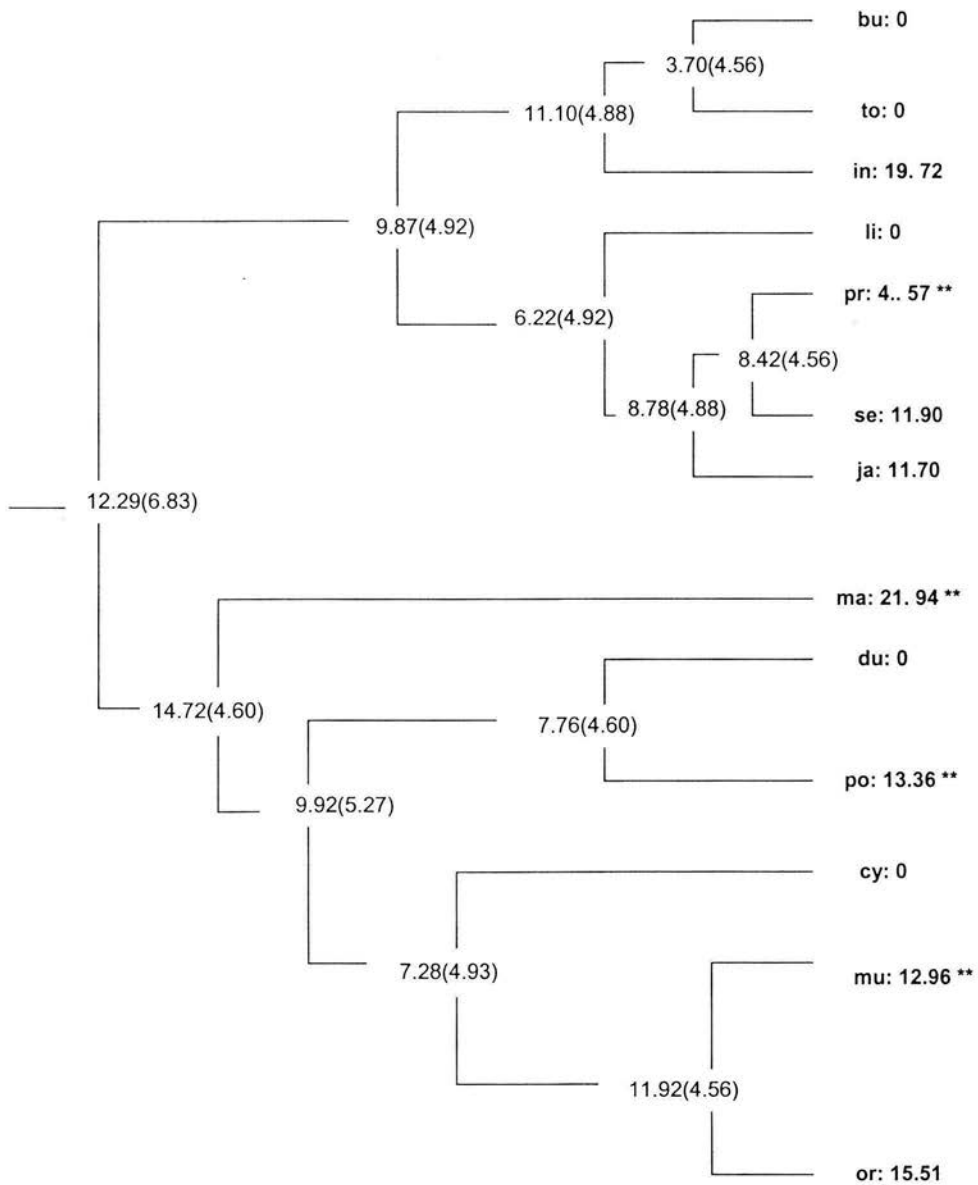


Figura 14 g.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter tamaño de las crías estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.1$ \*\*

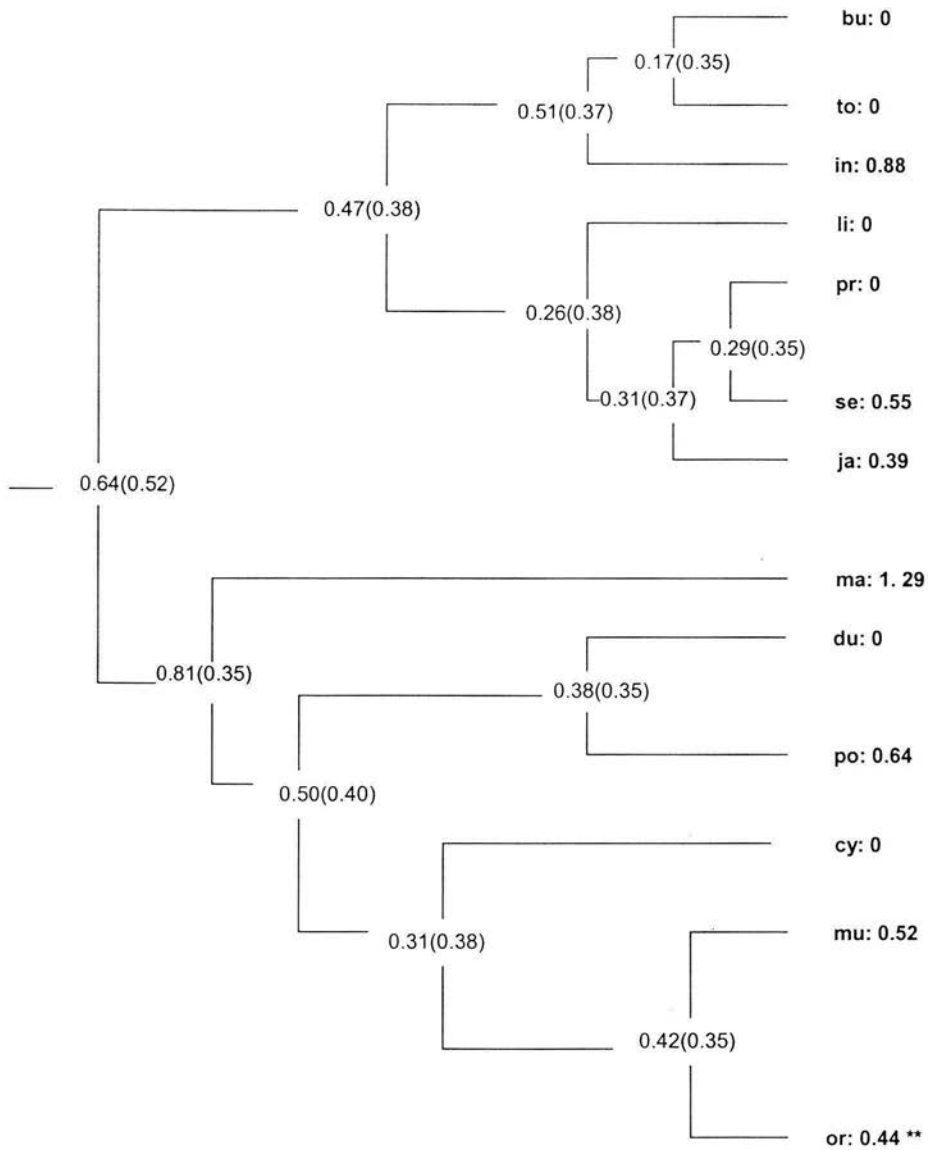


Figura 14 h.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter masa de las crías estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha=0.1^{**}$ .

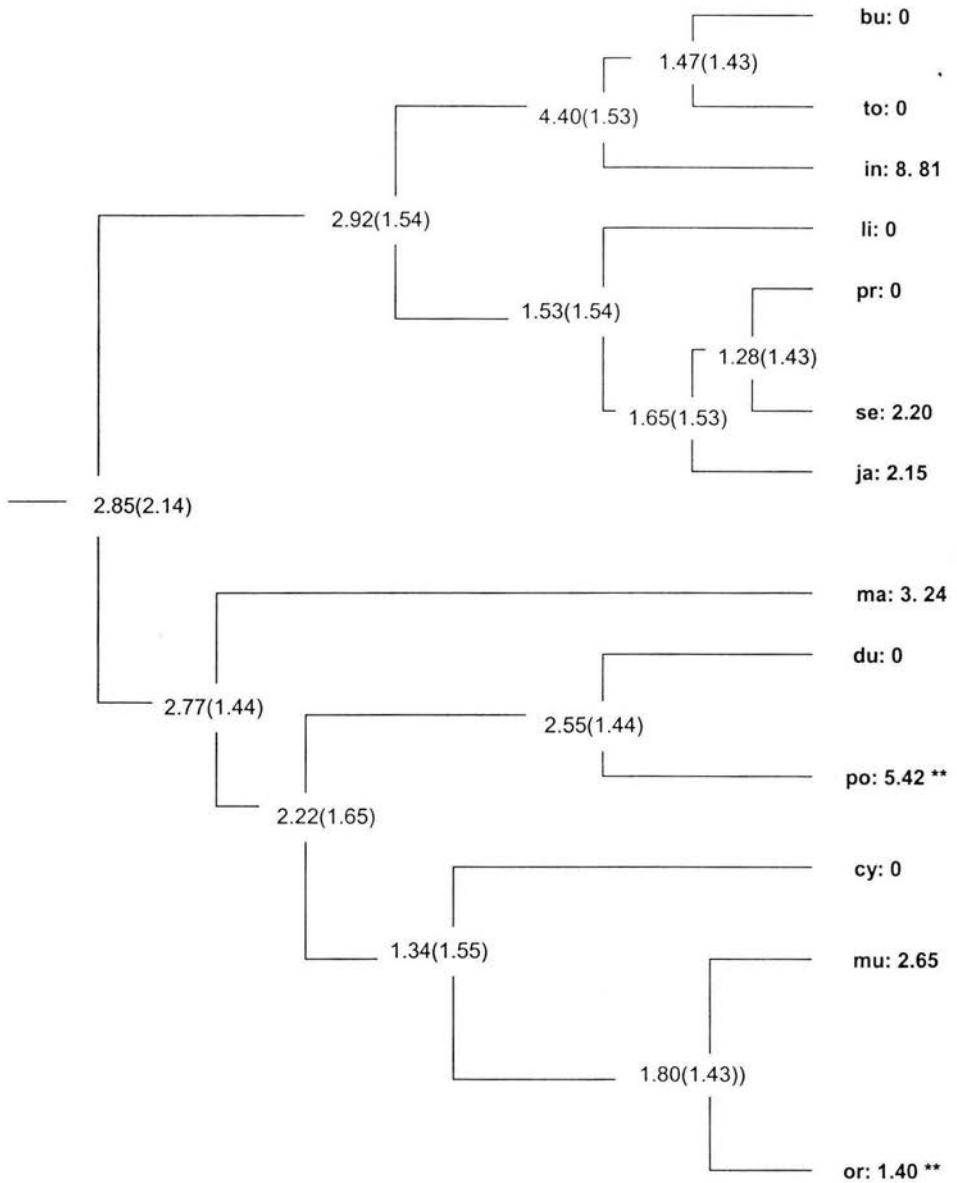


Figura 14 i.- Filogenia del grupo *torquatus* que representa los valores ancestrales para el caracter de la masa total de la nidada estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.1^{**}$ .

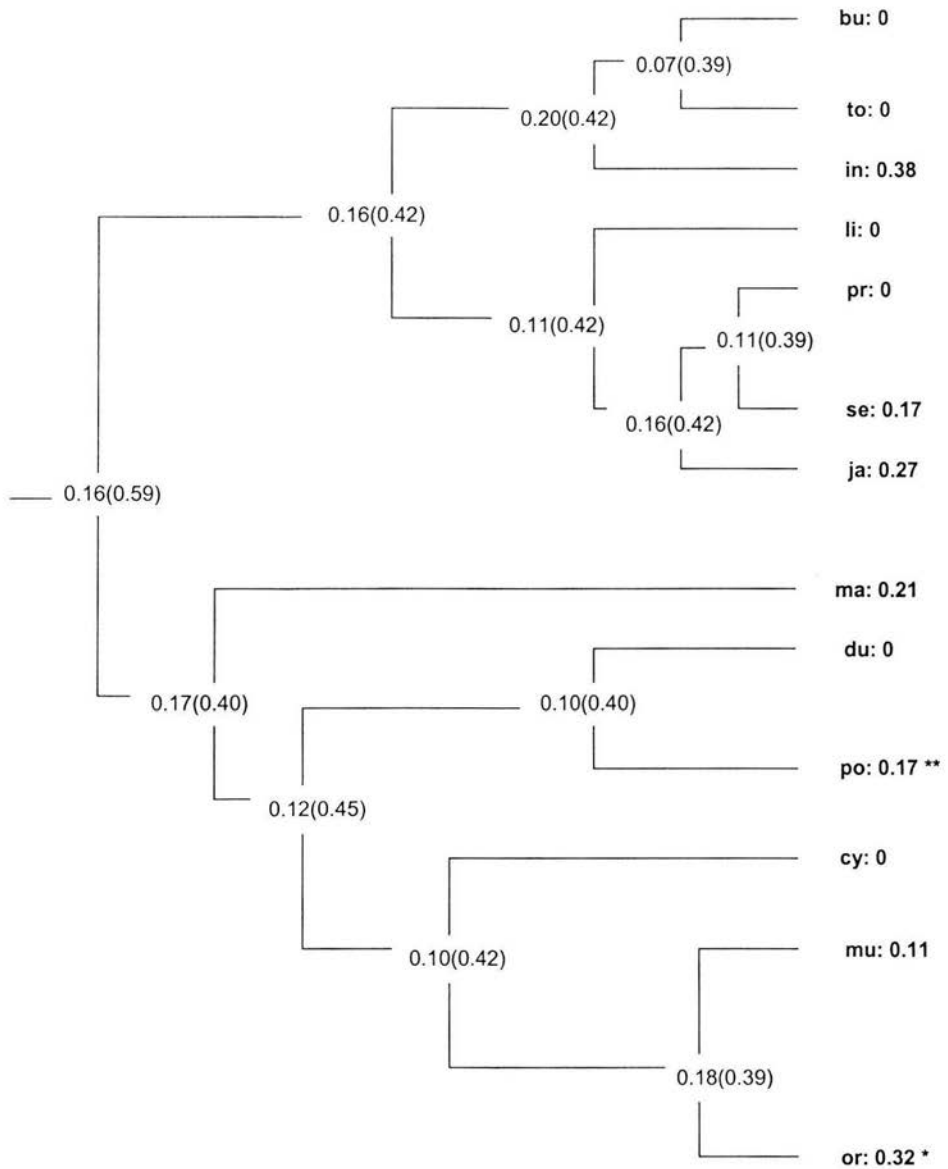


Figura 14 j.- Filogenia del grupo *torquatus* que representa los valores ancestrales para el caracter de la masa relativa de la nidada estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ ,  $\alpha = 0.1^{**}$ .

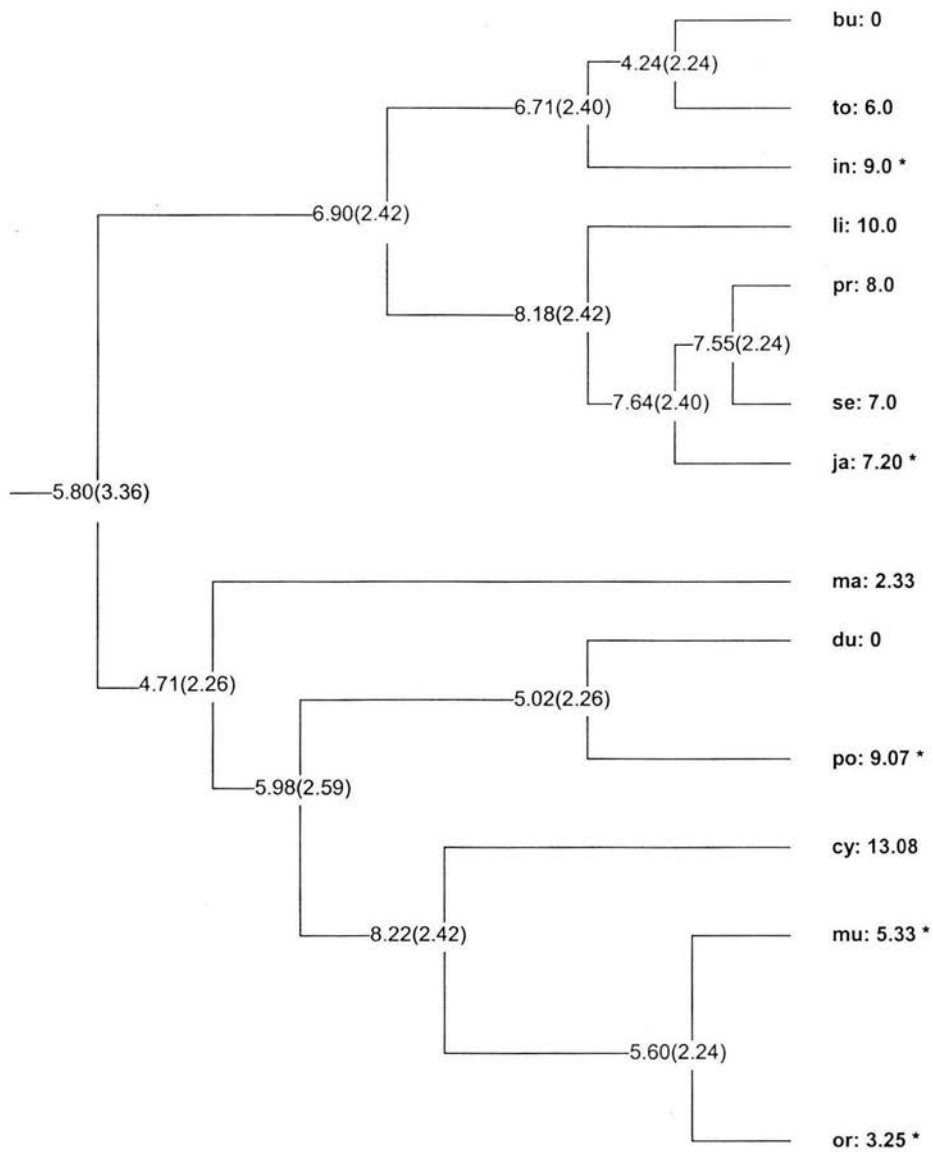


Figura 14 k.- Filogenia del grupo torquatus que representa los valores ancestrales para el caracter tamaño de la camada estimados con el modelo de MLG, con la prueba de Sokal y Rohlf (1995) se obtuvo la significancia para el valor actual,  $\alpha = 0.05^*$ .



Tabla 4. – Niveles de significancia de los doce caracteres de historia de vida de cada especie obtenidos por medio de la prueba t de Student propuesta por Sokal y Rohlf (1995). Esto permite inferir posibles valores adaptativos en los distintos caracteres con respecto a los estados ancestrales,  $\alpha = 0.05^*$ ,  $\alpha = 0.1^{**}$ .

|                | <i>S.bulleri</i> | <i>S.torquatus</i> | <i>S.insignis</i> | <i>S.lineolateralis</i> | <i>S.prezygus</i> | <i>S.semifer</i> | <i>S.sjarrovi</i> | <i>S.maccougalli</i> | <i>S.dugesii</i> | <i>S.poinsetii</i> | <i>S.cyanogenys</i> | <i>S.mucronatus</i> | <i>S.ornatus</i> |
|----------------|------------------|--------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|------------------|-------------------|----------------------|------------------|--------------------|---------------------|---------------------|------------------|
| LHC ♀          | 84.81**          | 92.22**            | 71.32**           | 72.55**                 | 78.98**           | 75.96**          | 75.43**           | 71.21**              | 55.95**          | 85.62**            | 83.90**             | 80**                | 62.41*           |
| Masa ♀         | 18.45**          | 32.63**            | 14.37**           | 9.36                    | -                 | 20.32**          | 13.12**           | 13.30**              | 7.12**           | 25.04**            | 19.90**             | 21.29**             | 6.95             |
| Ancho cabeza ♀ | 14.22**          | 17.54              | 13.54**           | 13.80                   | 10.60**           | 16.74            | 14.70**           | 14.13**              | 11.67            | 18.98**            | 16.61**             | 16.37**             | 11.35*           |
| Número FV      | -                | -                  | 19.72             | -                       | 4.57*             | 11.90            | 11.70             | 21.94*               | -                | 13.36              | -                   | 12.96*              | 15.51            |
| Tamaño crías   | -                | -                  | 0.88              | -                       | -                 | 0.55             | 0.39              | 1.29                 | -                | 0.64               | -                   | 0.52                | 0.44**           |
| Masa crías     | -                | -                  | 8.81              | -                       | -                 | 2.20             | 2.15              | 3.24                 | -                | 5.42*              | -                   | 2.65                | 1.40*            |
| MTN            | -                | -                  | 0.38              | -                       | -                 | 0.17             | 0.27              | 0.21                 | -                | 0.17**             | -                   | 0.11                | 0.32*            |
| MRN            | -                | 6.0                | 9.0**             | 10                      | 8.0               | 7.0              | 7.20**            | 2.33                 | -                | 9.07**             | 13.08               | 5.33**              | 3.25**           |
| Tamaño camada  | 70.05**          | 77.66**            | 73.50**           | 74.45**                 | 80.42**           | 79.00**          | 90.59**           | 90.60**              | 63.32**          | 88.51**            | 87.66**             | 78.68**             | 66.26**          |
| LHC ♂          | 13.97            | 19.95              | 18.41             | -                       | -                 | 14.30            | 25.75             | 23.38                | 8.99             | 27.04              | 27.73               | 22.37               | 8.53             |
| Masa ♂         | 13.69**          | 15.33**            | 15.32**           | 14.80                   | -                 | 15.75**          | 17.75             | 18.81**              | 13.26**          | 19.76**            | 18.20**             | 16.93**             | 12.83**          |
| Ancho cabeza ♂ |                  |                    |                   |                         |                   |                  |                   |                      |                  |                    |                     |                     |                  |

Tabla 5. – Número de caracteres analizados por cada especie del grupo torquatus. † Facilitados por Erick N. Smith de la Universidad de Texas en Arlington

|                | <i>S.bulleri</i> | <i>S.torquatus</i> | <i>S.insignis</i> | <i>S.limeolateralis</i> | <i>S.prezygus</i> | <i>S.serrifer</i> | <i>S.jarrovi</i> | <i>S.macdougalli</i> | <i>S.dugesii</i> | <i>S.poinsetii</i> | <i>Scyanogenys</i> | <i>S.ornatus</i> | <i>S.mucronatus</i> |
|----------------|------------------|--------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|-------------------|------------------|----------------------|------------------|--------------------|--------------------|------------------|---------------------|
| LHC ♀          | 8                | 12                 | 18                | 2                       | 16†               | 5                 | 12               | 6                    | 8                | 45                 | 25                 | 14               | 30                  |
| Masa ♀         | 6                | 11                 | 17                | 2                       | 1                 | 5                 | 7                | 5                    | 8                | 37                 | 18                 | 14               | 24                  |
| Ancho cabeza ♀ | 7                | 11                 | 17                | 2                       | 1                 | 5                 | 9                | 6                    | 8                | 43                 | 23                 | 14               | 30                  |
| Número FV      | -                | -                  | 3                 | 1                       | -                 | 1                 | 3                | 1                    | -                | 7                  | 3                  | 2                | 5                   |
| Tamaño crías   | -                | -                  | 1                 | -                       | 8†                | 1                 | 2                | 2                    | -                | 4                  | -                  | 3                | 3                   |
| Masa crías     | -                | -                  | 1                 | -                       | -                 | 1                 | 2                | 2                    | -                | 4                  | -                  | 3                | 3                   |
| MTN            | -                | -                  | 1                 | -                       | -                 | 1                 | 2                | 2                    | -                | 4                  | -                  | 3                | 3                   |
| MRN            | -                | -                  | 1                 | -                       | -                 | 1                 | 4                | 2                    | -                | 4                  | -                  | 3                | 2                   |
| Tamaño camada  | -                | 1                  | 4                 | 1                       | 2†                | 7                 | 12               | 3                    | -                | 13                 | 7                  | 4                | 6                   |
| LHC ♂          | 12               | 16                 | 12                | 2                       | 4†                | 2                 | 5                | 4                    | 6                | 27                 | 13                 | 22               | 33                  |
| Masa ♂         | 9                | 15                 | 10                | -                       | -                 | 2                 | 5                | 2                    | 6                | 22                 | 12                 | 21               | 22                  |
| Ancho cabeza ♂ | 11               | 15                 | 11                | 2                       | -                 | 2                 | 4                | 4                    | 6                | 26                 | 12                 | 22               | 33                  |

## 8 Discusión

Los métodos comparativos son una herramienta excelente para estudiar la evolución de caracteres, principalmente porque muchas explicaciones evolutivas no pueden ser objeto de experimentación o manipulación. Se considera que la evolución de los caracteres de historia de vida ha sido influida por diversos factores proximales, no obstante, la influencia filogenética también es un factor importante y es necesario considerarla en los análisis comparativos.

Teóricamente, si la elección del hábitat por un individuo reduce su posibilidad de ser depredado, entonces, su probabilidad de éxito reproductivo aumenta. Si la selección natural actúa sobre los individuos en favor de su morfología o su estrategia de forrajeo, entonces, esto puede alterar las estrategias reproductivas de las hembras (Huey y Pianka, 1981; Vitt, 1981; Vitt y Price, 1982; Perry y Pianka, 1997). Sin embargo, es necesario considerar que los caracteres reproductivos están sujetos a diferentes presiones de selección, y que la existencia de disyuntivas entre los caracteres de historias de vida y las adaptaciones ecológicas (p. ej. estrategias de forrajeo y escape) pueden reducir la inversión energética por cada cría, pero aumentar la probabilidad de sobrevivir (Vitt y Price, 1982).

Las especies del grupo *torquatus* son depredadores al acecho, tienen un cuerpo deprimido dorso - ventralmente, son saxícolas y utilizan las grietas entre las rocas para escapar de los predadores. La diferencia entre la media de la MRN del grupo *torquatus* ( $\bar{y} = 0.230$ ,  $\sigma = 0.09$ ,  $n = 7$ ) y la de 82 poblaciones de saurios cazadores al acecho ( $\bar{y} = 0.227$ ,  $\sigma = 0.079$ ) empleadas por Vitt y Price (1982) no es significativa ( $t = -2.158$ ,  $p > 0.05$ ,  $g.l. = 6$ ). No obstante, comparando la media del grupo *torquatus* con la de especies que utilizan las grietas entre las rocas para escapar ( $\bar{y} = 0.260$ ,  $\sigma = 0.087$ ,  $n = 3$ ); *Platynotus semitaeniatus*, *Draco volans* y *Klauberina riversiana*. Se encontró que la MRN fue significativamente mayor en el grupo *torquatus* que en las tres especies que utilizan las grietas para escapar ( $t = -2.504$ ,  $p < 0.05$ ,  $g.l. = 6$ ).

Lo anterior, permite especular que el comportamiento de forrajeo al acecho influye sobre la MRN en las especies del grupo *torquatus*. Ya que se ha

demostrado que las MRN altas están asociadas con el comportamiento de cacería al acecho, y que MRN bajas se relacionan con la estrategia de esconderse entre las grietas (Huey y Pianka, 1981; Vitt, 1981; Vitt y Price, 1982; Perry y Pianka, 1997).

El análisis de contrastes muestra que la correlación evolutiva entre la MRN y la masa de las crías es fuerte. Sin embargo, esta relación no es clara ya que un cambio en el valor de la masa de las crías no tiene asociado un cambio en la MRN (figura 13). Quizá esto se debe a una tercera variable no evaluada en la investigación.

No obstante, dos especies del grupo (*S. poinsettii* y *S. ornatus*) poseen una MRN significativamente diferente de sus ancestros (figura 14 j). Lo que da oportunidad de plantear que en ambas especies la MRN representa un posible valor adaptativo. Habría que comprobar que la MRN es un carácter que responde a factores ambientales (Dunham, 1982) y que dichas especies así responden a alguno de estos.

Generalmente, se considera que el tamaño de la camada es influido por distintos factores como el tamaño de las hembras, el tamaño de las crías al nacer y a las estrategias de forrajeo y escape (Brockelman, 1975; Vitt, 1981; Vitt y Price, 1982; Dunham y Miles, 1985; Roff, 1992; Stearns, 1992). Por tanto, el tamaño de la camada es un carácter sujeto a selección continua.

En este estudio, el promedio del tamaño de la camada de 11 especies del grupo es de  $\bar{y}=7.28$ ; de *S. dugesii* y *S. bulleri* no se encontró información. Los análisis de contrastes muestran que se presenta una correlación fuerte entre el tamaño de la camada y la LHC ♀. Sin embargo, al graficar los contrastes entre estos caracteres la relación resulta espuria (figura 11). Esto puede atribuirse a la variación inherente del tamaño de la camada en las especies del grupo, o incluso a los distintos ambientes en los que se encuentran las poblaciones. En cinco especies se observan diferencias significativas con respecto a los estados ancestrales en el tamaño de la camada: *S. insignis*, *S. jarrovi*, *S. poinsettii*, *S. mucronatus* y *S. ornatus* (figura 14 k). ¿A qué obedecen las diferencias en estas cinco especies?

Se sabe que el tamaño de la camada es un atributo que ha evolucionado en las poblaciones como una adaptación a las condiciones del ambiente y al microhabitat que explotan. Sin embargo, también es un carácter que es influido por las condiciones demográficas y geográficas de las poblaciones (Fitch, 1985). Así, la teoría supone que las especies con distribución amplia – como las del grupo *torquatus* – están sujetas a presiones de selección variadas. Con el conocimiento de que el tamaño de la camada en el género *Sceloporus* no es fijo, como en otros grupos de lagartijas (p. ej. *Anolis* y geckos), suponemos que las diferencias se pueden atribuir a presiones del ambiente.

La correlación evolutiva entre el tamaño de la camada y el tamaño de las crías es débil con los métodos de contrastes y convencional; tabla 2 y figura 12. Inicialmente, se puede especular un trueque entre estos caracteres; conforme aumenta el tamaño de las crías el tamaño de la camada disminuye. No obstante, ambos pueden ser influidos por factores mecánicos como la LHC ♀ y la edad de la hembra (Roff, 1992). El trueque arriba mencionado es considerado central en la teoría de historias de vida (Roff, 1992; Stearns, 1992). Autores como Castilla y Bauwens (2000) consideran que el trueque tiene una relación importante con la MRN.

En este grupo de saurios el dimorfismo sexual es considerado como una condición importante en las relaciones de los organismos a un nivel poblacional. Fitch (1978), estudió las diferencias en las tallas corporales entre hembras y machos de 53 poblaciones del género *Sceloporus*. Encontró que hay poblaciones en las que los machos son un 24% más grandes con respecto a las hembras. No obstante, en otras poblaciones los machos son 12.5% menores que las hembras. Fitch plantea que estas diferencias obedecen principalmente a la estructura social de cada población y a factores ecológicos que influyen sobre las estrategias reproductivas de las poblaciones. Sin embargo, la información sobre los efectos filogenéticos en caracteres indicadores de dimorfismo sexual en este grupo es escasa.

En este estudio, utilizamos dos caracteres que consideramos exhiben dimorfismo sexual: la longitud hocico cloaca (LHC) y el ancho de la cabeza (AC). El estudio de ambos caracteres, desde un punto de vista filogenético, permite

inferir cual ha sido la relación evolutiva de estos caracteres. Así, observamos que la correlación entre la LHC ♀ y el AC ♀ es significativa en los tres modelos utilizados, y que las correlaciones entre los mismos caracteres en los machos no son significativas (tabla 2). Esto permite inferir que la relación entre el tamaño y el ancho de la cabeza, en los dos sexos, ha respondido a distintos factores. El tamaño en las hembras comúnmente está asociado a estrategias reproductivas, pero, en los machos responde a otro tipo de factores como establecimiento y defensa del territorio y dominancia sobre otros individuos (Fitch, 1978). Así pues, los machos desarrollan una serie de comportamientos de agresión pasiva, donde generalmente no hay un contacto físico directo y por tanto presentar tallas grandes beneficia estos despliegues, ya que la presencia del macho se vuelve más evidente.

Algunos de estos comportamientos implican movimientos alternados de la cabeza y el cuerpo hacia arriba y abajo, que sirven para mostrar parches con diseños y coloración vistosos a otros individuos (Martins, 1993). No obstante, en este trabajo la correlación entre el tamaño de los machos y el ancho de sus cabezas no es evidente a partir de estos supuestos. Quizá, sea necesario considerarla desde el punto de vista de la morfología funcional y del sistema de apareamiento de las especies.

Los resultados de la reconstrucción de estados ancestrales muestra, que todas las especies descendientes tienen diferencias significativas con sus ancestros en el carácter LHC (figuras 14 a - b). Sólo cuatro especies no presentan diferencias significativas con sus estados ancestrales en el carácter AC ♀ (figura 14 e). En el caso de los machos (figura 14 f) sólo dos especies no tienen diferencias significativas con respecto a los estados ancestrales. Estos comportamientos en la reconstrucción de ancestros no son claros. Los coeficientes de autocorrelación ( $\rho$ ) son negativos para los cuatro caracteres (LHC ♀= -0.570, LHC ♂= -0.550, AC ♀= -0.890 y AC ♂= -0.430), así como la varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) es muy baja para todos los caracteres (LHC ♀= 0.067, LHC ♂= 0.068, AC ♀= 0.053 y AC ♂= 0.071). Por lo tanto es difícil recurrir a la inercia o a los efectos filogenéticos, para explicar las relaciones entre la LHC y el AC, lo que complica conocer cuál ha sido la ruta que han seguido estos caracteres a lo largo de la filogenia.

Me parece importante mencionar el comportamiento de los resultados en especies como *S. ornatus* y *S. mucronatus*, en los caracteres tamaño y masa de las crías y su relación con la MTN, la MRN y el tamaño de las hembras. Estas son especies hermanas y a pesar de ello, muestran diferencias significativas entre ellas y con su estado ancestral (figuras 14 g – j). *S. ornatus* tiene una distribución más limitada que *S. mucronatus*, lo que la hace una especie interesante para otros estudios.

Intencionalmente, dejé la discusión acerca del método de autocorrelación al final, debido a que todos los caracteres muestran un comportamiento común de escasa autocorrelación y varianza explicada por la filogenia. El método de autocorrelación filogenética calcula el coeficiente de autocorrelación ( $\rho$ ), marcando un intervalo de  $-1$  a  $1$ , el cual indica en qué grado la historia evolutiva del grupo está influyendo sobre el valor del carácter actual. Cuando este valor es bajo, uno puede argumentar que la filogenia del grupo no proporciona la información suficiente para explicar la evolución de un carácter, lo que desde el punto de vista de los análisis filogenéticos es crítico. Sin embargo, dos de los principales factores que llevan a este comportamiento son el tamaño de la muestra y las filogenias pequeñas – menores de 15 especies – (Martins, 1996). Igualmente, Losos (1999) plantea que la ocurrencia de valores de autocorrelación negativos es rara y que en caso de presentarse implicaría que las especies relacionadas a través de una filogenia habrían divergido en sus caracteres fenotípicos en forma simpátrica.

Ryan y Rand (1995, 1999) reconstruyeron los estados ancestrales y analizaron con el método de autocorrelación ocho caracteres morfológicos en distintas especies de ranas. Encontraron que los coeficientes de autocorrelación eran muy bajos e incluso negativos, por tanto que estas especies de ranas cercanamente emparentadas no eran fenotípicamente semejantes.

Los resultados del análisis de autocorrelación en los caracteres de historias de vida de este estudio son muy semejantes a los de Ryan y Rand. Sin embargo, a partir de los resultados obtenidos por las correlaciones de los dos modelos filogenéticos y de los contrastes entre los caracteres se observa que hay correlaciones evolutivas entre algunos de los caracteres. Tal vez sea irreflexivo

suponer que la historia de este grupo no nos diga nada acerca de su morfología, comportamientos y estrategias actuales, pero, es necesario ir más a fondo para afirmar posibles respuestas adaptativas en los caracteres de historias de vida. Esto implica poner atención en los supuestos de trabajo de cada uno de los modelos utilizados, ya sea un modelo convencional o un modelo de análisis filogenético. En este trabajo los resultados de los modelos filogenéticos y el modelo convencional son muy semejantes, por lo que es complicado suponer que unos u otro ponderan o no el uso de las filogenias. No obstante, creo que los análisis comparativos filogenéticos son importantes en biología evolutiva, porque dan la oportunidad de reconsiderar relaciones entre caracteres y a la vez entre especies.

IZT.



U.N.A.M. CAMPUS



## 9 Conclusiones

En este estudio se resalta la necesidad de incluir la información filogenética en los estudios sobre ecología comparativa y evolutiva. La comparación con métodos filogenéticos entre los caracteres de historia de vida de las especies del grupo torquatus, evidencia correlaciones evolutivas entre algunos caracteres y además permite inferir sobre cómo distintos factores ecológicos actúan como presiones de selección en algunos caracteres. Sin embargo, el modelo convencional muestra coeficientes de correlación muy semejantes a los presentados por los contrastes del modelo de Felsenstein (1985). Rickelfs y Stark (1996) mencionan que esta semejanza se debe a que ambos modelos estiman las mismas tendencias de diversificación y emplean información semejante y que los resultados sólo pueden variar cuando dichas tendencias de diversificación son distintas en la historia de los grupos. Por esto considero importante que además de contar con una hipótesis filogenética robusta, es necesario tener información fiable de la ecología de las especies estudiadas. Esto da la oportunidad de comprender los patrones de diversificación en un grupo y también permite realizar mejores interpretaciones sobre los patrones de evolución de los caracteres.

La reconstrucción de estados ancestrales utilizando métodos comparativos filogenéticos da la oportunidad de inferir diversas hipótesis evolutivas. A partir de esto es posible estimar las tasas de cambio en distintos caracteres, una baja tasa de cambio implica una restricción filogenética y una tasa de cambio significativa con respecto al estado ancestral conlleva una posible respuesta adaptativa. Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis propuesta; si la diferencia entre los caracteres en las especies actuales y los estados ancestrales es significativa, entonces se puede considerar a los caracteres de historia de vida como posibles respuestas adaptativas. No obstante, es necesario poner atención a las dificultades asociadas a los modelos. El tamaño de la muestra y el de la filogenia son factores importantes al interpretar los datos.

Todos los caracteres analizados presentan coeficientes de autocorrelación negativos, lo que indica que especies cercanas no necesariamente son similares fenotípicamente y que todas presentan posibles valores adaptativos en los

caracteres evaluados. Estos resultados se deben tomar con cautela, ya que los métodos comparativos filogenéticos tan sólo nos dan la pauta para evaluar el significado funcional de los caracteres como los observamos actualmente, y a partir de esto ir más a fondo en el estudio de cada caracter con posible valor adaptativo.

El uso de las filogenias en los estudios comparativos se ha hecho común. Sin embargo, es necesario recalcar que estos métodos no han sido diseñados para entender el proceso de adaptación de un caracter. Se pueden inferir correlaciones evolutivas y estimar la influencia filogenética y, es importante incluir los métodos estadísticos convencionales y comparar los resultados de ambos métodos. Así, el método comparativo sigue desarrollándose y puede utilizarse para inferir procesos del pasado, a través de los patrones de diversidad en el presente.

## 10 Literatura citada

- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*. 54 (2): 270 – 283.
- Ballinger, R. E. 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology*. 60 (5): 901 – 909.
- Bauwens, D. and Díaz-Uriarte, R. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*. 149 (1): 91 – 111.
- Begon, M. 1985. A general theory of life - history variation. *En Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptative behaviour*. R. M. Sibly y R. H. Smith. Blackwell Scientific Publications.
- Berven, K. A. and Gill, D. G. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist*. 23: 85 – 97.
- Bininda – Emonds, O. R. P. and Gittleman, J. L. 2000. Are Pinnipeds functionally different from fissiped carnivores? The importance of phylogenetic comparative analyses. *Evolution*. 54 (3): 1011 – 1023.
- Brockelman, W. Y. 1975. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *American Naturalist*. 109 (970): 677 – 699.
- Carpenter, 1960. Reproduction in Oklahoma *Sceloporus* and *Cnemidophorus*. *Herpetologica*. 16: 175 – 182.
- Castilla, A. M. and Bauwens, D. 2000. Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Podarcis atrata*. *Copeia*. 2000 (3): 748 – 756.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M. and Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*. 39 (6): 1335 – 1351.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*. 29 (2): 103 – 136.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist*. 38: 209 – 221.
- Downes, S. J. and Adams, M. 2001. Geographic variation in antsnake tactics: The evolution of scent-mediated behavior in a lizard. *Evolution*. 55 (3): 605 – 615.

- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of the life-history phenomena in lizards. *Herpetologica*. 38 (1): 208 – 221.
- Dunham, A. E. and Miles, D. B. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. *American Naturalist*. 126 (2): 231 – 257.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*. 125 (1): 1 – 15.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *The University of Kansas Science Bulletin*. 51 (13): 441 – 461.
- Fitch, H. S. 1985. *Variation in clutch and litter size in new world reptiles*. University of Kansas Publications Museum of Natural History. 76(20): 1 – 72.
- Flores – Villela, O., Kjer, K. M., Benabib, M. and Sites, J. W., Jr. 2000. Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of basal groups of the lizard genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Syst. Biol.* 49 (4): 713 – 739.
- Frumhoff, P. C. and Reeve, H. K. 1994. Using phylogenies to test hypotheses of adaptation: a critique of some current proposals. *Evolution*. 8 (1): 172 – 180.
- Garland, T. Jr., Midford, P. E. and Ives, A. R. 1999. An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method of confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist*. 39: 373 – 388.
- Garland, T. Jr. and Ives, A. R. 2000. Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist*. 155 (3): 346 – 364.
- Goldberg, S. R. 1971. Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Herpetologica*. 27(2): 123 – 131.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harvey P. H. and Purvis, A. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*. 351: 619 – 624.
- Harvey, P. H. and Rambaut, A. 2000. Comparative analyses for adaptive radiations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 355: 1599 – 1605.

- Huey, R. B. and Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62 (4): 991 – 999.
- Hunsaker, D., II. 1959. Birth and litter sizes of the blue spiny lizard *Sceloporus cyanogenys*. *Copeia*. 1959: 260 – 261.
- Lorenzon, P., Clobert, J. and Massot, M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*. 55 (2): 392 – 404.
- Losos, J. B. 1999. Uncertainty in the reconstruction of ancestral character states and limitations on the use of phylogenetic comparative methods. *Animal Behaviour*. 58(6): 1319 – 1324.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Martins, E. 1993. A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *American Naturalist*. 142 (6): 994 – 1018.
- Martins, E. 1994. Estimating the rate of phenotypic evolution from comparative data. *American Naturalist*. 144 (2): 193 – 209.
- Martins, E. 1995. Phylogenies and comparative data, a microevolutionary perspective. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 349: 85 – 91.
- Martins, E. 1996. Phylogenies, spatial autoregression, and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution*. 50 (5): 1750 – 1765.
- Martins, E. 2000. Adaptation and comparative method. *TREE*. 15 (7): 296 – 299.
- Martins, E. and Hansen, T. F. 1996. *A microevolutionary link between phylogenies and comparative data*. In *New uses for new phylogenies*. Harvey, P. H. Leigh Brown, Andrew J., Maynard Smith, J. and Nee, S. editores. Oxford University Press, Oxford.
- Martins, E. and Hansen, T. F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*. 149: 646 – 667.
- Miles, D. and Dunham, A. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Am. Rev. Ecol. Syst.* 24: 587 – 619.

- Morales, E. 1996. *El método comparativo en los estudios de evolución de historias de vida: un ejemplo con el género Tithonia (Asteraceae)*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Morales, E. 2000 a. El método comparativo en ecología vegetal. *Boletín Sociedad Botánica de México*. 66: 37 – 51.
- Morales, E. 2000 b. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution*. 54 (2): 475 – 484.
- Perry, G. and Pianka, E. R. 1997. Animal foraging: past, present and future. *TREE* 12 (9): 360 – 364.
- Pianka, E. R. 1970. On *r*- and *K*- selection. *American Naturalist*. 104: 592 – 597.
- Pianka, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*. 16: 775 – 784.
- Pianka, E. R. 1994. Comparative ecology of *Varanus* in the Great Victoria Desert. *Australian Journal of Ecology*. 19: 395 – 408.
- Pianka, E. R. 1995. Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *American Naturalist*. 146 (3): 398 – 414.
- Ryan, M. J. and Rand, A. S. 1995. Female responses to ancestral advertisement calls in túngara frogs. *Science*. 269: 390 – 392.
- Ryan, M. J. and Rand, A. S. 1999. Phylogenetic influence on call preferences in female túngara frogs (*Physalaemus postulosus*). *Animal Behaviour*. 57: 945 – 956.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall Inc., New York.
- Ruby, D. E. and Dunham, A. E. 1984. A population analysis of the ovoviparous lizard *Sceloporus jarrovi* in the Pinaleno mountains of the southeastern Arizona. *Herpetologica*. 40 (4): 425 – 436.
- Rickelms, R. E. and Starck, J. M. 1996. Applications of phylogenetic independent contrast: a mixed progress report. *Oikos*. 77: 167 – 172.
- Sessions, S. K. and Larson, A. 1987. Developmental correlates of genome size in plethodontid salamanders and their implications for genome evolution. *Evolution*. 41: 1239 - 1251.
- Simon, C. A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology*: 56(4). 993 – 998.

- Simon, C. A. and Middendorf, G. A. 1976. Resource partitioning by an iguanid lizard: Temporal and microhabitat aspects. *Ecology*. 57: 1317 – 1320.
- Sites, J. W. Jr., Archie, J. W., Cole, C. J. and Flores-Villela, O. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 213: 1 – 110.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York. p.p. 227 – 229.
- Stearns, S. C. 1983. The impact of size and phylogeny on patterns of covariation in the life-history traits of mammals. *Oikos*. 41: 173 – 187.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist*. 123 (1): 56 – 72.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Tinkle, D. W., Wilbur, H. M and Tilley, S. G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*. 24: 55 – 74.
- Vitt, L. J. 1981. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist*. 117 (4): 506 – 514.
- Vitt, L. J. and Price, H. J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*. 38 (1): 237 – 255.
- Wiens, J. J. and Reeder, T. W. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs*. 11: 1 – 101.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press. EUA.

## 11 Apéndice

**MZFC:** *Sceloporus bulleri* 6775, 6776, 6776-2, 6778, 6787, 6788-2; *S. insignis* 10922, 10923, 10924, 10927, 10928, 10929, 10930, 10931, 10932, 10934, 10935, 10936, 10937, 10938, 10940, 10942, 10944, 10945, 10946; *S. lineolateralis* 5471, 5471-2, 6658, 6661; *S. serrifer* 2383; *S. jarrovi* 5522, 5849, 6255, 8504, 8506; *S. macdougalli* 7015, 7016, 7018, 7019, 7020, 7021, 7022, 7024, 7025, 7271; *S. poinsetii* 5445, 5753, 6653, 11203, 11204, 11205, 11236, 11249, 12841, 12860, 12861, 12862, 12864, 12984;

*S. cyanogenys* 5033, 8506; *S. mucronatus* 109, 110, 112, 158, 159, 160, 185, 186, 187, 189, 356, 356, 525, 3205, 3205-2, 3205-3, 3205-4, 3205-5, 3293-2, 3232, 3293, 3314, 3332, 3338, 3351, 3461, 3474, 3477, 4793, 4794, 4818, 4819, 579, 6843, 6844, 7355, 4819-2, 4819-3; *S. ornatus* 11230, 11231, 11232, 11233, 11234, 11239, 11242, 11244.

**TNHC:** *S. ornatus* 5096, 11238, 11240, 11241, 11243, 57097, 22561, 22565, 22567, 22568, 22572, 22573, 22576, 22577, 22578, 22579, 22580, 22582, 30232, 33497, 33498, 33499, 33500, 57095, 57098; *S. mucronatus* 32825, 32827, 32828, 32829, 32830;

*S. cyanogenys* 4608, 4609, 4610, 23086, 23087, 29979, 30238, 30306, 30307, 30311, 30314, 30315, 30316, 30318, 30319, 30328, 33487, 33488, 33489; *S. poinsetii* 244, 6988, 7045, 8824, 12638, 12699, 12708, 12749, 12757, 12774, 12775, 12874, 12875, 12882, 12959, 12988, 13541, 13542, 20527, 22553, 22555, 22556, 28086, 29980, 30109, 30229, 30477, 30483, 30614, 30258, 30478, 30494, 32429, 32430, 32431, 32432, 32433, 32585, 32901, 32902, 32904, 33460, 33461, 33464, 33466, 35300, 35301, 46311 48524, 49224, 49228, 49229, 49802, 49803, 50412, 53734; *S. dugesii* 27477, 27478, 27479;

*S. jarrovi* 15334, 16760, 16761, 16785, 34906, 34907, 34908, 34909; *S. serrifer* 2382, 29701; *S. torquatus* 26611, 30172, 30385, 30397, 30398, 30401, 30402, 30416, 30419, 30420, 30421, 30422, 30423, 30426, 30431, 30452, 30456, 30472.

**CNAR-IB:** *S. ornatus* 7674, 7674-2, 7674-3; *S. mucronatus* 4442, 4443-2, 4443-3, 4443-4, 4444-2, 4444-3, 4444-5; *S. cyanogenys* 4590-2, 4593-5, 4594-7, 4699, 4699-4, 4699-5, 4742, 4743, 4743-2, 4743-5, 4743-8, 4743-6, 4743-9, 4743-10, 4743-14; *S. dugesii* 2750, 2750-7, 2750-8, 5792-4, 5878, 5878-4; *S. serrifer* 1126, 6931;



**S. insignis** 3180, 5230, 5230-2, 5230-9, 5230-10; **S. torquatus** 1857, 2813, 3805, 3805-3, 4316, 4020, 4321, 5127.

**CAS: S. mucronatus** 82014, 103433, 135722, 143871, 143872, 169567, 169570, 169571, 16974, 169575, 169593, 169594, 169595, 169596; **S. dugesii** 97252, 97254, 97255, 97256, 100222; **S. serrifer** 163866, 163914; **S. insignis** 165283, 165286, 165287, 165288; **S. bulleri** 114885, 114887, 114888, 114890, 114891, 140363, 159352, 159353, 160213, 160214, 160215, 169640.

MZFC= Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias – UNAM.

TNHC= Texas Natural History Collections – University of Texas at Austin.

CNAR-IB= Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología – UNAM.

CAS= California Academy of Sciences.