

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

“Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS (AMBIENTAL)

P R E S E N T A

IVAN VLADIMIR RUBIO PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. EDUARDO MORAN GUILLAUMIN

MÉXICO, D. F. MAYO 2005



COORDINACIÓN

m. 344645



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.



## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo reocacional.

NOMBRE: Ivan V. Rubio Pérez

FECHA: Mayo 2005

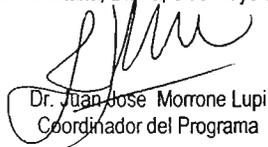
FIRMA: Ivan VRP

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de abril del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Rubio Pérez Iván Vladimir** con número de cuenta **94529236** con la tesis titulada: "**Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético**", bajo la dirección del(a) Dr. Eduardo Morales Guillaumin.

Presidente:	Dr. Aurelio Ramírez Bautista
Vocal:	Dr. Oscar Flores Villela
Secretario:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin
Suplente:	Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea
Suplente:	Dra. María del Coro Arizmendi

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 3 de mayo del 2005

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## Agradecimientos

Este trabajo se llevo a cabo gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT - 182143), y de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El desarrollo de este trabajo maduró con la práctica de los últimos años: del contacto con profesores, compañeros de clase y amigos con los que comparto el interés por el estudio de la herpetofauna. Parte de esta investigación ha sido gracias a sugerencias que me hicieron, quizás sin darse cuenta.

El Dr. Eduardo Morales me otorgó todo su apoyo desde el inicio, respondió todas mis preguntas y sus respuestas dieron origen a más dudas e ideas que con el tiempo tomaran forma. Gracias por toda la ayuda que condujo al término de esta tesis.

Las Dras. María del Coro Arizmendi e Irene Goyenechea y los Drs. Oscar Flores y Aurelio Ramírez aportaron valiosas observaciones, sin ellas este trabajo estaría incompleto. Agradezco toda su ayuda e interés por mi investigación.

Asimismo, agradezco el apoyo de distintas personas que estuvieron vinculadas a lo largo de este trabajo. El Dr. Jack W. Sites Jr. y su estudiante Jonathan Marshall me recibieron durante una estancia en la Universidad de Brigham Young, sus comentarios me dieron más claridad en las primeras fases del proyecto. La Dra. Helga Ochotorena y el Dr. Victor Hugo Reynoso me dieron sugerencias y ayudaron a la obtención de la filogenia que aquí presento. El Dr. Fausto Méndez me facilitó información importante que permitió completar el trabajo. También agradezco al Dr. Oswaldo Hernández su disposición para ayudarme a obtener información bibliográfica y ejemplares, además de sus comentarios en el primer trabajo de campo que realice en el Parque Nacional de Zoquiapan. La Dra. Elizabeth Arévalo me proporciono información que ayudo a ubicar algunas de las localidades de estudio. El Dr. Héctor Gadsden mostró interés en este trabajo y facilitó el uso de información de su libreta de campo. Gracias.

Durante mi estancia en el posgrado conocí mucha gente que retroalimentó y propició nuevas ideas, particularmente, mis compañeros de generación y profesores en la Facultad de Ciencias y en los Institutos de Ecología y Biología, son invaluable los momentos de clase y las charlas de pasillo que hubo con ustedes.

De manera especial agradezco la invaluable ayuda y amistad de Angela Ortega, Isaac Rojas, Gastón Zamora y Jaime Zuñiga. Todos sus comentarios y ayuda en el trabajo de campo, y análisis de la información hicieron muy ameno este proyecto, y seguramente así seguirán siendo los tiempos que vienen.

Con este trabajo concluyo los estudios en la Maestría de Ciencias Biológicas en el Instituto de Ecología, UNAM. Agradezco a todas las personas que hicieron posible mi estancia en este posgrado. Al Dr. Juan Núñez y al Biól. Jesús Vargas que me facilitaron material de trabajo para las salidas al campo, y un espacio de trabajo en el laboratorio de Genética Ecológica y Evolución. A Caro, secretaria de la coordinación en el Instituto de Ecología, a los Drs. Alfonso Valiente y Rodolfo Dirzo, coordinadores durante mi estancia en el Instituto. A todas las personas en la coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas.

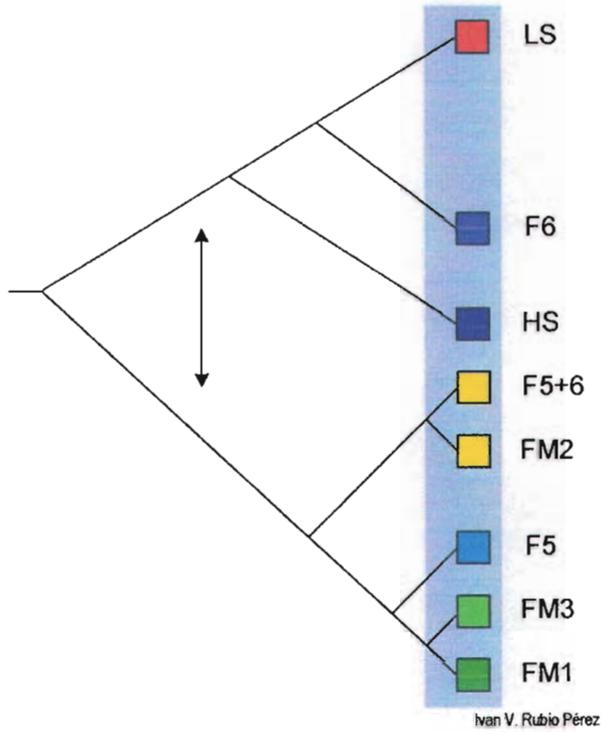
También quiero agradecer a la UNAM la formación intelectual que me ha otorgado, es una de las partes más importante que da equilibrio a la vida que me moldea.

Mis padres han jugado un papel muy importante en mi formación, nunca frenaron mis locas y singulares inquietudes, y en cambio las promovieron. Mis hermanos han sido cómplices de las más diversas aficiones, sin su influencia, no hubiera desarrollado algunos de mis intereses, con este trabajo espero dejar una pequeña huella en todos ustedes.

Georgina das equilibrio a mi vida, de ti he aprendido lo que es paciencia y eso a motivado muchas de mis ideas, contigo revivo día a día.

Nohemi, Penélope, César, Fabricio, una amistad tan singular persevera en el tiempo, a todos les guardo un aprecio muy especial.

**“Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético”**



## ÍNDICE

Resumen .....	2
Abstract .....	2
Introducción General.....	3
Capítulo I. Ecomorfología y uso del hábitat .....	7
Resumen .....	7
Abstract .....	7
Introducción .....	8
Objetivos .....	12
Hipótesis.....	12
Métodos.....	12
Descripción de las razas cromosómicas de <i>Sceloporus grammicus</i> .....	14
Caracterización del uso del hábitat.....	16
Análisis de los caracteres morfológicos.....	19
Análisis de correlación canónica (ACC).....	19
Resultados .....	20
Uso del hábitat.....	20
Morfología.....	22
Análisis de correlación canónica (ACC).....	23
Discusión.....	23
Capítulo II. Análisis comparativos filogenéticos .....	25
Resumen .....	25
Abstract .....	25
Introducción .....	26
Contrastes Filogenéticamente Independientes .....	28
Autocorrelación Filogenética .....	30
Objetivos .....	33
Hipótesis.....	33
Métodos.....	34
Caracteres morfológicos y reproductivos.....	34
Filogenia del complejo <i>Sceloporus grammicus</i> .....	34
Análisis comparativos filogenéticos.....	35
Resultados .....	35
Discusión .....	40
Discusión General .....	43
Conclusiones .....	49
Literatura citada.....	50
Apéndice 1.....	57

## Resumen

Los estudios ecomorfológicos evalúan el significado funcional de distintos caracteres morfológicos y las causas ecológicas que generan diferencias entre poblaciones o especies. Por tanto, una forma de analizar estas diferencias es mediante análisis comparativos, que permitan explicar desde un punto de vista ecológico - evolutivo los cambios morfológicos y la relación de estos con el hábitat que explota cada especie. En este trabajo se estimaron diez caracteres morfológicos, y tres reproductivos, además se caracterizó la estructura del hábitat de las ocho razas cromosómicas (cada una representada por una población) que integran al complejo *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae). Mediante métodos estadísticos multivariados (MEV) y métodos comparativos filogenéticos (MCF) se evaluaron el diseño morfológico de cada raza y la relación de éste con la estructura del hábitat, lo que permitió inferir valores adaptativos de los caracteres considerados. Así, se observó que el diseño de las extremidades responde a la estructura del hábitat, lo que permitió separar al complejo de razas en dos grupos: terrestres y arborícolas. Asimismo, y aunque existen diferencias en el diseño de las cabezas, éste no está determinado por las variables ambientales, por lo que considero que otras variables como el comportamiento y la alimentación promueven dicha variación. Por otro lado, los caracteres reproductivos reflejan la existencia de una disyuntiva entre ellos, lo que corrobora los planteamientos de la teoría de historias de vida. Los resultados de los MEV y los MCF son consistentes, y permiten concluir que los patrones morfológicos y reproductivos observados en los niveles taxonómicos superiores se conservan por debajo del nivel de especie.

## Abstract

Ecomorphological studies evaluate the functional meaning of morphological traits and the ecological causes that generate differences among populations and traits. Therefore, one way to analyze those differences is through comparative methods that bring an evolutionary - ecology perspective of the changes between the morphology and the habitat use of the species. In this work ten morphological and three reproductive traits were estimated, also the habitat structure of the eight chromosomal races (one population for each race) included in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae). For each race the relationship between the morphological design and habitat structure was estimated through multivariate statistical analysis (MSA) and phylogenetic comparative methods (PCM), with this information is possible to infer adaptative values of the traits. The legs designs are related with the habitat structure, and is possible to separate the races in two groups; terrestrial and arboreal. As well, the heads designs are not related with the habitat structure, therefore other environmental variables (e.g. behavior, feeding) are involved with the heads designs. On the other way, the relationship between the three reproductive traits shows the existence of a trade-off. The results of the MSA and PCM are consistent, and is possible to conclude that some morphological and reproductive patterns are preserved at population level.

## Introducción General

Comprender el diseño morfológico de los organismos y la forma en que se desempeñan en el ambiente que explotan ha sido un tema recurrente en la biología evolutiva, de hecho la extraordinaria relación entre el diseño de los seres vivos y las circunstancias en que viven fue usada como evidencia divina. Por ejemplo, William Paley en *Natural Theology; or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity* (1809): “*The marks of design are too strong to be got over. Design must have had a designer. That designer must be have been a person. That person is God*”. Por otro lado, la teoría evolutiva propuesta por Lamarck suponía que los órganos se adquieren o se pierden por uso o desuso, y los caracteres adquiridos por los seres vivos son heredados por sus descendientes (ver Filosofía Zoológica 1809). Posteriormente, Darwin (1859) formuló una teoría puramente materialista, y aunque aceptó algunos de los supuestos lamarckistas, evitó interpretaciones metafísicas, en particular el impulso interno hacia la perfección (Bowler 1985).

El mecanismo fundamental de la teoría darwinista es la selección natural; que es un proceso que resulta de diferencias consistentes (no producidas por azar) en supervivencia y reproducción entre los individuos de una población, donde es necesario que existan tres condiciones: 1) variación de un mismo carácter entre los individuos, 2) relación consistente entre dicho carácter y en la adecuación del organismo que lo presenta, y 3) que dicho carácter sea heredado (Núñez-Farfán 1993). Asimismo, y aunque la selección natural no es el único mecanismo para explicar las respuestas adaptativas, ha sido considerado como el proceso más importante para explicar el cambio evolutivo de las poblaciones (Williams 1992).

Inicialmente, la teoría de evolución por selección natural fue cuestionada, sobretudo por la dificultad de demostrar experimentalmente que la selección pudiese producir un cambio significativo en una especie. Pero el posterior desarrollo de la genética mendeliana, la taxonomía y la ecología, entre otras, ha generado un mayor poder explicativo sobre el significado de la relación entre los organismos y el ambiente, y entonces dar mayor soporte a las interpretaciones sobre las respuestas adaptativas de los organismos (Harvey & Pagel 1991).

Así pues, a niveles taxonómicos superiores (clase, orden, familia) la relación entre el diseño fenotípico (p. ej. atributos morfológicos, fisiológicos o reproductivos) de los organismos y su ecología es evidente. Un ejemplo clásico es el de las extremidades en la clase Mammalia, que han evolucionado de un estado primitivo hacia nuevos diseños; como las alas en los murciélagos, aletas en distintas especies marinas, extremidades largas para la carrera en varios herbívoros y carnívoros, entre otros (Aerts *et al.*, 2000). No obstante, a niveles taxonómicos inferiores (género o especie), la escasa variación fenotípica entre los organismos y su ecología causa que la relación entre ambos sea menos clara. Se ha planteado que la diversidad de diseños morfológicos está relacionada con la radiación ecológica de los grupos (p. ej. el tipo de alimento, las estrategias de escape o forrajeo, el uso del hábitat), y que por tanto es dependiente del grupo taxonómico (Aerts *et al.*, 2000).

Por ejemplo, las adaptaciones morfológicas asociadas al tipo de alimento de los cíclidos en el lago Tanganyika, demuestran que estas especies de peces han divergido desarrollando especializaciones morfológicas en el complejo mandibular, relacionadas con el tipo de alimento que consume cada especie (Coulter 1991). Asimismo, los pinzones en las Islas Galápagos presentan diferencias morfológicas del pico, asociadas al tipo de

alimento y del canto (Schluter *et al.*, 1985; Grant & Grant 1997). Por otro lado, también se ha observado falta de relación entre la morfología y la dieta en aves de praderas (Wiens & Rotenberry 1980), y entre morfología y la estructura del microhábitat en las lagartijas del género *Liolaemus* (Schulte *et al.*, 2004). Igualmente, y mientras que el uso del hábitat ha conducido a diversas respuestas adaptativas en las lagartijas del género *Anolis*, al grado de formar diferentes ecomorfos (Losos 1990 a, b; 1995), en los saurios de la familia Lacertidae no se advierten variaciones en función de las distintas condiciones ambientales en las que se encuentran las especies (Arnold 1989).

Por tanto, la correlación significativa entre algún atributo morfológico y el hábitat que explotan los organismos permite advertir evidencias de respuestas adaptativas; no obstante, la fuerza de esta relación no implica que tal respuesta haya surgido por selección natural, ya que existen otras variables que pueden afectar la relación entre los atributos de interés y confundir las interpretaciones entre dicha relación. En cambio, la falta de correlación entre el diseño de los organismos y su hábitat, puede reflejar 1) la ausencia de una respuesta adaptativa, 2) que esta respuesta está *oculta* para las herramientas analíticas utilizadas, 3) que no hay una respuesta hacia las condiciones ambientales actuales o 4) que existen estrategias de comportamiento que limitan la variación de otros caracteres fenotípicos (Aerts *et al.*, 2000).

Por lo que es necesario recurrir a análisis que permitan realizar interpretaciones robustas acerca de la relación entre hábitat y diseño. De modo que estudiar desde una perspectiva ecológica y evolutiva las relaciones entre ambos, da la oportunidad de inferir el origen y las consecuencias de las diferencias entre especies, y proponer posibles valores adaptativos en el diseño de los organismos. La ecomorfología se enfoca en estudiar dicha relación, y alrededor de ella se han desarrollado herramientas analíticas para evitar interpretaciones adaptacionistas.

Particularmente, en distintos grupos de lagartijas se ha demostrado que la anatomía de las extremidades y la cabeza está relacionado con la forma en que utilizan el hábitat (Vitt 1981; Arnold 1998). Así pues, especies que invierten mucho tiempo en zonas abiertas y alejadas de coberturas rocosas o vegetales, presentan extremidades posteriores alargadas en relación con su longitud hocico cloaca (corredoras), en cambio las especies que utilizan las grietas entre las rocas para ocultarse (saxícolas) o desplazándose en las ramas de los árboles (arborícolas) tienen extremidades cortas. Asimismo, se ha observado que los saurios saxícolas tienen el cuerpo aplanado dorso – ventralmente, y que los arborícolas llegan a presentar estructuras asociadas a los dedos o garras diseñadas para escalar (Irschick & Garland 2001; Arnold 1998; Zani 2000). Por tanto, podría inferirse que la selección natural ha actuado favoreciendo los diseños morfológicos que tienen un mayor desempeño, y consecuentemente maximizan la adecuación de los organismos.

Comparar las diferencias morfológicas, reproductivas y uso del hábitat entre poblaciones de una especie permite abordar desde una perspectiva microevolutiva los patrones y procesos del diseño fenotípico (Herrel *et al.*, 2001 a). Una forma de aproximarse al estudio de la evolución del diseño fenotípico, es utilizando la perspectiva de los métodos comparativos filogenéticos (MCF; *sensu* Harvey & Pagel 1991). Aunque los métodos comparativos han sido una herramienta utilizada comúnmente en la biología, actualmente, éstos incorporan la información filogenética del grupo de estudio a los análisis estadísticos, y en conjunto permiten elaborar predicciones más precisas acerca de la evolución de caracteres.

Los MCF consideran los siguientes supuestos: 1) que se conocen las relaciones filogenéticas de las especies bajo estudio y que las longitudes de las ramas de la filogenia reflejan las tasas de cambio en las especies, 2) que la variación intraespecífica es insignificante con respecto a la variación interespecífica, 3) que la evolución de los caracteres puede ser descrita por medio del modelo del movimiento browniano y 4) que no existe independencia estadística ni biológica entre un grupo de especies, debido a que tienen relaciones jerárquicas con otros taxa y por tanto ancestros comunes (Harvey & Pagel 1991; Harvey & Purvis, 1991; Martins 1994). Sin embargo, Martins (2000) discutió sobre el uso erróneo de los MCF al no respetar algunos de estos supuestos, lo que llevaría a interpretaciones erróneas acerca de la evolución de los caracteres.

Si además de contar con una hipótesis filogenética de las especies, se han evaluado atributos conductuales, reproductivos, morfológicos y el hábitat que explotan, es posible realizar predicciones más robustas acerca de los patrones y procesos que moldean dichos caracteres. Por ejemplo, Martins (1993) evaluó por medio de los MCF la influencia de la talla y la adopción del estilo de vida arbórea sobre el comportamiento de despliegues en 42 especies de *Sceloporus*. Sus resultados sugieren que no existe influencia de la talla ni del estilo de vida, y que los distintos componentes de los despliegues han evolucionado en conjunto.

Los MCF permiten realizar comparaciones para variables discretas y continuas. En el caso de las primeras, se utilizan para evaluar transiciones de un carácter a otro (p. ej. presencia – ausencia, o un valor asignado a un carácter cualitativo). Esto puede ser utilizado para identificar convergencias o evolución paralela de caracteres. Ridley (1983) desarrolló un método que permite detectar los patrones en la evolución de los caracteres, pero no necesariamente la dirección del cambio a lo largo de una filogenia (Harvey & Pagel 1991). Maddison (1990) propone un método que identifica las zonas de una filogenia donde se concentran los cambios de un carácter o varios, y con esto, reconocer la evolución independiente de un carácter, o si existe una variable causal del cambio.

Los métodos para el análisis de variables continuas, permiten estimar la distribución de la varianza de un carácter en distintos niveles taxonómicos. Clutton-Brock & Harvey (1977) y Harvey & Clutton-Brock (1985) propusieron un método que basado en análisis anidados de la varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés), fracciona la varianza total entre las especies en componentes que representan cada uno de los niveles taxonómicos (niveles anidados). Así, se obtendría una variación asociada al nivel de clase, orden, familia o género (ver Harvey & Pagel 1991, pag. 123).

Felsenstein (1985) propuso el primer modelo estadístico que utiliza las filogenias para el análisis de caracteres continuos. El modelo se denomina Contrastes Filogenéticamente Independientes (CFI). Felsenstein, 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 las 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 & Pagel 1991; Garland & Ives 2000; Morales 2000).

Por otro lado, Cheverud *et al.*, (1985) describen un método que utiliza modelos de autocorrelación lineal (ver Cavalli-Sforza & Edwards 1967; Sokal & Oden 1978), para fraccionar el valor de un carácter fenotípico en sus componentes filogenético y específico. Este método incluye en sus análisis la filogenia del grupo de estudio, y por medio de él se infiere la proporción de la varianza de un carácter asociada a la filogenia o la que es resultado de evolución independiente. Diniz-Filho & Mundim (2002), utilizaron este método para evaluar la relación entre la distribución y la talla de los carnívoros terrestres. Sus resultados muestran que existe un patrón filogenético en la talla, pero no en la distribución. Diniz-Filho & Mundim (2002) destacan la importancia de utilizar los MCF para estudiar procesos evolutivos asociados a información macroecológica.

Considerar la perspectiva filogenética en los análisis comparativos mejora el entendimiento del origen, la evolución y los mecanismos que han fijado un carácter. ¿Cómo aparecen nuevas especies?, ¿cómo estas especies adquieren características que les permiten persistir en los ambientes que ocupan? Considero que la perspectiva de los MCF y los estudios sobre la ecomorfología a nivel intraespecífico dan la oportunidad de abordar éstas preguntas. Por naturaleza la biología evolutiva es una ciencia inferencial, pero al contar con información de distintos orígenes es posible realizar conclusiones robustas.

En el presente trabajo se realizó un estudio comparativo filogenético de la morfología, reproducción y uso del hábitat de ocho poblaciones de *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae), distribuidas en el centro de México. El principal supuesto es que en cada población, las demandas ecológicas son distintas, lo que produciría variaciones en caracteres semejantes. A este análisis se incorporara la filogenia propuesta por Arévalo *et al.*, (1994) para los ocho citotipos (razas cromosómicas) del complejo *S. grammicus*.

Este trabajo se estructura en dos capítulos: 1) Ecomorfología y uso del hábitat. En cada población se estimó la relación entre la morfología y el ambiente, y esto se realizó por medio de análisis estadísticos multivariados y permitió evaluar si existen respuestas diferenciales de cada una de las razas, y proponer posibles valores adaptativos para análisis posteriores. La información para esta parte del estudio se obtuvo de ejemplares depositados en colecciones científicas y trabajo de campo; 2) Análisis comparativo filogenéticos. Esta parte se enfoca en analizar los caracteres morfológicos y reproductivos de las diferentes razas, y se estimó la influencia filogenética, la evolución independiente y la evolución correlacionada entre los caracteres. En esta parte del trabajo se reconstruyó la filogenia del complejo *S. grammicus*; para cada raza se utilizaron las secuencias de 2429 pares de bases de ADN mitocondrial (DNAmt) colocadas en GenBank de acuerdo al trabajo de Arévalo *et al.*, (1994). Se utilizaron los caracteres fenotípicos sobre esta filogenia para estimar diferentes índices.

El estudio de las características morfológicas, reproductivas y de uso del hábitat de las razas cromosómicas de *S. grammicus* desde la perspectiva de los métodos estadísticos multivariados y de los MCF, permitió conocer la manera en que las razas han respondido a las condiciones impuestas por el ambiente, donde cada una se ha establecido; esto bajo el supuesto de que la evolución de las razas ha sido independiente, y ha promovido distintas respuestas adaptativas en cada una de las poblaciones. En conclusión, este trabajo aporta conocimiento de la evolución fenotípica y su relación con el hábitat que explotan las razas del complejo *S. grammicus*.

De aquí en adelante se dará el mismo valor a las siguientes definiciones: citotipo, raza, raza cromosómica y población.

## Capítulo I. Ecomorfología y uso del hábitat

### Resumen

Los estudios ecomorfológicos analizan la relación entre la morfología de los organismos y el ambiente. Una forma de estudiar el significado funcional de distintos caracteres morfológicos y las causas que generan diferencias entre ellos, es por medio de comparaciones a distintos niveles taxonómicos. Generalmente, las comparaciones a niveles taxonómicos inferiores dan poco soporte a posibles valores adaptativos en algunos atributos. En este trabajo se comparó el diseño morfológico de la cabeza y las extremidades, y el uso del hábitat de 8 razas cromosómicas del complejo *Sceloporus grammicus*. Los análisis estadísticos multivariados empleados en esta investigación, prueban que existen diferencias en la estructura del hábitat y el diseño morfológico entre las ocho razas del complejo. Las ocho poblaciones difieren en el primer factor del análisis de componentes principales, lo que sugiere que las razas F5 y F5+6 son principalmente arbóricolas. El análisis de correlación canónica demuestra que existe alta correlación entre el hábitat y la morfología, lo que indica que los organismos están 'adaptados' al hábitat que ocupan.

### Abstract

Recent ecomorphological studies have shown that the predicted correlations between morphology and ecology on broad taxonomic levels are often obscured when comparing more closely related groups. Comparisons among closely related species often indicate weak support for adaptive responses to novel habitats. This work is focused to compare head and limb shape between 8 races of *Sceloporus grammicus* living in structurally different habitats. Multivariate analysis shows that the eight populations differ in the first factor (principal component) analysis, suggesting that F5 and F5+6 populations are basically arboreal. On the other hand, the canonical correlations analysis suggest a high correlation between habitat structure and morphology of the eight populations, this indicates that the organisms are 'adapted' to the habitat where they live.

## Introducción

Los estudios ecomorfológicos se basan en analizar la relación entre las características anatómicas de los organismos y el ambiente. Una forma de estudiar el significado funcional de distintos caracteres morfológicos y las causas que generan diferencias entre ellos, es por medio de comparaciones a distintos niveles taxonómicos. Esto da la oportunidad de analizar desde un punto de vista evolutivo y ecológico los cambios entre la morfología de las especies y el hábitat que explotan, lo que permite inferir posibles respuestas adaptativas por parte de algunos caracteres, y proponerlos para análisis más detallados (Wainwright 1994).

Durante la década de los 80's diversos trabajos sobre morfología funcional y fisiología ecológica, destacan la relación entre la genética de poblaciones y los mecanismos de la selección natural para el estudio de la adaptación (Arnold 1983; Lande & Arnold 1983). Lo que permitió cuantificar la relación entre la morfología, el desempeño y la adecuación de los organismos en las poblaciones, y conocer los factores selectivos y restricciones que actúan sobre los fenotipos. Sin embargo, aún se mantiene el debate sobre si la correlación entre ambiente – fenotipo refleja respuestas adaptativas por selección natural (ver Gould & Lewontin 1979).

Generalmente, el tamaño y la forma de algunos caracteres varían entre poblaciones de la misma especie. Particularmente, en reptiles estas variaciones pueden atribuirse a la influencia de factores ambientales como la disponibilidad de alimento (Huey & Pianka 1981), la temperatura (Simon & Middendorf 1976; Adolph & Porter 1993), la competencia (Losos 1995) y el uso del hábitat (Travis 1994; Herrel *et al.*, 2001 a, 2002; Vanhooydonck *et al.*, 2000), entre otros. Los posibles mecanismos de variación pueden ser: la plasticidad fenotípica y el polimorfismo genético, los cuales, permiten postular hipótesis adaptativas de los caracteres en cada una de las poblaciones.

Si la variación del diseño (p. ej. de las extremidades) entre los individuos de una población se refleja en algún componente de la adecuación (p. ej. reproducción), esta variación puede indicar respuestas adaptativas a diferentes estilos de vida. Arnold (1983) propuso el estudio de la adecuación utilizando gradientes de desempeño y de adecuación entre las variantes morfológicas (figura 1.1). Un elemento central de la propuesta de Arnold es medir el desempeño (definido como la forma en que los organismos satisfacen sus compromisos ecológicos, relevantes para su supervivencia y reproducción) a partir de la información sobre el diseño (morfología, fisiología, genética).

Así pues, el gradiente de desempeño (ver figura 1.1) proporciona información acerca de las diferencias interpoblacionales o intrapoblacionales en el desempeño, en función del hábitat que ocupan los individuos en las poblaciones. Y el análisis de este gradiente se puede realizar por medio de: 1) la existencia de disyuntivas (trueques) entre distintas funciones (que en el caso de las extremidades puede ser el desempeño máximo vs. el óptimo en distintos sustratos; rocas, árboles, pastos), o entre diferentes componentes de una función (velocidad o aceleración), 2) establecer la relación que existe entre el diseño y el desempeño (p. ej. extremidades alargadas tienen mejor desempeño en zonas abiertas que en los árboles) y 3) estimar si la variación del diseño – desempeño tiene bases genéticas (Aerts *et al.*, 2000).

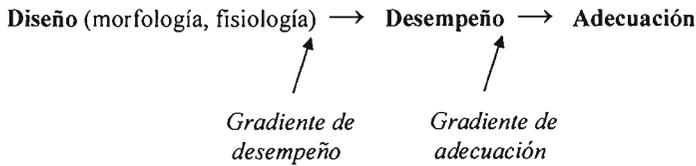


Figura 1.1- Versión simplificada del paradigma planteado por Arnold (1983).

La propuesta de Arnold (1983) puede ser complementada con otras variables como el comportamiento, hábitat o interacciones interespecíficas (figura 1.2). Particularmente, el hábitat es un factor importante que influye sobre el comportamiento, la morfología y el desempeño (Herrel *et al.*, 2001 a, 2002; Irschik & Garland 2001): en el caso de las lagartijas la disponibilidad de perchas y escondites, sitios de observación, sitios para termoregular, su distribución y tamaño, afectan las distintas variables mencionadas por Arnold. Así, con este modelo de estudio es posible abordar el análisis de las diferencias o semejanzas de la morfología y uso del hábitat entre poblaciones o especies. Idealmente, el trabajo debería incluir la mayor cantidad de las variables y sus relaciones (p. ej. variabilidad genética interpoblacional, variación en el diseño, morfología y componentes de la adecuación), para explicar las posibles respuestas adaptativas.

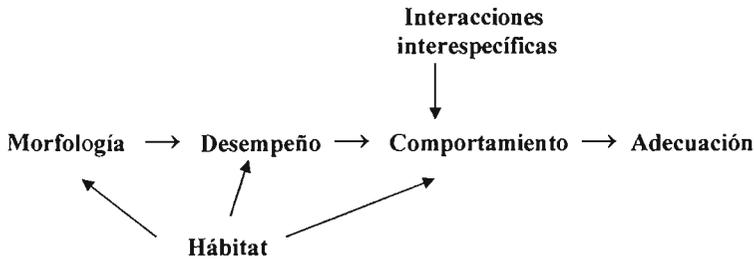


Figura 1.2- Propuesta de Garland & Losos (1994).

Investigaciones recientes evalúan las diferencias morfológicas entre poblaciones (variación geográfica), y han utilizado el desempeño locomotor de los saurios como variable para predecir otras funciones (Arnold 1998; Aerts *et al.*, 2000; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Herrel *et al.*, 2001 a, 2002; Schulte *et al.*, 2004). La locomoción es relevante en muchos aspectos de la ecología; la alimentación, el escape de predadores, el cortejo, y está compuesta de varios elementos; velocidad, aceleración y maniobrabilidad, y modos; terrestre, escaladores, fosorial. Dado este conjunto de características, es de suponer que las variaciones morfológicas entre las poblaciones o especies están relacionadas con aspectos locomotores en hábitats con diferente composición; p. ej. predominancia de árboles o arbustos, y ausencia de rocas, o preferencia por alguna de estas variables.

Se han realizado diversos estudios en lagartijas para estimar las relaciones entre la morfología y la forma de explotar el hábitat (*Anolis sp.*, Losos 1990 a, b; Ramírez-Bautista & Benabib 2001; distintos sceloporinos, Miles 1994; *Niveoscincus*, Melville & Swain 2000; en 13

familias de lagartijas, Zani 2000; distintas especies de camaleones, Bickel & Losos 2002; *Lacerta*, Verwaijen *et al.*, 2002; *Liolaemus*, Schulte *et al.*, 2004). No obstante, los estudios donde se han evaluado las diferencias de este tipo de caracteres entre poblaciones o especies cercanamente emparentadas aún son pocos (tres especies de lacertilios, Vanhooydonck *et al.*, 2000; cuatro poblaciones de *Urosaurus ornatus*, Herrel *et al.*, 2001 a; dos especies de *Lacerta vivipara*, Lorenzon *et al.*, 2001).

Con base en distintas predicciones biomecánicas sobre la relación morfología vs. hábitat (tabla 1.1), Herrel *et al.*, (2001 a) analizaron las diferencias anatómicas y de uso del hábitat de cuatro poblaciones de *Urosaurus ornatus*, y los hábitats que utilizaron fueron: 1) paredes de rocas verticales –acantilados-, 2) árboles, 3) zonas de rocas ripariás y 4) zonas de rocas basálticas. Ellos muestran que existen diferencias en el diseño morfológico de las cuatro poblaciones, y que estas variaciones respondían claramente a la forma de explotar el hábitat. Concluyen, que es posible que se estén presentando procesos adaptativos al nivel de los caracteres estudiados. Sin embargo, mencionan que es necesario profundizar más y considerar caracteres relacionados con la adecuación en cada población.

Además de estudiar las causas y consecuencias de la variación en el desempeño, es importante tener en cuenta los atributos reproductivos de las poblaciones; como el tamaño de la camada, la masa de la camada y la inversión energética por prole (cría). Esto debido a que la selección natural resulta en cambios (en el desempeño) asociados a una forma particular de utilizar el hábitat, y por tanto, es factible que el valor adaptativo se refleje en una mayor inversión reproductiva de las hembras. No obstante, un estudio que involucre la evolución de las historias de vida de las poblaciones y su relación con la morfología, también implica conocer aspectos sobre la demografía y la competencia en las poblaciones (Benabib 1994).

Tabla 1.1- Diseño morfológico de distintas especies de lagartijas en relación con el tipo de hábitat que explotan, tomado de Herrel *et al.*, (2001 a). \*Vitt (1981).

	Tipo de hábitat			
	Acantilados	Árboles	Rocas de cantos rodados	Rocas
Cabeza	Aplanada	No aplanada*	No aplanada*	Aplanada
Cuerpo	Aplanado y ancho	Largo y delgado	¿?	Aplanado
Extremidades anteriores	Cortas	Cortas	Cortas	Cortas
Extremidades posteriores	Cortas	Cortas	Segmentos distales largos	Largas
Cola	¿?	Larga	Corta	¿?

Gran cantidad de estudios sobre la biología reproductiva de las lagartijas han sido publicados en los últimos 30 años (ver Fitch 1978, 1985). Recientemente, la información acerca de los ciclos de vida de distintos grupos se ha complementado con datos sobre historias de vida (Guillette 1982, 1983; Benabib 1994), lo que ha permitido comprender más la evolución de las

historias de vida. Entre los trabajos que tratan la relación entre las estrategias reproductivas y las características del hábitat que explotan los grupos, quizá el más destacado es el publicado por Pianka (1973), más recientemente Vitt *et al.*, (2003).

Vitt (1981) estudió la morfología, reproducción y estrategia de escape en dos especies de lagartijas simpátricas; *Platynotus semitaeniatus* es una lagartija saxícola que utiliza las grietas entre rocas como estrategia de escape de potenciales depredadores como serpientes y aves, esto ha implicado que la anatomía de los individuos posea rasgos como un cuerpo aplanado dorso-ventral y cabeza plana. Lo que ha generado una respuesta en costos reproductivos al disminuir el tamaño de la nidada, pero incrementando el beneficio de la supervivencia. Vitt comparó sus resultados con la información de otra lagartija (*Platysaurus*), que utiliza el hábitat de forma semejante a *Platynotus*, y observó que la morfología y estrategia de escape son similares, lo que refuerza el uso de estudios comparativos para abordar las respuestas adaptativas en reproducción como respuesta a condiciones ambientales no dependientes de la densidad o la competencia.

El complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) presenta poblaciones que se distribuyen desde la parte sur de Texas hasta el centro y sureste de México, y está compuesto por 8 citotipos, con números cromosómicos que van de  $2n=32$  a  $2n=46$  (Arévalo *et al.*, 1991, 1994). Estos llegan a presentar zonas de contacto entre algunas razas cromosómicas, donde se forman híbridos y se considera como una forma de aislamiento reproductivo entre las poblaciones de cada raza (Barton & Hewitt 1989; Arévalo *et al.*, 1993). En la parte central de México las razas se encuentran en diferentes ambientes, que van desde zonas áridas hasta zonas templadas de alta montaña, y de varias poblaciones estudiadas se conocen los periodos de cortejo, apareamiento, gametogénesis y nacimiento. Algunos de los trabajos que han tratado sobre la variación de aspectos reproductivos y/o morfológicos en distintas poblaciones de *S. grammicus* son: Guillette & Casas-Andreu (1980), Ortega & Barbault (1984), Guillette & Bearce (1986), Gadsden (1987), Nieto-Montes de Oca (1987), Méndez-de la Cruz (1988), Cuellar *et al.*, (1996), Lemos-Espinal & Geoffrey (1998), Méndez-de la Cruz & Villagrán-Santa Cruz (1998), Villagrán-Santa Cruz & Méndez-de la Cruz (1999), Ramírez-Bautista *et al.*, (2004) y Jiménez-Cruz *et al.*, (2005).

Asimismo, distintos trabajos han confirmado las altas tasas de variación cromosómica entre las razas que componen al complejo *S. grammicus* en la zona centro de México; desde  $2n=32$  en la raza S, a  $2n=46$  en la raza FM2. A partir de este hecho suponen que los distintos arreglos cromosómicos están asociados a alteraciones en genes reguladores que afectan los patrones fenotípicos de las razas. A la fecha, aún no hay evidencias suficientes de que la variación cromosómica se refleje en divergencias morfológicas de las razas en el complejo. Existen investigaciones que mencionan la asociación de las razas a un ambiente particular; p. ej. F5 en bosques de encino, S en bosques de pino, F5+6 en matorral xerófilo y F6 en bosques densos de abeto (Sites 1982; Reed & Sites 1995). No obstante, esto no ha demostrado que el uso del hábitat haya moldeado un diseño morfológico o reproductivo en alguna de las razas.

## Objetivos

Los objetivos de este capítulo son:

- 1) Caracterizar los tipos de hábitat que explotan los individuos en las ocho poblaciones de *S. grammicus* seleccionadas.
- 2) Evaluar diferentes caracteres morfológicos de los individuos en cada población.
- 3) Analizar la relación entre el tipo de hábitat que explotan los individuos en las poblaciones y el diseño morfológico.

## Hipótesis

En esta parte de la investigación propongo, que existen diferencias morfológicas entre las razas del complejo *S. grammicus*, y que las diferencias están asociadas a factores ambientales (como uso del hábitat) que determinan el desempeño de los fenotipos.

## Métodos

En el presente capítulo se realizó un análisis de la morfología y uso del hábitat de 8 razas del complejo *S. grammicus* en la parte central de México. Las razas y sus respectivas localidades se presentan a continuación, y para su ubicación se utilizaron las referencias de los trabajos de Arévalo *et al.*, (1991, 1994 y comentarios personales de la autora): en Querétaro, F5+6 localizada en Charco Frio–Vizarrón; en el estado de Hidalgo, FM1 Huichapan; FM2 Ajacuba; FM3 Mineral El Chico; F5 Apulco; en el Estado de México, F6 Zoquiapan; HS El Capulín; y en Morelos LS Monte Neapanapa (figura 1.3). Se consideraron los siguientes criterios para detectar la variación intraespecífica: 1) caracterización y análisis del uso del hábitat y morfología en cada población por medio del método de “broken stick” (ver Jackson 1993; Herrel *et al.*, 2001 a), 2) análisis de la variación de 10 caracteres morfológicos; longitud hocico cloaca, altura de la cabeza, largo de la cabeza, ancho de la cabeza, longitudes del fémur, de la tibia, del metatarso, del humero, del radio y del metacarpo, y 8 ambientales; la altura de la percha, la distancia a la cobertura (escondite potencial) de tipo rocosa más cercana, la distancia a la cobertura de tipo vegetal más cercana, y los porcentajes de rocas, de tierra y materia vegetal muerta, de pastos y hierbas, de arbustos y de árboles, y 3) el análisis de correlación canónica para estimar la relación entre las variables morfológicas y ambientales.

Con la información obtenida a partir de estos análisis, se pretende discutir sobre las relaciones entre las variables ambientales y morfológicas, y evaluar las causas que generan diferencias entre las razas.

## Descripción de las razas cromosómicas de *Sceloporus grammicus*

Los saurios del género *Sceloporus* conforman un grupo compuesto por cerca de 90 especies que se distribuyen desde Panamá hasta el sur de Canadá, y presenta su mayor diversidad en México (Wiens & Reeder 1997)). Comúnmente, conocidas como lagartijas espinosas, estas saurios muestran una gran diversidad de estrategias reproductivas, modos de forrajeo, diseños

corporales y tallas. Y, han sido utilizadas en estudios de comportamiento, fisiología, relación parásito – hospedero, biogeografía, evolución de historias de vida, dinámica de zonas híbridas, entre otras. Algunas especies son de hábitos terrestres, otras son saxícolas o arborícolas, y viven en una amplia variedad de ambientes; desde bosques de pino hasta zonas áridas. A pesar de que el número exacto de especies en el género es incierta, se considera que la monofilia del grupo esta resuelta (Wiens & Reeder 1997). Aunado a lo anterior, varias especies tienen poblaciones conspicuas y son de hábitos diurnos, lo que las hace un grupo atractivo para trabajo de campo y diversos tipos de investigaciones sobre biología evolutiva.

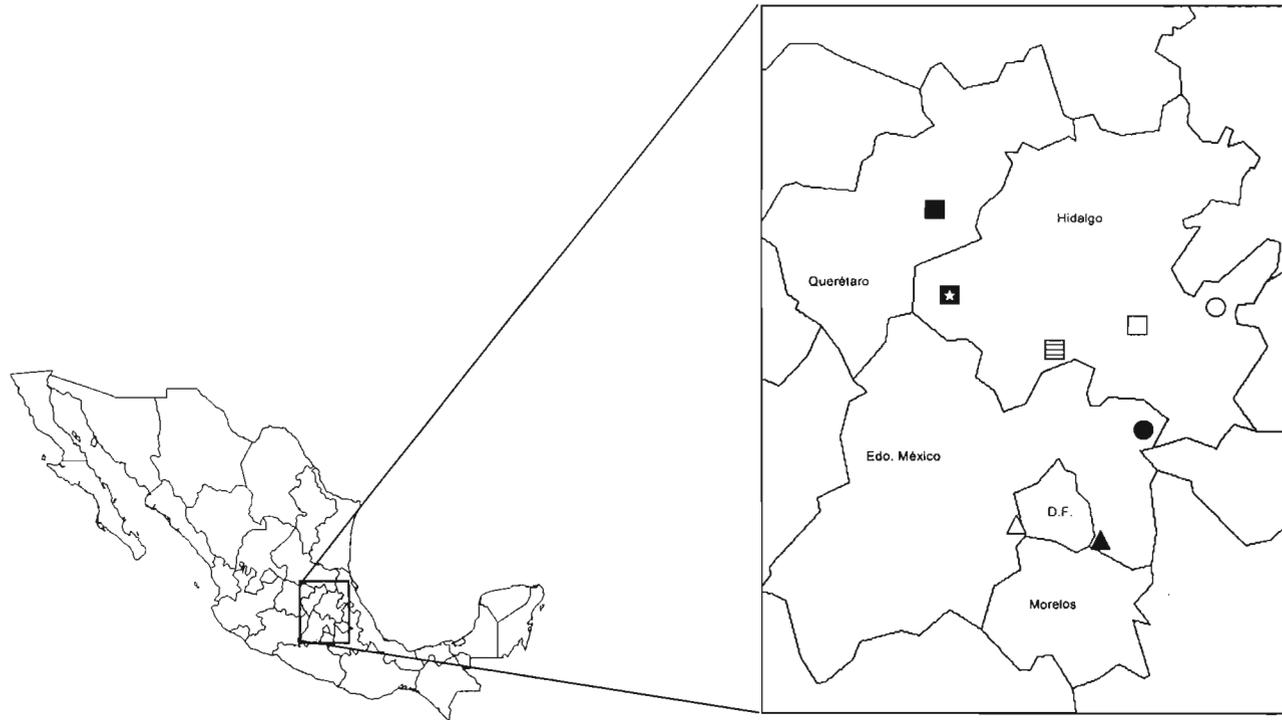


Figura 1.3- Mapa de ubicación de las 8 razas cromosómicas de *Sceloporus grammicus* en el centro de México.

■ F5+6 Charco Frío-Vizarrón, Qro; ■★ FM1 Huichapan, Hgo; ▨ FM2 Ajacuba, Hgo; □ FM3 Mineral El Chico, Hgo; ○ F5 Apulco, Hgo; ● F6 Zoquiapan, Edo. México; △ HS El Capulín, Edo. México; ▲ LS Neapanapa, Mor. Basada en Arévalo *et al.*, (1994).

Los primeros escenarios acerca de la distribución y diversidad del género se basan en el principio de radiación adaptativa y especiación centrífuga, que se asocian a procesos de dispersión por causa de cambios climáticos; p. ej. las glaciaciones del Pleistoceno (Sites *et al.*, 1992). Estudios posteriores han considerado escenarios de distribución concurrentes a eventos orogénicos (Savage 1982, en Sites *et al.*, 1992), lo que permite suponer un aislamiento de algunas especies o grupos del género, a determinadas zonas geográficas y hábitats particulares (ver Sites *et al.*, 1992, pag. 65).

El grupo *S. grammicus* está compuesto por siete especies: *S. anahuacus*, *S. asper*, *S. grammicus*, *S. heterolepis*, *S. palaciosi* y *S. shannonorum* (Wiens & Reeder 1997), y recientemente se ha integrado a *S. lemosespinali* (Lara-Góngora 2004). Dentro de *S. grammicus* se reconoce la presencia de especies incipientes y de reciente radiación, lo que ha llevado a la necesidad de agruparlas como un complejo de 8 razas cromosómicas (tabla 1.2). El grupo *S. grammicus* es parte de lo que Sites *et al.*, (1992) denominan “la radiación de moradores de grietas”; comportamiento que comparten con las especies de los grupos *megalapidurus* y *torquatus*. Que es atribuido a arreglos en los cromosomas “Y” (ver Sites *et al.*, 1992, pags.76-77). Los moradores de grietas ocupan los espacios entre las rocas, corteza de los árboles, huecos en plantas como *Yucca sp.* (Nolinaceae), *Opuntia sp.* (Cactaceae) y *Quercus sp.* (Fagaceae), además de ocultarse entre las hojas de los *Agave* y *Yucca*, y restos de troncos. Hall (1973; en Sites *et al.*, 1992) menciona que este comportamiento es un carácter derivado que evolucionó sólo una vez en el género, y que está asociado a la pérdida del comportamiento de esconderse en la tierra. Así, concluye que las especies moradoras de grietas *realizaron* un gran cambio ecológico en la forma en que usan el hábitat.

En el análisis filogenético realizado por Arévalo *et al.*, (1994), en el centro del país, la raza estándar (S) es reconocida como la ancestral dentro del complejo. Se han descrito poblaciones de ésta en zonas altas y bajas del Valle de México. Ambas, tienen un arreglo cromosómico  $2n = 31\sigma/32\varphi$  con seis pares de macrocromosomas (M) meta o submetacentricos y diez microcromosomas (m). No obstante, se ha observado que en las zonas altas se presenta consistentemente una fisión en el primer par de macrocromosomas, situación no presente en las poblaciones de zonas bajas (Sites *et al.*, 1988). La raza S en zonas altas (HS; high standard, por sus siglas en inglés) fue descrita como una nueva especie por Lara-Góngora (1983) para el complejo. *Sceloporus anahuacus* fue descrita como especie asociada a zonas con bosques de pinos por arriba de los 3200 msnm en la parte sur y este de la Ciudad de México. Por debajo de los 2400 msnm se encuentran las poblaciones reconocidas como LS (low standard; por sus siglas en inglés), o como *S. grammicus microlepidotus*. Esta es la raza con distribución más amplia, y esta asociada a varios tipos de vegetación: como bosques de encino, matorrales y zonas áridas.

La raza F6 fue descrita por Lara-Góngora (1983) como *Sceloporus palaciosi*, y se encuentra bien representada entre los 2400 y 3000 metros de altitud. Se ha demostrado la existencia de zonas de contacto en el Valle de México, entre poblaciones de las razas LS-F6 y F6-HS. Lo que ha conducido a estudios sobre dinámica de zonas híbridas y propuestas acerca de la especiación cromosómica del complejo (Sites & Moritz 1987; Arévalo *et al.*, 1993; Marshall & Sites 2001). F6 está relacionada principalmente a bosques de pino. Gran parte de los estudios sobre el complejo se ha enfocado a las tres razas arriba mencionadas, y aunque se ha estimado la distribución del resto de las razas, aún son inciertos sus límites. Prácticamente, todas estas razas; FM1, FM2, FM3, F5 y F5+6 se distribuyen en el norte de la zona centro del país, ocupando los estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla y Guanajuato, y en el caso de la raza F5+6 hasta Tamaulipas, San Luis Potosí, Zacatecas y Texas, y de F5 se han ubicado poblaciones en Nuevo León (Sites 1982). Se ha observado que las razas con fisiones múltiples (FM) están confinadas a

vegetaciones del tipo matorral xerófilo, y que F5 y F5+6 se asocian a vegetaciones como bosques de encino, bosques de encino-pino y bosques de abeto (Sites 1982).

### *Caracterización del uso del hábitat*

El uso del hábitat fue cuantificado para cada raza de *S. grammicus* por medio del método descrito en Vanhooydonck *et al.*, (2000) y Herrel *et al.*, (2001 a). Con este método se evaluaron, en el campo, las características estructurales del hábitat para cada individuo observado. Dicho método está basado en la elección, por medio de componentes principales, de las variables que con menos redundancia expliquen y la vez retengan la mayor variabilidad en el conjunto de datos analizados (King & Jackson 1999).

La estructura del hábitat fue evaluada siguiendo el procedimiento siguiente en cuatro distintos puntos: el primer punto donde fue observado el individuo y los puntos finales de tres líneas de 200cm. trazadas en ángulos de 120° desde el primer punto. La dirección de estas líneas fue determinada aleatoriamente y al final de cada una, y en el primer punto, se estimó un área de 1m<sup>2</sup> para cuantificar la siguiente información: sólo en el primer punto se evaluó 1) la altura de la percha, 2) la distancia a la cobertura (escondite potencial) de tipo rocosa más cercana, 3) la distancia a la cobertura de tipo vegetal más cercana, y en el área de los cuatro puntos a nivel del suelo, se estimaron los siguientes porcentajes: 4) de rocas, 5) de tierra y materia vegetal muerta, 6) de pastos y hierbas, 7) de arbustos y 8) de árboles (ver figura 1.4). Todos los porcentajes se determinaron visualmente y el promedio de cada uno se integró, junto con la información del primer punto, en una matriz  $n \times 8$ ; donde  $n$  es el número total de individuos observados en las distintas poblaciones.

Posteriormente, para ésta matriz se realizó un análisis de factores que permitió identificar qué conjunto de variables son significativas para cada raza y la variación explicada por cada factor. Además, se estimó la puntuación por cada factor (*factor scores*) en todas las observaciones (individuo) de la matriz, para realizar análisis de varianza (ANOVA) de una vía (la raza como efecto) y estimar si existen diferencias estadísticas del uso del hábitat entre cada raza. Un valor positivo de uno o varios de los componentes y de la media de la respectiva raza en un mismo factor, indicaría que esta (s) raza (s) esta (n) asociada (s) a una estructura particular de hábitat, sí es negativo sugeriría que no hay asociación.

Tabla 1.2. Número cromosómico, descripción, distribución, altitud y tipo de vegetación a la que se asocian las distintas razas del complejo *S. grammicus*. † Sites (1982); ‡ Arévalo *et al.*, (1994); # Sites *et al.*, (1988); \* presente estudio.

Raza	2n		Descripción	Distribución	Tipo de vegetación	Altitud (msnm)
	♂	♀				
HS	31	32	Seis pares de macrocromosomas submetacéntricos o metacéntricos	Zonas altas del valle de México	Bosques de pino	3200
LS	31	32	Seis pares de macrocromosomas submetacéntricos o metacéntricos. Es considerada como el estado ancestral del complejo ‡, #	Desde la zona centro de Oaxaca, la meseta central y la mayor parte de los estados del norte, excepto Baja California. Y hasta el sur de Texas	Bosques de pino, matorral	2400
F6	33	34	Fisión en el 6° par de cromosomas	Distribuido en la zona centro del país, con poblaciones reconocidas en Morelos, Edo. México y Querétaro	Bosque de pino	2400-3000
F5+6	35	36	Fisión en los pares de cromosomas 5 y 6	Distribuido en la zona centro del país, con poblaciones reconocidas en Hidalgo, Guanajuato y Querétaro. Además de Texas, Tamaulipas y San Luis Potosí †	Matorral xerófilo	2207*
FM1	39-43	40-44	Fisiones en los pares de macrocromosomas 2, 3, 5 y 6. Polimorfismos en los pares de macrocromosomas 1 y 4.	Distribuido en los estados de Hidalgo y México.	Matorral xerófilo	2129*
FM2	43-45	44-46	Fisiones en todos los pares de macrocromosomas excepto en el par 4. Un par extra de microcromosomas	Distribuido en los estados de Hidalgo y México.	Matorral xerófilo	2219*
FM3	37	38	Fisiones en los pares de macrocromosomas 2, 5 y 6. Polimorfismos en los pares de macrocromosomas 1 y 4.	Distribuido en el estado de Hidalgo.	Bosques de abeto	2337*
F5	33	34	Fisión en el 5° par de cromosomas	En Hidalgo, Puebla y hasta Veracruz, Nuevo León y Querétaro †	Bosques de encino y de encino-pino	2232*

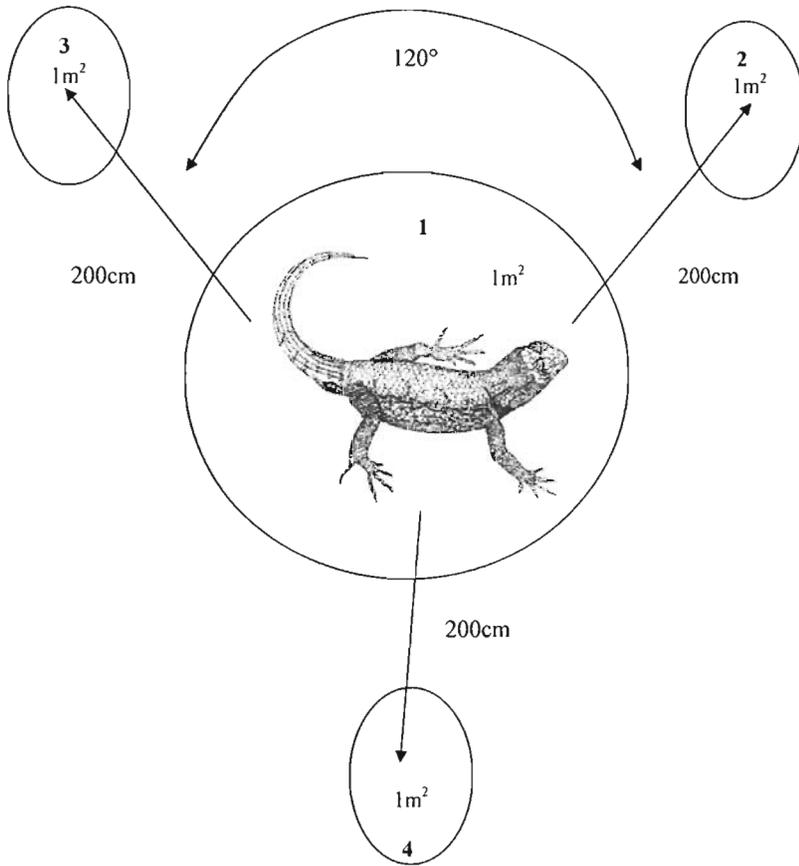


Figura 1.4- Forma en que fue cuantificada la estructura del hábitat en el campo, se muestra en negritas los cuatro puntos donde se tomaron los datos en el campo.

### *Análisis de los caracteres morfológicos*

De todos los individuos colectados en el campo y depositados en colecciones científicas (ver apéndice 1) se cuantificaron 10 medidas morfológicas: longitud hocico cloaca (LHC), altura de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AnC), longitudes del fémur (LF), de la tibia (LT), del metatarso (LMC), del húmero (LH), del radio (LR) y del metacarpo (LMT). Todas estas medidas se cuantificaron con calibrador (vernier) análogo (0.02mm.), y sólo los individuos con todos los segmentos intactos fueron considerados. La información obtenida se organizó en una matriz de  $n \times 10$  (donde  $n$  es el número de individuos por raza y 10 el número de caracteres), para estimar la media y la desviación estándar representativa de cada raza, y utilizarlas en análisis sucesivos. Para evaluar si existen diferencias estadísticas de la LHC entre razas, se aplicó un ANOVA de una vía (la raza como efecto).

Posteriormente, para eliminar el efecto de la talla se realizó un análisis de regresión de todas las medidas morfológicas (variables dependientes) contra la LHC (variable independiente). Se calcularon los residuales de las regresiones para analizarlos por medio de análisis de factores (extracción por componentes principales). De donde se obtuvieron el conjunto de variables morfológicas, sin el efecto de la talla, que explicarían los dos primeros factores; que de acuerdo a distintos autores son los únicos interpretables por medio de este método (Herrel *et al.*, 2001 a). Y, además la puntuación (*factor scores*) de cada individuo en los mismos factores, y por consiguiente el promedio de cada raza. Si este promedio y el valor de la (s) variable (s) morfológica (s) en los distintos factores son positivos o negativos, la interpretación sería qué raza está respondiendo a un diseño morfológico particular; p. ej. con extremidades posteriores cortas o largas, o con cabeza ancha y corta dependiendo de la intensidad de esta relación.

### *Análisis de correlación canónica (ACC)*

Por medio del ACC se evaluó la correlación entre los caracteres morfológicos con las variables de uso del hábitat. Para este análisis, los dos grupos de datos se arreglaron en una matriz que contenía la información de las 8 variables del hábitat (independientes) y las 10 variables morfológicas (dependientes). Además, con las mismas variables ambientales, este análisis se aplicó por separado a las 6 variables asociadas a las extremidades y a las 3 relacionadas a la cabeza. La interpretación del ACC se centró en tres índices que explican el comportamiento de las variables.

El índice de correlación canónica ( $R_c$ ) refleja el grado de asociación entre los grupos de variables, va de 1 a -1. El índice de redundancia (IR) es una prueba de significancia del valor obtenido por  $R_c$ , y se calcula por medio de la siguiente fórmula:

$$IR = \frac{R_c \sqrt{(n-2)}}{\sqrt{1 - R_c^2}}$$

Donde  $R_c$  es el valor del índice de correlación canónica,  $n$  el total de las variables analizadas y  $R_c^2$  el cuadrado del coeficiente de correlación canónica. El valor de  $R_c^2$  muestra la cantidad de varianza de los caracteres morfológicos que es explicada por las variables ambientales. En tanto mayor sea este valor, es posible suponer que no hay efecto de la historia evolutiva del grupo sobre dichos caracteres.

## Resultados

### *Uso del hábitat*

Las ocho razas de *S. grammicus* difieren en la estructura del hábitat que utilizan. El análisis de factores aplicado a las variables de uso del hábitat mostró dos factores que en conjunto explican el 56% del total de la variación (tabla 1.3). En conjunto, 161 observaciones de uso del hábitat fueron estimadas en este trabajo.

El primer factor está relacionado positivamente con la distancia al escondite de tipo rocoso, con la altura de la percha y con los porcentajes de árboles y arbustos (tabla 1.3). Pero, negativamente con los porcentajes de rocas y de pastos / hierbas. El ANOVA aplicado a este factor, muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en la estructura del hábitat entre las poblaciones ( $F_{7, 153} = 27.12, P < 0.0001$ ). El análisis post-hoc (Tukey) separa a las razas F5 y F5+6 del resto de las razas. Lo que indica que estas dos razas están asociadas al uso de perchas en los árboles y a un hábitat con escasa presencia de rocas; debido al bajo porcentaje en este factor, pero con alto porcentaje de árboles y arbustos. En contraste, y al calificar negativamente, el resto de las razas (HS, LS, F6, FM1, FM2 y FM3) están asociadas a ambientes con mayor porcentaje de rocas, pastos y hierbas, y con presencia de árboles dispersos, y un escaso uso de árboles para perchar, así como la preferencia de escondites de tipo vegetal.

El segundo factor está relacionado negativamente con el porcentaje de tierra / materia vegetal muerta, y en menor medida con los porcentajes de pastos / hierbas y árboles (tabla 1.3). Positivamente con el resto de los elementos del hábitat. Nuevamente, el ANOVA muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en la estructura del hábitat entre las razas ( $F_{7,153} = 8.75, P < 0.0001$ ). El análisis post-hoc (Tukey) permite apreciar un patrón interesante en dos razas, FM2 y F6, con calificaciones claramente opuestas. FM2 tiene el valor positivo más alto, lo que indica que también está asociada a un ambiente con porcentajes muy similares de arbustos y rocas, y que prefiere utilizar escondites rocosos que de tipo vegetal, debido a que la distancia es más corta en este factor. No obstante, en ocasiones individuos de esta población fueron observados dentro de huecos en los árboles. En contraste, la raza F6 tiene la calificación negativa más intensa, por lo que está relacionada con un hábitat con alto porcentaje de tierra / materia vegetal muerta, y al sitio donde los pastos y árboles están presentes pero más dispersos. Lo que hace suponer que son individuos más expuestos a los depredadores. Quizá por esto, es la raza que en este factor está menos alejada o utiliza con mayor frecuencia los escondites de tipo vegetal; p. ej. las hojas de los macollos y entre las grietas de la corteza de árboles caídos.

Tabla 1.3- Eigenvalores, porcentaje de la variación explicada, valores por cada característica del hábitat y por raza, para los dos primeros factores. Los valores en negritas están fuertemente correlacionados con el respectivo factor.

	Factor 1	Factor 2	
Eigenvalor	2.97	1.52	
% de variación explicada	37.14	19.02	$\Sigma = 56.16$
Altura de la percha	<b>0.759</b>	0.237	
Distancia al escondite rocoso	<b>0.856</b>	0.009	
Distancia al escondite vegetal	0.113	0.449	
% rocas	<b>-0.741</b>	0.459	
% tierra / materia vegetal muerta	0.253	<b>-0.806</b>	
% pastos / hierbas	-0.374	-0.331	
% arbustos	0.654	0.499	
% árboles	0.684	-0.212	
	Media	Media	
F5	<b>0.902</b>	-0.170	
FM3	-0.475	0.011	
FM2	-0.200	<b>0.793</b>	
FM1	-0.605	0.342	
F5+6	<b>0.992</b>	0.125	
HS	-0.779	0.167	
F6	-0.635	<b>-1.573</b>	
LS	-0.673	-0.290	

Del resto de las razas, el análisis post-hoc muestra que las que más se asemejan en la estructura del hábitat son LS y F5. Al calificar negativamente, ambas están asociadas a sitios con altos porcentajes de tierra / materia vegetal muerta, pastos / hierbas y árboles, y menores porcentajes de rocas y arbustos. Esta semejanza, entre una raza con comportamiento arborícola (F5) y otra que se desplaza a nivel del suelo (LS), puede ser por la forma en que se cuantifica el uso del hábitat; ya que las variables ambientales en los cuatro círculos de 1m<sup>2</sup> (ver figura 1.4) se cuantifican a nivel del suelo. Así, aunque los porcentajes de arbustos y rocas sean muy similares en ambas poblaciones, esto se interpreta como el conjunto de variables que potencialmente pueden utilizar los individuos. En este mismo factor, las razas FM1, HS, F5+6 y FM3 se asemejan en la estructura del hábitat al que están asociadas, pero con distinta intensidad; bajos porcentajes de tierra / materia vegetal muerta, pastos / hierbas y árboles, y altos porcentajes de rocas y arbustos, y utilizan más comúnmente escondites de tipo rocoso.

## Morfología

Los individuos de las ocho razas difieren en su LHC ( $F_{7, 389} = 28.15, P < 0.00001$ ). El análisis de factores aplicado a los residuales demostró dos nuevas variables que en conjunto explican el 56.5% del total de la variación (tabla 1.4).

En el primer factor, las razas F5 y F6 presentan valores positivos para la longitud de las extremidades anteriores y posteriores (tabla 1.4). Sin embargo, ambas razas han sido ubicadas en distintas composiciones del hábitat; F5 básicamente asociada actividad arborícola y F6 a moverse a nivel del suelo, utilizando en mayor medida las rocas y los pastos / hierbas para esconderse y desplazarse (ver tabla 1.3). Esto permite dar distintas interpretaciones sobre el por qué del diseño de las extremidades en ambas razas.

Tabla 1.4- Eigenvalores, porcentaje de la variación explicada, valores por cada caracter morfológico y por raza, para los dos primeros factores. Los valores en negritas están fuertemente correlacionados con el respectivo factor.

Variable	Factor 1	Factor 2	
Eigenvalor	3.57	1.51	
% de variación explicada	39.69	16.81	$\Sigma = 56.50$
Residual altura cabeza	0.301	<b>-0.690</b>	
Residual longitud cabeza	0.625	-0.260	
Residual ancho cabeza	0.509	<b>-0.598</b>	
Residual longitud fémur	<b>0.834</b>	0.248	
Residual longitud tibia	<b>0.824</b>	0.091	
Residual longitud metatarso	0.698	0.079	
Residual longitud húmero	<b>0.718</b>	0.350	
Residual longitud radio	0.625	0.353	
Residual longitud metacarpo	0.250	-0.537	
Raza	Media	Media	
F5	<b>1.000</b>	0.080	
FM3	-0.197	-0.059	
FM2	<b>-0.889</b>	<b>-1.171</b>	
FM1	0.119	<b>0.631</b>	
F5+6	-0.195	-0.084	
HS	-0.448	0.290	
F6	<b>0.528</b>	-0.357	
LS	0.233	<b>0.717</b>	

El análisis post-hoc (Tukey) muestra que la raza FM2 es la que presenta las extremidades más cortas de todas las razas, debido a la calificación negativa más intensa en este factor. El ANOVA muestra que existen diferencias significativas entre las razas en este factor ( $F_{7, 387} = 15.63, P < 0.00004$ ). Asimismo, en este factor se aprecia que las razas con las cabezas más altas, anchas y alargadas son F5, F6, LS y FM1. Y, con un diseño opuesto FM2, HS, F5+6 y FM3. Herrel *et al.*, (2001 b), mencionan que las dimensiones de la cabeza pueden estar relacionadas con distintos aspectos de la ecología de los saurios; establecimiento y defensa del territorio, cortejo, alimentación y comportamientos defensivos contra predadores.

En el segundo factor, las razas también difieren significativamente ( $F_{7,290} = 5.57, P < 0.001$ ). En éste destacan las calificaciones negativas más intensas para el diseño de la cabeza (ver tabla 1.4). El análisis post-hoc (Tukey) para este factor muestra un comportamiento contrastante entre la raza FM2 (negativo) y las razas LS y FM1 (positivo). Lo anterior indica que los individuos de la población FM2 tienen el diseño de la cabeza menos altas, menos anchas y menos largas. Situación opuesta a los individuos de las razas LS y FM1, ambas están asociadas a un hábitat con porcentajes similares de rocas, pastos y hierbas, y con algunos elementos arbustivos, árboles dispersos y preferencia o cercanía a los escondites de tipo vegetal (ver tabla 1.3). Por otro lado, FM2 está más relacionada a sitios con rocas y preferencia a escondites rocosos (ver tabla 1.3, factor 2).

#### *Análisis de correlación canónica (ACC)*

El análisis de correlación canónica demuestra una alta correlación entre los caracteres morfológicos y las variables de uso del hábitat ( $R_c = 0.741, IR = 138.44, P < 0.001$ ). Además, las variables ambientales explican el  $R_c^2 = 54.98\%$  del total de la variación. Esto revela que un poco más de la mitad de la variación en los caracteres morfológicos, está explicada por los factores ecológicos asociados a la estructura y uso del hábitat. La variación restante quizá puede ser explicada por aspectos históricos del complejo *S. grammicus* asociados a eventos de aislamiento geográfico en el que las razas se *especializaron* en el uso de un tipo de vegetación (ver Sites 1982).

#### **Discusión**

Lo datos sugieren que las razas F5 y F5+6 presentan un comportamiento de tipo arborícola, las observaciones en el campo corroboran esto. La raza F5 es una raza asociada a un bosque de encino, y F5+6 a un sitio de matorral xerófilo dominado por *Yucca*. Raramente fue observado algún individuo de estas poblaciones desplazándose a nivel del suelo, generalmente se desplazaban en las ramas anchas de los encinos y el tronco, y las ramas de *Yucca*. Además, al ser la distancia a un escondite (rocoso o vegetal) una medida de longitud, los resultados indican que los individuos de estas poblaciones están alejados de las pocas estructuras de tipo rocoso, y utilizan como escondite las grietas en la corteza de los árboles, así como las hojas de la *Yucca* en el caso de F5+6.

En cambio, los individuos de las otras razas fueron vistos moviéndose entre pastos, hierbas, rocas y comúnmente escalando árboles; esto sucedió en las poblaciones de FM2, FM1 (asociadas a matorral xerófilo con *Yucca* y *Opuntia*) y FM3 (asociada a un bosque de abeto). La estructura del hábitat de las razas HS, F6 y LS es la más heterogénea, donde no hay dominio

evidente de alguna de las variables ambientales. Los individuos de estas poblaciones nunca fueron observados escalando árboles, y de acuerdo a los resultados hay preferencia por utilizar los componentes rocoso y herbáceo del hábitat.

En cuanto al diseño morfológico, los individuos de la raza F5 presentan los elementos proximales (fémur y húmero) más largos, y a pesar de que este diseño no es el óptimo para desplazarse sobre los árboles (ver tabla 1.1 y Arnold 1998), es posible que este diseño implique un buen desempeño en los elementos horizontales de los árboles, sin afectar la capacidad escaladora (Aerts *et al.*, 2000; Herrel *et al.*, 2001 a). No obstante que la raza F5+6 también tiene actividad arborícola, su diseño morfológico es distinto al de F5. La raza F5+6 presenta extremidades cortas, tal vez esto debido a que se mueven en ramas de menor diámetro, y se desplazan en los troncos de *Yucca*. Lo que implica mantener el cuerpo lo más cerca posible del sustrato para evitar la caída y aumentar la tracción en una superficie rugosa (Zani 2000). Contrariamente, F6 se desplaza principalmente a nivel del suelo, por lo que el diseño de extremidades alargadas no impide sus movimientos, y además beneficia el desempeño en la carrera e impulso (Van Damme *et al.*, 1998; Herrel *et al.*, 2002).

Asimismo, el análisis de la morfología demuestra que existe variación en el diseño de las cabezas entre las razas; donde las cabezas más altas, anchas y alargadas se presentan en F5, F6, LS y FM1. Y, con un diseño opuesto FM2, HS, F5+6 y FM3. Particularmente, los análisis multivariados demuestran un comportamiento contrastante entre la raza FM2 (negativo) y las razas LS y FM1 (positivo); donde los individuos de la población FM2 tienen el diseño de la cabeza menos altas, menos anchas y menos largas, situación opuesta a los individuos de las razas LS y FM1. Ambas se asocian a un hábitat con porcentajes semejantes de rocas, pastos y hierbas, y con elementos arbustivos y árboles dispersos, y con preferencia por los escondites de tipo vegetal (ver tabla 1.3). Por otro lado, FM2 esta más relacionada con sitios con rocas, y preferencia a escondites de tipo rocoso (ver tabla 1.3, factor 2).

Considero que el diseño de la cabeza en estas razas puede estar dirigido a maximizar distintos aspectos de su ecología, y que en cada población, las presiones selectivas sobre la morfología han conducido a diferentes direcciones evolutivas. Así pues, las dimensiones de la cabeza pueden estar relacionadas con aspectos como el establecimiento y defensa del territorio, cortejo, alimentación y comportamientos defensivos contra predadores (Herrel *et al.*, 2001 b), y por tanto, al menos para el diseño de la cabeza, la influencia de los factores de uso del hábitat evaluados en este trabajo no sea determinadamente sobre su desempeño.

Los análisis de correlación canónica y de factores, demuestran que existen atributos en las razas del complejo *S. grammicus* que han respondido a los factores de uso del hábitat considerados en este trabajo. Estos atributos (longitud del fémur, de la tibia, del húmero y del radio) están asociados al desempeño locomotor de los saurios. Es posible que los que se relacionan al diseño de la cabeza (largo, alto y ancho de la cabeza), respondan a factores asociados a la selección sexual y la competencia. Considero que estos análisis permiten identificar caracteres con valor adaptativo, y llegar a interpretaciones más robustas por medio de los métodos comparativos filogenéticos.

## Capítulo II. Análisis comparativos filogenéticos

### Resumen

Una de las tendencias más recientes en los estudios de ecología evolutiva es el uso de las filogenias para inferir distintos procesos evolutivos, y una forma de abordar su estudio es mediante técnicas de análisis comparativos filogenéticos (MCF). Recientemente, se han diseñado filogenias poblacionales para algunas especies, lo que hace posible aplicar los MCF para evaluar la evolución de diferentes caracteres por debajo del nivel de especie. Los objetivos de este trabajo son identificar los patrones de correlación evolutiva, así como estimar los efectos filogenéticos y la evolución independiente en diferentes caracteres de ocho poblaciones (razas cromosómicas) de *Sceloporus grammicus*. En este trabajo se determinó el diseño anatómico de las extremidades y la cabeza, y se cuantificaron tres caracteres reproductivos en las ocho poblaciones. Los datos obtenidos se analizaron por medio del programa COMPARE, y se estimó la correlación evolutiva entre los caracteres, a través de los Contrastes Filogenéticamente Independientes (CFI), así como las proporciones filogenética e independiente en cada carácter, con el modelo de Autocorrelación Filogenética (AF). Las diferencias del diseño anatómico entre las poblaciones y el escaso efecto filogenético en los caracteres, sugieren que existen respuestas adaptativas en cada población que pueden ser explicadas a partir de la morfología funcional o la selección sexual.

### Abstract

In recent years the use of phylogenies to infer evolutionary processes have become common, and the use of them through phylogenetic comparative methods (PCM) give a chance to evaluate them. Recently, population – level phylogenetic hypotheses have become available for many species, making it possible to apply PCM<sup>15</sup> directly to the level at which is possible to evaluate the evolution of different traits. Aims of this work are to identify patterns of evolutionary correlations, and estimate phylogenetic effects and independent evolution in different morphological and reproductive traits of eight populations (races) of *Sceloporus grammicus*; data was analyzed with COMPARE, and the evolutionary correlation was estimated with the Phylogenetic Independent Contrast method (PIC), and the phylogenetic and independent proportions were estimated with the Autocorrelation model. The results suggest that PCM<sup>15</sup> identify evolutionary correlations and independent evolution in many morphological and reproductive traits. These results suggest that variation below the species level is important to identify microevolutionary process and adaptative values in some traits.

## Introducción

Una de las tendencias más recientes en los estudios de ecología evolutiva es el empleo de las filogenias para inferir distintos procesos evolutivos en las especies que componen un grupo. Particularmente, existen dos aspectos que han llamado la atención, la evolución de los caracteres y las respuestas adaptativas de estos. Una forma de abordar su estudio es mediante técnicas de análisis comparativo que en su diseño consideren las relaciones filogenéticas de las especies y desde un punto de vista estadístico, evalúen las correlaciones entre caracteres y las tasas de cambio que se han dado a lo largo de la historia evolutiva del grupo (*sensu* Harvey & Pagel 1991; Harvey & Purvis, 1991). Si además de contar con una hipótesis filogenética de las especies se conocen otros aspectos como su comportamiento, reproducción, morfología y el hábitat que explotan, es posible realizar predicciones más robustas acerca de los patrones y procesos del grupo (Losos & Miles 1994).

Los Métodos Comparativos Filogenéticos (MCF) suponen que no existe independencia estadística ni biológica entre un grupo de especies, debido a que tienen relaciones jerárquicas con otros taxa y por tanto ancestros comunes (Martins 1995). La no independencia filogenética tiene implicaciones para algunos aspectos de los análisis estadísticos; p. ej. pruebas de hipótesis, pruebas para identificar correlaciones entre caracteres (Felsenstein 1985). No obstante, la fracción de la varianza que es considerada no independiente de la filogenia está influida por la relación evolutiva que guardan las especies de un grupo y los procesos evolutivos que actúan sobre cada una.

Uno de los propósitos originales de los MCF es cuantificar los patrones de covariación entre distintos caracteres (Dunham & Miles 1985). Así, cuando las especies de un grupo taxonómico comparten varios caracteres, los análisis por medio de MCF permiten distinguir entre caracteres compartidos debido a descendencia común o respuestas adaptativas debido a variaciones ambientales. Contrariamente, los métodos comparativos tradicionales (MCT) no permiten distinguir este tipo de procesos; p. ej. el coeficiente de correlación de Pearson. Esto se debe, principalmente, a que no toman en cuenta el conocimiento de la historia evolutiva del grupo que estudian (ver Martins & Hansen, 1996; Morales 2000).

Supongamos, una filogenia (figura 2.1 a) 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 2.1 b (Harvey & Pagel, 1991; Martins, 1995). La primera situación ejemplifica lo 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).

Los análisis con MCF a nivel interspecífico y a niveles taxonómicos superiores, han dado evidencias sobre efectos filogenéticos (debido a descendencia común) y también sobre respuestas con valor adaptativo. Distintos autores han utilizado la perspectiva de los MCF para evaluar el comportamiento (Martins 1993; Downes & Adams 2001), tasas de evolución fenotípica (Martins 1994), la evolución de la talla (Pianka 1995), la covariación entre caracteres de historia de vida (Bauwens & Díaz-Uriarte 1997; Niewiarowski *et al.*, 2004) y comportamiento (Schulte *et al.*, 2004).

A nivel interespecífico, los análisis comparativos filogenéticos han demostrado su funcionalidad para interpretar los patrones y procesos en un grupo de especies (Losos & Miles 1994). No obstante, los análisis por debajo del nivel de especie (poblaciones) complementan la visión actual acerca de la evolución de los caracteres (Garland *et al.*, 1992); donde el análisis de los caracteres entre dos poblaciones de la misma especie provee información sobre procesos microevolutivos, mientras que el análisis de los nodos en la filogenia da información sobre procesos macroevolutivos.

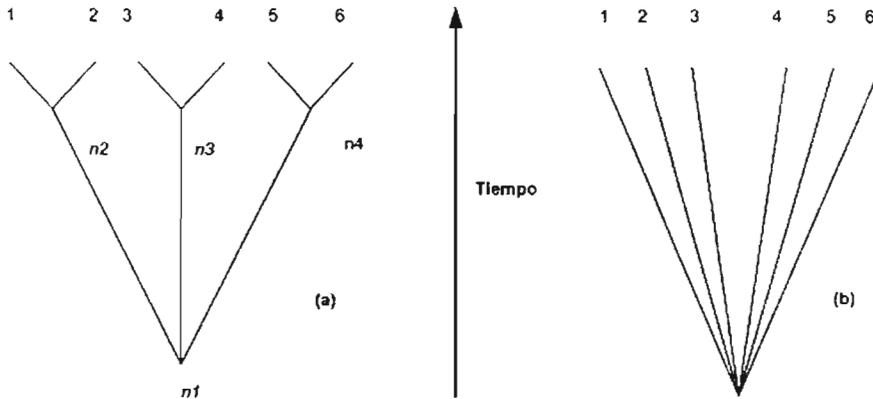


Figura 2.1- En la filogenia (b) se muestran seis especies que evolucionaron simultáneamente desde un ancestro común. Esta situación que viola el concepto estadístico de independencia, y además supone que las especies han presentado la misma tasa de cambio evolutivo. La filogenia (a) exhibe una situación más real, donde se conocen las relaciones filogenéticas entre las especies por medio de una estructura jerárquica. Donde las especies tienen un ancestro común  $n1$ , y a la vez las seis especies actuales presentan sus respectivos estados ancestrales  $n2$ ,  $n3$  y  $n4$ , a partir de los cuales han evolucionado independientemente (Harvey & Pagel, 1991).

Recientemente, con el incremento de la capacidad y diversidad de herramientas para los análisis comparativos filogenéticos, y con la disposición de filogenias moleculares es posible evaluar la evolución de caracteres a nivel poblacional. Además, existe una gran oportunidad para averiguar el papel de la selección natural en distintas poblaciones de una especie. Si estos análisis se conjugan con estudios experimentales; p. ej. jardín común, relación morfología – desempeño, se contará con evidencias robustas acerca de la evolución de las poblaciones y su interfase con el nivel de especie.

El complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) presenta poblaciones que se distribuyen desde la parte sur de Texas hasta el centro de México, y está compuesto por ocho razas con números cromosómicos que van de  $2n=32$  a  $2n=46$  (Arévalo *et al.*, 1991, 1994). En la parte central de México, las razas se encuentran en diferentes ambientes, que van desde las zonas con matorral xerófilo hasta distintos tipos de bosques; encino, pino, abeto. Lo anterior permite suponer que además de las diferencias cromosómicas, existen diferencias fenotípicas entre las razas debido a que están sujetas a diferentes presiones ambientales.

Actualmente, se cuenta con una filogenia robusta de las ocho razas del complejo *S. grammicus*. Esta fue construida con la información de 2479 pares de bases de ADN mitocondrial (DNAMt), y resuelve las relaciones filogenéticas entre las ocho razas. En esta parte del trabajo, se utilizara la filogenia propuesta por Arévalo *et al.*, (1994) para analizar la evolución de 10 caracteres morfológicos y tres reproductivos en las ocho poblaciones de *S. grammicus*. No obstante, esta filogenia no contiene información acerca de la longitud de las ramas, por lo que fue necesario realizar un nuevo análisis a partir de las secuencias de DNAMt de las mismas razas. Los métodos para estimar los patrones evolutivos de éstos caracteres son Contrastes Filogenéticamente Independientes (Felsenstein 1985) y Autocorrelación Filogenética (Cheverud *et al.*, 1985).

### *Contrastes Filogenéticamente Independientes*

Felsenstein (1985) propuso el primer modelo estadístico que utiliza las filogenias para el análisis de caracteres continuos. El modelo se denomina Contrastes Filogenéticamente Independientes (CFI). Felsenstein (1985) 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 las 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 & Pagel 1991; Garland & Ives 2000; Morales 2000). Igualmente, supone que cada especie ha evolucionado a través del modelo de movimiento browniano. El cual es un proceso aleatorio modelado en la Física por el movimiento de las moléculas afectadas por la variación térmica en un líquido. Si 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 2.2), 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. El resultado del total de esos movimientos tendrá una distribución normal con una media igual a cero y varianza proporcional a  $t_1$  (Martins 1996).

El modelo de CFI supone que cada caracter ha evolucionado con diferentes tasas de cambio en el tiempo. Así, mientras la varianza acumulada en un caracter  $X$  es  $s_x^2$ , la varianza en otro caracter  $Y$  (con el cual puede estar correlacionado) es  $s_y^2$ , (Felsenstein 1985). Así, los procesos de diversificación suceden a causa de la acumulación de la variación a lo largo de su evolución.

Con base en lo anterior, el modelo de CFI examina de forma no direccional la covariación filogenética entre los valores de diferentes caracteres (Felsenstein 1985; Harvey & 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 2.3). Los CFI pueden ser utilizados para analizar filogenias poblacionales, proporcionando información acerca de procesos microevolutivos en las ramas superiores de la filogenia, y de procesos macroevolutivos en los nodos inferiores de las misma (Garland *et al.*, 1992).

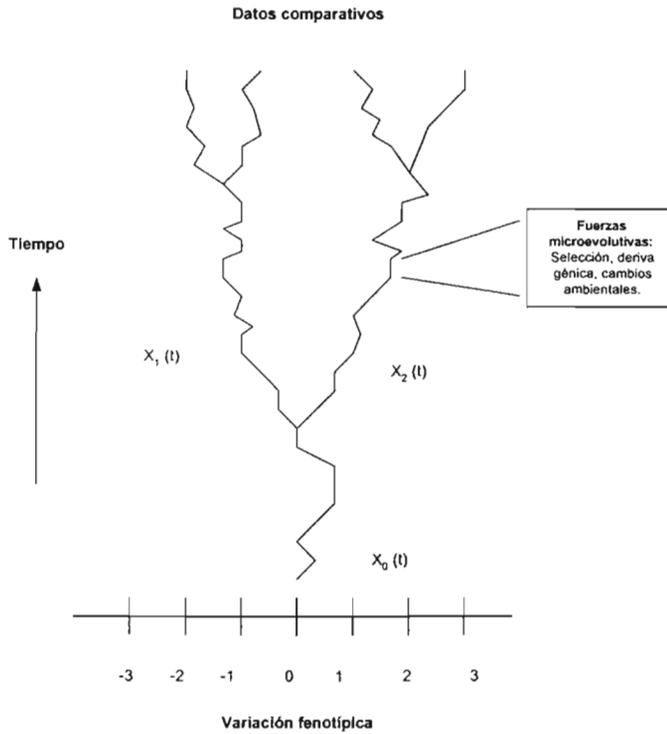


Figura 2.2- Filogenia hipotética para cuatro linajes, donde se muestra que a partir de un estado ancestral evolucionaron los cuatro linajes actuales por medio de procesos aleatorios. El ancestro presenta valores de tiempo y varianza iguales a cero. Así, el valor de cada paso evolutivo está dado por la suma de todos los pasos previos (Martins, 1996).

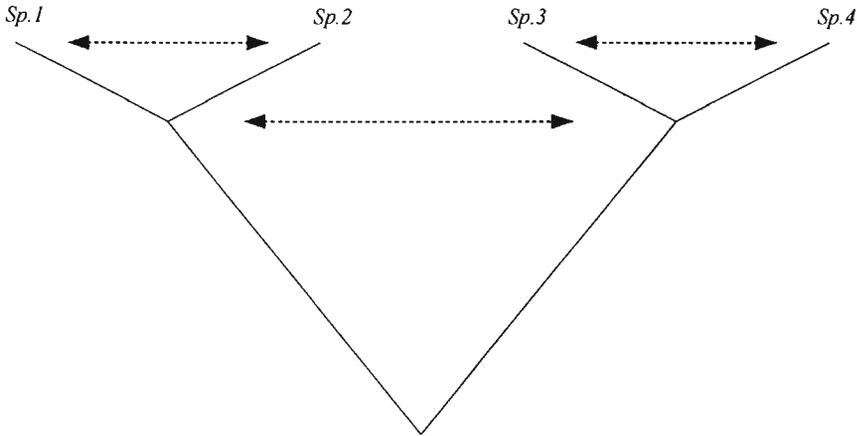


Figura 2.3- Representa la comparación de tipo no direccional. Donde los pares de especies o estados ancestrales se comparan a través de un mismo carácter. Así, las comparaciones se realizan a un mismo nivel taxonómico (Harvey & Pagel, 1991).

### Autocorrelación Filogenética

Cheverud *et al.*, (1985) propusieron un método adicional y que se complementa con los CFI. El Modelo de Autocorrelación Filogenética (MAF) utiliza la información filogenética para estimar cuantitativamente la varianza total asociada a un carácter (T), y fracciona en su componente filogenético (F) y específico (E) (Harvey & Pagel 1991; Martins 2000). Por tanto:

$$T = F + E$$

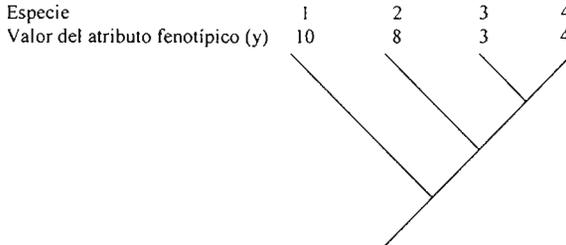
El modelo de autocorrelación filogenética se representa por la ecuación:

$$y = \rho W y + \epsilon$$

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  $n \times n$ , 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 (figura 2.4).  $\rho W y$  es un vector que predice la porción filogenética (F) del valor  $y$  (T), y  $\epsilon$  representa el vector de los valores residuales (E) del carácter que no pueden ser predichos por  $\rho W y$ . Por tanto, el valor de  $\epsilon$  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 & Pagel (1991) ejemplificaron el modelo empleando una filogenia con cuatro especies y distintos valores asignados a un caracter 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.



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.

$$\begin{pmatrix} y \\ 10 \\ 8 \\ 3 \\ 4 \end{pmatrix} = 0.49 \begin{pmatrix} W \\ 1 & 1/6 & 1/6 & 1/6 \\ 1/6 & 1 & 1/2 & 1/2 \\ 1/6 & 1/2 & 1 & 1 \\ 1/6 & 1/2 & 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y \\ 10 \\ 8 \\ 3 \\ 4 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varepsilon \\ 3.88 \\ 1.55 \\ -3.21 \\ -2.21 \end{pmatrix}$$

Donde se obtiene el siguiente resultado:

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

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 (*sensu* 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. 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 & 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.

En este capítulo, se utilizarán los modelos filogenéticos de autocorrelación y de contrastes para determinar en qué medida los caracteres morfológicos y reproductivos de las razas del complejo *S. grammicus*, son consecuencia de los efectos filogenéticos o de evolución independiente. Además, se analizaron los caracteres por medio de un método convencional (correlación de Pearson) para comparar los resultados entre ambos métodos.

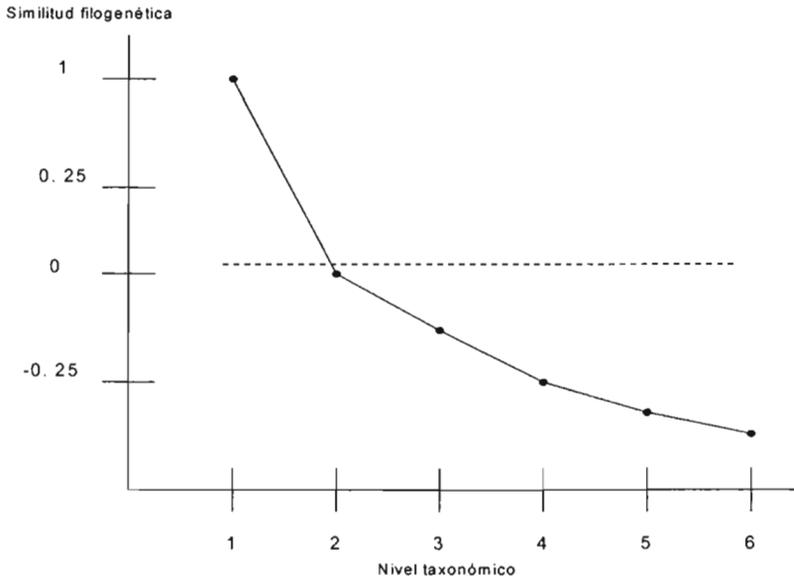


Figura 2.4- Se muestra la similitud filogenética en función del nivel taxonómico, donde: 1 = género, 2 = familia, 3 = superfamilia, 4 = infraorden, 5 = suborden, 6 = orden. Lo que evidencia la presencia de un patrón filogenético, en el cual los niveles taxonómicos más cercanos son más parecidos. La línea discontinua muestra la ausencia de dicho patrón (Cheverud *et al.*, 1985).

## Objetivos

- 1) Identificar los patrones de correlación evolutiva y ecológica entre distintos caracteres morfológicos y reproductivos de las ocho poblaciones de *S. grammicus*.
- 2) Estimar la influencia filogenética y la evolución independiente en diferentes caracteres morfológicos y reproductivos de las ocho poblaciones de *S. grammicus*.

## Hipótesis

Dado que las razas del complejo *S. grammicus* utilizan la estructura del hábitat de diferente manera (capítulo 1), y que existen evidencias de variación cromosómica entre ellas. Supongo, que en cada población existe una alta tasa de evolución independiente en los caracteres morfológicos y reproductivos.

## Métodos

### *Caracteres morfológicos y reproductivos*

De todos los individuos recolectados en el campo, depositados en colecciones científicas y personales (ver apéndice 1) se cuantificaron 10 medidas morfológicas: longitud hocico cloaca (LHC), altura de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AnC), longitudes del fémur (LF), de la tibia (LT), del metatarso (LMT), del humero (LH), del radio (LR) y del metacarpo (LMC). Todas estas medidas se cuantificaron con calibrador análogo (0.02 mm.), y sólo los individuos con todos los segmentos intactos fueron considerados. Además, a todas las hembras preñadas o que presentara desarrollo embrionario avanzado, entre los estadios 35 y 40, se estimaron 3 caracteres reproductivos: tamaño de la camada (TC), masa total de la camada (MC, grs.) y el esfuerzo por cría (grs.) ( $EC = \text{peso por cría} / \text{peso total de la camada}$ ). Los dos últimos caracteres se cuantificaron con balanza semianalítica (0.05 grs.). Toda la información acerca de la morfología y reproducción se vació en una matriz, para estimar la media y la desviación estándar representativa de cada raza, y utilizarlas en los análisis comparativos filogenéticos.

### *Filogenia del complejo *Sceloporus grammicus**

La filogenia más reciente y completa realizada para el género *Sceloporus* fue propuesta por Wiens & 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). En la filogenia propuesta por Wiens & Reeder (1997), el grupo *S. grammicus* aparece compuesto por seis especies: *S. anahuacus*, *S. asper*, *S. grammicus*, *S. heterolepis*, *S. palaciosi* y *S. shannonorum*. Sin embargo, cuestionan la validez de *S. anahuacus* como especie taxonómica y la necesidad de resolver la situación de las especies incipientes dentro del complejo *S. grammicus*.

Arévalo *et al.*, (1991) realizaron un análisis de más de 90 poblaciones del complejo, y propusieron en un dendograma las relaciones entre las razas, que eran representadas por diferente número de poblaciones en el centro del país. Sin embargo, este trabajo distaba de ser un análisis filogenético que considerara todos los supuestos necesarios para ello. Posteriormente, Arévalo *et al.*, (1994) propusieron una filogenia basada en el análisis de 2429 pares de bases de DNAmT. Para esto, recolectaron individuos de las ocho razas cromosómicas en igual número de poblaciones, y obtuvieron un solo árbol más parsimonioso (Arévalo *et al.*, 1994; ver figura 7 en la página 412).

No obstante, esta filogenia no contiene información acerca de la longitud de las ramas, por lo que fue necesario realizar un nuevo análisis a partir de las secuencias de DNAmT de las mismas razas; depositadas en GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), y con los números de acceso L32578 (HS), L32579 (LS), L32580 (F6), L32581 (F5), L32582 (F5+6), L32583 (FM3), L32584 (FM1), L32585 (FM2) y L32586 para el grupo externo *S. grammicus grammicus* ( $2n=32$ ). Para obtener la hipótesis filogenética que contara con la información necesaria para los análisis comparativos filogenéticos se utilizó el programa PAUP v4.0.

## *Análisis comparativos filogenéticos*

Para obtener los contrastes filogenéticamente independientes se utilizó el programa COMPARE v4.6 (Martins 2004) y, de acuerdo al procedimiento propuesto por Garland *et al.*, (1992) se diagnosticó la longitud de las ramas en la filogenia obtenida por medio del análisis de las secuencias depositadas en GenBank; para esto se utilizó el módulo PDTREE (Midford *et al.*, 2003) en el programa Mesquite (Maddison & Maddison 2004).

En diversos grupos de lagartijas se ha demostrado que la talla (LHC) es un carácter altamente correlacionado con otras variables morfológicas y reproductivas, y que afecta el comportamiento estadístico de las relaciones entre otros caracteres (Dunham & Miles 1985); lo que puede alterar las interpretaciones acerca del significado biológico de la relación entre ellos. Por tanto, para eliminar el efecto de la talla sobre el resto de los caracteres, se realizaron regresiones de los contrastes independientes (obtenidos por COMPARE), de todos los caracteres contra la LHC, y se obtuvieron los residuales (contrastos libres del efecto de la talla). Asimismo, de estos contrastes se obtuvieron todas las correlaciones, lo que permitió identificar las correlaciones evolutivas entre pares de caracteres.

Para comparar los resultados de las correlaciones evolutivas, se obtuvieron las correlaciones ecológicas de los valores crudos de los mismos caracteres, a los que también se les aplicó el análisis de regresión para dejarlos libres del efecto de la talla. A los residuales de esta regresión se les comprobó la normalidad, y posteriormente se utilizó el método de correlaciones de Pearson, que es considerado como un método comparativo tradicional (TIPS; Martins 1996); así pues, las correlaciones significativas explican que los pares de caracteres están relacionados ecológicamente. Si ambos métodos resultan en correlaciones significativas entre un mismo par de caracteres, es posible inferir que existe inercia filogenética en esa relación (Price 1997).

Además, se utilizó el modelo de autocorrelación filogenética (MAF) (Cheverud *et al.*, 1985) para estimar la proporción de evolución independiente y filogenética en cada carácter. Se estimó el estadístico  $R^2$  (coeficiente de determinación) que representa la proporción de la varianza que está explicada por la filogenia del grupo;  $R^2 = 1 - (\sigma^2 / \text{varianza de } y)$ . Donde  $\sigma^2$  es el error de la varianza, y representa la varianza de los valores originales estandarizados, ambos resultados son proporcionados por COMPARE. También se estimó el coeficiente de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ), que en caso de ser negativo indica que las razas tienden a ser diferentes entre sí, un valor positivo indica la situación contraria (Cheverud *et al.*, 1985; Harvey & Pagel 1991).

## **Resultados**

El análisis heurístico (1000 replicas) de las 2429 pares de bases de DNAmT dio como resultado un árbol más parsimonioso con una longitud de 689 pasos con un índice de consistencia (IC) de 0.618, y se obtuvo la información sobre la longitud de las ramas ancestrales y terminales, que es representada por el número de sustituciones de DNAmT después de cada radiación (figura 2.5); en el caso de las razas F5+6 y FM2 el número de sustituciones fue igual a cero, y fue necesario utilizar un valor de 0.1 para evitar que los análisis comparativos filogenéticos presentaran resultados erróneos (ver Purvis & Garland 1993).

Se obtuvieron 395 datos morfológicos y 86 reproductivos (tabla 2.1) de todas las razas, y consistentemente con otros trabajos (Dunham & Miles 1985; Bauwens & Díaz-Uriarte 1997), los

análisis de regresión de la talla (LHC) contra los caracteres morfológicos y reproductivos, demuestran que el tamaño corporal tiene un importante efecto sobre la variación de los caracteres en las razas del complejo *S. grammicus* (tabla 2.2).

El análisis de contrastes filogenéticamente independientes (CFI) demuestra que existen correlaciones evolutivas entre pares de caracteres asociados al diseño de la cabeza, las extremidades y la reproducción (tabla 2.3). Además, se observan algunas correlaciones entre caracteres 'combinados' (por ejemplo, LT - LC; uno relacionado a la función locomotora y otro al diseño de la cabeza), sin embargo, desde el punto de vista del desempeño entre ambos caracteres, estas correlaciones son consideradas como espurias, dado que no necesariamente explican la fuerza de la relación lineal entre los pares de caracteres.

En el diseño de la cabeza se observan correlaciones significativas, evolutiva y ecológica, entre los caracteres AC - AnC (tabla 2.3), y una correlación evolutiva marginalmente significativa entre AC - LC. Asimismo, los caracteres del diseño de las extremidades presentan correlaciones evolutivas significativas entre 10 pares de caracteres, y ecológicas entre 9 pares de caracteres. Las tres características reproductivas también muestran correlaciones significativas de ambos tipos; positiva entre los caracteres TC - MC, y negativas entre TC - EC y MC - EC.

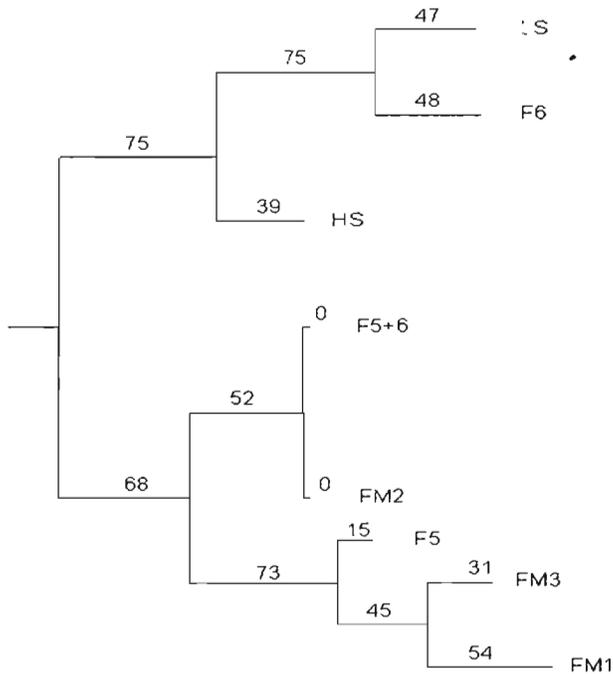


Figura 2.5- Hipótesis filogenética utilizada para los análisis comparativos, basada en 2429 pares de bases alineadas de DNAmT. Después de 1000 replicas se obtuvo un árbol más parsimonioso con una longitud de 689 pasos. La longitud de las ramas está indicada por los números arriba de ellas, y representa el número de sustituciones de DNAmT; en el caso de las razas F5+6 y FM2 se utilizó el valor de 0.1 para evitar análisis erróneos de los métodos (ver Purvis & Garland 1993).

Tabla 2.1- Número de caracteres morfológicos y reproductivos analizados para cada una de las razas del complejo *S. grammicus*.

Raza / caracter	Morfológicos	Reproductivos
LS	44	8
F6	106	36
HS	86	12
F5+6	54	5
FM2	29	5
F5	11	7
FM3	32	7
FM1	33	6
<b>Total</b>	<b>395</b>	<b>86</b>

Tabla 2.2- Regresiones de la talla contra doce caracteres morfológicos y reproductivos, tanto sobre los contrastes independientes como sobre los datos crudos. TIPS = valores fenotípicos observados, CFI = contrastes filogenéticamente independientes, ns = no significativo, R<sup>2</sup> = coeficiente de determinación, F = prueba de significancia.

Caracter	R <sup>2</sup>		F (p-value)	
	CFI	TIPS	CFI	TIPS
AC	0.983	0.779	295.6 (0.00001)	21.16 (0.003)
LC	0.487	0.904	ns	56.34 (0.0002)
AnC	0.987	0.839	3.83 (0.000006)	31.23 (0.001)
LF	0.898	0.254	44.23 (0.001)	ns
LT	0.011	0.584	ns	8.41 (0.02)
LMT	0.875	0.121	34.84 (0.001)	ns
LH	0.882	0.558	37.47 (0.001)	7.56 (0.03)
LR	0.902	0.506	45.8 (0.001)	6.15 (0.05)
LMC	0.988	0.842	395.4 (0.000005)	32.03 (0.001)
TC	0.958	0.209	114.3 (0.0001)	ns
MC	0.952	0.585	100 (0.0001)	8.45 (0.03)
EC	0.925	0.098	61.25 (0.0005)	ns

Morfológicos: AC= altura de la cabeza, LC= largo de la cabeza, AnC= ancho de la cabeza, LF= longitud fémur, LT= longitud tibia, LMT= longitud metatarso, LH= longitud humero, LR= longitud radio, LMC= longitud metacarpo; reproductivos: TC= tamaño camada, MC= masa camada, EC= esfuerzo por cría.

Tabla 2.3- Correlaciones evolutivas libres del efecto de la talla para 9 caracteres morfológicos y 3 reproductivos de 8 razas del complejo *S. grammicus*, obtenidas por CFI (debajo de la diagonal) y correlaciones ecológicas obtenidas por TIPS (arriba de la diagonal). Valores críticos del coeficiente de correlación; para CFI (5 g.l.)  $r_{0.05, 5} = 0.67$ ;  $r_{0.01, 5} = 0.83$ . Para TIPS (6 g.l.)  $r_{0.05, 6} = 0.62$  y  $r_{0.01, 6} = 0.79$ . En negritas se muestran las correlaciones entre caracteres combinados, consideradas como espurias dado que no necesariamente explican la fuerza de la relación lineal entre los pares de caracteres.

Caracter	AC	LC	AnC	LF	LT	LMT	LH	LR	LMC	TC	MC	EC
AC	1	0.25	0.73*	0.01	0.24	-0.39	-0.11	-0.32	<b>0.89</b>	-0.23	0.27	0.18
LC	-0.63	1	0.45	<b>0.82</b>	<b>0.89</b>	0.57	<b>0.84</b>	<b>0.67</b>	0.27	0.27	0.61	-0.22
AnC	0.92**	-0.57	1	0.01	0.53	-0.15	0.09	-0.17	0.56	0.15	0.60	-0.15
LF	-0.64	<b>0.96</b>	-0.64	1	0.72*	0.79**	0.87**	0.81**	0.03	0.39	0.40	-0.29
LT	-0.43	<b>0.94</b>	-0.33	0.86**	1	0.70*	0.70*	0.50	0.20	0.22	0.41	-0.05
LMT	<b>-0.81</b>	<b>0.91</b>	<b>-0.74</b>	0.94**	0.83**	1	0.75*	0.75*	-0.34	0.35	0.09	-0.14
LH	<b>-0.73</b>	<b>0.99</b>	<b>-0.67</b>	0.98**	0.90**	0.97**	1	0.96**	0.06	0.34	0.52	-0.29
LR	<b>-0.81</b>	<b>0.95</b>	<b>-0.76</b>	0.97**	0.82*	0.98**	0.98**	1	-0.11	0.35	0.40	-0.32
LMC	<b>0.91</b>	-0.39	<b>0.76</b>	-0.44	-0.18	-0.62	-0.52	-0.63	1	-0.50	0.13	0.41
TC	0.41	-0.35	0.59	-0.27	-0.29	-0.34	-0.32	-0.33	0.05	1	0.72*	-0.96**
MC	0.40	0.04	0.60	0.04	0.15	-0.12	0.00	-0.07	0.18	0.86**	1	-0.79**
EC	-0.36	0.32	-0.52	0.23	0.29	0.32	0.28	0.28	0.00	-0.99**	-0.86**	1

AC= altura de la cabeza, LC= largo de la cabeza, AnC= ancho de la cabeza, LF= longitud fémur, LT= longitud tibia, LMT= longitud metatarso, LH= longitud humero, LR= longitud radio, LMC= longitud metacarpo, TC= tamaño camada, MC= masa camada, EC= esfuerzo por cría.

Considerando que el efecto de la talla sobre el resto de los caracteres fue eliminado, los resultados de las correlaciones evolutivas y ecológicas sugieren que no existe ningún efecto alométrico sobre el comportamiento de dichas relaciones.

Particularmente, los resultados de los métodos de CFI y TIPS (correlaciones ecológicas) proveen información sobre el significado biológico de las relaciones entre los pares de caracteres. Por ejemplo, la correlación evolutiva entre AC – LC ( $r = -0.63$ ) es negativa y marginalmente significativa, por el contrario la correlación ecológica ( $r = 0.25$ ) de este mismo par de caracteres es positiva, y aunque alejada de ser significativa, demuestra un cambio en esta relación que pudo darse en alguna de las radiaciones dentro del complejo, y puede estar asociado a la variación de otros caracteres como la alimentación, cortejo o combate. Asimismo, las correlaciones significativas obtenidas por medio de ambos métodos, hacen suponer que hay inercia filogenética en la relación entre los caracteres. En consecuencia, el origen de esta relación se dio en la historia evolutiva del complejo y se ha mantenido hasta la actualidad, quizá demostrando la existencia de una disyuntiva cuando hay más de dos caracteres involucrados; por ejemplo, entre los tres caracteres reproductivos.

El análisis del MAF (tabla 2.4) muestra que los caracteres asociados al diseño de la cabeza (AC, LC y AnC) y a las extremidades (LMT, LH, LR, LMC) presentan coeficientes de autocorrelación ( $\rho$ ) positivos, lo que indica que las razas tienden a ser semejantes entre sí en estos caracteres, lo que puede ser un reflejo de constancia evolutiva debido a selección estabilizadora o falta de mutaciones (Cheverud *et al.*, 1985). Asimismo, los caracteres relacionados con las extremidades traseras (LF y LT) tienen los valores de  $\rho$  más bajos, sugiriendo que las razas presentan diseños distintos de extremidades traseras, esto hace suponer que las extremidades traseras se han modificado a lo largo de la evolución del complejo, y que posiblemente ha sido en respuesta a las variaciones ambientales donde se han establecido las distintas razas.

Ahora bien, la proporción de varianza explicada por la filogenia ( $R^2$ ) es baja, variando entre el 13% y hasta el 19%, lo que sugiere que hay poca influencia de la historia del complejo sobre la variación de los caracteres, y que la mayor parte de ésta se da como consecuencia de procesos ecológicos.

Tabla 2.4- Valores del coeficiente de autocorrelación ( $\rho$ ) y del coeficiente de determinación ( $R^2$ ) para 10 caracteres morfológicos y 3 reproductivos en 8 razas del complejo *S. grammicus*. Ningún coeficiente de autocorrelación es significativo.

Caracter	Coeficiente de autocorrelación ( $\rho$ )			$R^2$		
	Ambos	♀	♂	Ambos	♀	♂
LHC	0.15	0.15	0.15	0.14	0.14	0.14
AC	0.10	0.23	-0.04	0.13	0.16	0.13
LC	0.13	0.02	0.20	0.14	0.13	0.15
AnC	0.10	0.14	0.08	0.13	0.14	0.13
LF	-0.15	-0.10	-0.14	0.14	0.13	0.14
LT	-0.37	-0.36	-0.20	0.19	0.19	0.15
LMT	0.15	-0.01	0.12	0.15	0.13	0.14
LH	0.07	-0.09	0.09	0.13	0.13	0.13
LR	0.13	0.00	0.25	0.13	0.12	0.18
LMC	0.25	0.29	0.33	0.17	0.21	0.19
TC	----	-0.70	----	----	0.47	----
MC	----	0.03	----	----	0.13	----
EC	----	-0.68	----	----	0.43	----

## Discusión

Los resultados del modelo de CFI demuestran que existen correlaciones evolutivas entre los caracteres morfológicos y reproductivos, lo que sugiere que se originaron cuando el complejo de razas radió del grupo *S. grammicus*, y estas correlaciones se han mantenido hasta la actualidad (tabla 2.3). Porter & Sites (1986) y Sites & Moritz (1987) explicaron que la ubicación geográfica de las poblaciones de cada raza está relacionada con el tipo de vegetación en que habitan, lo que provee información indirecta acerca de los factores que determinan algunas de las relaciones entre el diseño morfológico y la estructura del hábitat, obtenidas en este trabajo.

Así pues, sugiero que el diseño de las extremidades en las razas del complejo *S. grammicus* se originó tempranamente, debido a que cada raza colonizó un hábitat donde consistentemente fue favorecido un diseño morfológico de las extremidades, asimismo, supongo que el régimen de selección que ha actuado sobre estos caracteres se ha mantenido hasta la actualidad en las distintas poblaciones. Lo que permite especular que existe algún grado de inercia filogenética en algunas de las correlaciones entre los caracteres, que determinan el diseño de las extremidades, esto, tomando en cuenta que existe una respuesta común de los caracteres a las presiones selectivas.

Schulte *et al.*, (2004) analizaron desde una perspectiva filogenética, y con análisis estadísticos multivariados, la relación entre la morfología, estrategia de escape y estructura del microhábitat en diferentes especies de lagartijas del género *Liolaemus*. Contrario a los resultados obtenidos en este trabajo, ellos observaron que no existe relación entre el diseño morfológico y el hábitat que utilizan los saurios. Mencionan que esto puede ser a causa de que el microhábitat donde se encuentran las poblaciones de *Liolaemus* es relativamente homogéneo y generalmente

carente de planos verticales. Lo que en consecuencia no representa una presión selectiva hacia las demandas funcionales (para el desplazamiento) de los saurios.

Asimismo, Zaaf & Van Damme (2001) investigaron desde un punto de vista filogenético y de la estadística multivariada, la morfología de las extremidades en diferentes especies de la familia Gekkonidae. De acuerdo al tipo de actividad de cada especie, las agruparon en escaladoras y terrestres. Ellos concluyen que no existe consistencia entre el tipo de actividad de las especies y las dimensiones de las extremidades, lo que difiere con algunas de las evidencias que han proporcionado otros grupos de saurios (*Anolis*; Losos 1990 b; *Urosaurus*; Herrel *et al.*, 2001 a), y las obtenidas en este trabajo con las razas del complejo *S. grammicus*.

No obstante, Zaaf & Van Damme (2001) mencionan que el ajuste entre el diseño de las extremidades y el uso del hábitat de los geckos, puede explicarse por que la selección natural ha actuado sobre otros caracteres; como lo puede ser la presencia de parches adhesivos en la punta de los dedos. Lo que de acuerdo con ellos, restringiría la variabilidad del diseño de las extremidades en función del microhábitat.

El significado adaptativo de un caracter puede ser evaluado por medio de la intensidad de la correlación que mantiene con otro caracter o con al ambiente (Price 1997). Desde el punto de vista de la biomecánica y el desempeño ecológico, considero que el diseño de las extremidades representa un valor adaptativo en cada una de las razas del complejo *S. grammicus*, no obstante, es necesario realizar estudios que evalúen cómo se modifica la adecuación en función del uso del hábitat y la morfología de las razas.

El modelo de autocorrelación filogenética (MAF) demuestra que en un par de caracteres (LF y LT, ver tabla 2.4) las razas son diferentes entre sí, y que la filogenia explica poca de la variación de los caracteres. Lo que refleja que a lo largo de la historia del complejo, estos caracteres han sido poco constantes en su diseño. Cabe destacar, que este patrón se mantiene tanto en hembras como en machos, y quizá sea un indicador de ausencia de dimorfismo sexual en estos caracteres (tabla 2.4).

Por el contrario, el resto de los caracteres tienden a ser semejantes entre las razas, y además presentan escasa influencia de la filogenia. Lo que puede ser resultado de dos causas: 1) selección natural estabilizadora o 2) falta de mutaciones que no promuevan cambios en el diseño de estos caracteres (Cheverud *et al.*, 1985). Por tanto, es posible suponer que las variables del hábitat, utilizadas en este trabajo, tienen poca influencia sobre ellos; quizá sea necesario incluir otras variables (por ejemplo; comportamiento, alimentación, fisiología, estructura muscular) que expliquen la variación de los caracteres. Así pues, la información de las diferencias morfológicas entre las razas y de el tipo de hábitat que utilizan, permite inferir cuales son las variables ambientales que promueven la variación de los caracteres, e identificar la manera en que han cambiado a lo largo de la historia, y con esto proponer hipótesis sobre la plasticidad de los caracteres (Travis 1994).

Por otro lado, los caracteres reproductivos analizados por medio de los dos métodos comparativos filogenéticos, reflejan la existencia de una disyuntiva entre ellos. Los métodos de CFI y TIPS identificaron correlaciones positivas y significativas entre los caracteres MC y TC, y a la vez estos dos caracteres presentan correlaciones negativas y significativas con el caracter EC. Estos resultados son consistentes con los planteamientos de la teoría de historias de vida, lo que sugiere que hay patrones reproductivos que se conservan por debajo del nivel de especie, y que hay procesos microevolutivos actuando.

Asimismo, el MAF muestra que los tres caracteres reproductivos tienen distintos grados de influencia filogenética, siendo el TC y el EC los que tienen mayor efecto histórico, y además son los que demuestran ser más diferentes entre las razas, debido al valor negativo del coeficiente

de autocorrelación (ver tabla 2.4). Al complementar estos resultados con los CFI y los TIPS, y desde el punto de vista de la evolución de la historia de vida del complejo esto es importante, ya que permite inferir dos aspectos: 1) que en cada raza el esfuerzo por cría (EC) y el tamaño de la camada (TC) se han relacionado negativamente a lo largo de su evolución, y que hay efectos históricos acumulados hasta la actualidad y 2) que la relación entre la masa de la camada (MC) y el esfuerzo por cría (EC) refleja que la inversión energética por cada cría de la camada está definida más por causas ecológicas que evolutivas. Los análisis comparativos filogenéticos aplicados en las razas del complejo, corroboran los planteamientos de la teoría de historia de vida, relacionados con los tres caracteres reproductivos considerados, y sugieren que en algunos de ellos hay alta influencia filogenética, y aunque no es significativa, provee información sobre la dirección que pueden tomar otros estudios.

Los trabajos de Dunham & Miles (1985), Miles & Dunham (1992) y Niewiarowski *et al.*, (2004), proporcionan un punto de comparación para el presente estudio; debido a que emplean análisis comparativos desde un punto de vista filogenético. No obstante que los dos trabajos de Dunham y Miles fueron realizados a niveles taxonómicos superiores, ambos dan la oportunidad de identificar en qué nivel taxonómico se explica la mayor proporción de la variación para los caracteres de historia de vida.

Dunham & Miles (1985) analizaron distintos caracteres de historia de vida de 112 especies de reptiles (lagartijas y serpientes). Para el análisis de sus datos utilizaron el modelo de autocorrelación filogenética, y en sus resultados observaron que existen efectos filogenéticos significativos en la edad a la madurez, el tamaño de la camada, la frecuencia de la camada, y además correlación negativa entre estos dos últimos caracteres. Asimismo, Miles & Dunham (1992) estimaron que entre el 14-64 % de la variación en los caracteres de historia de vida de 130 especies de lagartijas, es explicada a nivel de Familia. Ellos identificaron que entre el 13-47 % de la variación de los caracteres reproductivos evaluados es explicada por niveles taxonómicos superiores, no obstante, también identificaron que existe variación que es explicada por evolución independiente, lo que permite inferir que los procesos microevolutivos guiados por selección natural son una importante fuente de variación.

Contrario a los resultados de Niewiarowski *et al.*, (2004), en este trabajo se identificaron disyuntivas entre los caracteres los tres caracteres reproductivos, y además se observa que la filogenia explica entre el 43-47 % de la variación en dos de los caracteres (TC y EC). Quizá, el trabajo de Niewiarowski *et al.*, (2004) sea el primero en utilizar MCF a nivel poblacional en una especie del género *Sceloporus*, y contrario a los resultados de los dos trabajos de Miles y Dunham, no identifican efectos filogenéticos considerables sobre la variación de los caracteres de historia de vida. Tal vez los resultados disímiles entre ambos grupos sea consecuencia de la forma en que fueron analizados los datos.

El desarrollo de los nuevos métodos comparativos debe impulsar el diseño de filogenias poblacionales, que cuenten con los supuestos necesarios para analizar la evolución de los caracteres. Lo que permitirá identificar poblaciones que presenten innovaciones ecológicas, que puedan ser relevantes en otro tipo de estudios.

## Discusión General

Los principales supuestos de este trabajo son que los caracteres analizados tienen un valor adaptativo en el hábitat que ocupan, y que cada una de las razas son unidades evolutivamente independientes. Así pues, los resultados de este trabajo demuestran que existe relación entre el diseño morfológico y el hábitat que utilizan las ocho razas del complejo *S. grammicus*. Asimismo, se observa que la heterogeneidad del hábitat es un factor importante, que actúa como presión selectiva sobre el diseño y desempeño de los organismos. Con respecto al uso de los métodos comparativos filogenéticos (MCF), se identificaron caracteres morfológicos con valor adaptativo, y disyuntivos entre los caracteres reproductivos. Confirmando, algunos de los planteamientos propuestos por las teorías ecomorfológica (Arnold 1983; Wainwright 1994; Arnold 1998) y de historia de vida (Stearns 1992; Roff 1992; Niewiarowski *et al.*, 2004).

Esta investigación prueba que existen diferencias en la estructura del hábitat y el diseño morfológico, entre las ocho razas del complejo. Una consecuencia interesante de los análisis en este trabajo, es que las dimensiones y proporciones morfológicas de los organismos pueden ser interpretadas en función de su desempeño en el hábitat que utilizan.

Lo anterior demuestra que existe una asociación de cada una de las razas a una categoría de uso del hábitat; arborícola, terrestre o saxícola. Por tanto, clasifico a las razas LS y HS como terrestres en zonas de vegetación densa (TD), a F6 como terrestre en zonas abiertas (TA), a F5 y F5+6 como razas arborícolas (A) y a las razas FM1, FM2 y FM3 como arborícolas y con actividad saxícola secundaria (A/S). La composición del hábitat que ocupaban las tres últimas razas es la más heterogénea, y esto conlleva a dicha clasificación. Las observaciones de campo corroboran lo anterior, debido a que en ningún momento fue visto un organismo de estas localidades corriendo a nivel del suelo o entre arbustos y pastos, pero si escalando árboles y, desplazándose y ocultándose entre rocas.

Con esta información es posible mapear el uso del hábitat en la filogenia del complejo *S. grammicus* (figura 2.6). Colocando a las razas que se desplazan a nivel del suelo (LS, HS y F6) como un grupo monofilético, y al hábito terrestre como el estado ancestral que define al complejo. Por tanto al estado arborícola como derivado, y presente en el resto de las razas. Una forma de sustentar estos resultados es a partir de la propuesta de Arnold (1998), donde menciona que existen dos proporciones morfológicas indicadoras de la forma en que los organismos utilizan el hábitat: 1) la longitud total de las extremidades traseras entre la longitud hocico cloaca (LET / LHC), y 2) la longitud total de las extremidades delanteras entre la longitud total de las extremidades traseras (LED/LET).

En el caso de LET / LHC el cociente más bajo se asocia a los hábitos arborícola (A) y terrestre en zonas de vegetación densa (TD), y el más alto a un hábito terrestre de zonas abiertas (TA). Para la proporción entre LED / LET se esperan valores cercanos a 1 para los hábitos A y en TD, y menores en el hábito TA. Esto último, refleja que las especies A y TD presentan extremidades delanteras y traseras con longitudes semejantes, situación contraria en las especies TA donde las extremidades delanteras son más cortas con respecto a las traseras.

En las ocho razas del complejo se advierte una asociación entre el hábitat y las proporciones del diseño de las extremidades (figura 2.6), lo que comprueba el argumento de Arnold (1998). No obstante, F5 presenta una proporción LET / LHC que está fuera de este supuesto, debido a que es una población principalmente arborícola, y además los resultados (ver tabla 1.4) demuestran que es la raza con las extremidades traseras más largas. Una explicación para esto, es que los organismos de esta población se desplazan en las ramas de los encinos, que

al ser muy anchas representan un sustrato horizontal, equivalente al terreno que representa el suelo, donde las extremidades traseras alargadas otorgan una mayor aceleración en la carrera (Van Damme *et al.*, 1998).

Por lo que se refiere a la razas F5+6, FM1, FM2 y FM3 se observa que las proporciones (LET / LHC y LED / LET, ver figura 2.6), y extremidades cortas (tabla 1.4) encajan con el supuesto biomecánico de las razas arborícolas; este diseño permite mantener el cuerpo cerca del sustrato y disminuye el riesgo de caer cuando los individuos se desplazan sobre los elementos verticales (troncos). Lo anterior sugiere que los organismos de las razas F5+6, FM1, FM2 y FM3 invierten más tiempo desplazándose en los troncos de las yucas, abetos y mesquites que hay en el ambiente, y que F5 lo hace más sobre los elementos horizontales de los encinos.

En cuanto a las razas que se desplazan a nivel del suelo, se observa que el diseño y proporciones de sus extremidades se ajustan a las predicciones realizadas por Arnold (1998). Así pues, las razas HS y LS que se desplazan en terrenos donde predomina la presencia de pastos, hierbas, rocas y arbustos (ver tabla 1.3), presentan un diseño de extremidades cortas que no impiden su movilidad entre una matriz vegetal heterogénea y densa. En cambio, la raza F6 presenta la proporción LET / LHC más alta, además de ser una las razas con extremidades traseras más alargadas (tabla 1.4), y la proporción LED / LET más alejada de 1. Hay que destacar que ésta raza ocupa zonas donde la vegetación es más abierta, y donde predomina el componente tierra / materia vegetal muerta, en donde las extremidades traseras largas y delanteras cortas facilitan la aceleración en el terreno, y no hay interferencia en el ciclo de los movimientos entre las e xtremidades delanteras y traseras (Irschick 2002). Otros autores consideran que el diseño morfológico, como el de las extremidades de la raza F6, es óptimo para los movimientos rápidos que permiten el forrajeo activo entre los parches de vegetación, además de escapar de potenciales predadores. Sin embargo, también sugieren que la inversión energética de los desplazamientos continuos entre parches de vegetación afecta a otros caracteres; por ejemplo, la inversión en la camada (Nagy 2001; Van Damme *et al.*, 1997; Herrel *et al.*, 2001 a, 2002; Irschick & Garland 2001).

El análisis del diseño de las extremidades de las ocho razas demuestra que las demandas funcionales, relacionadas con la locomoción, varían en los respectivos hábitats, por lo que es posible suponer que la capacidad locomotora esta íntimamente relacionada con la habilidad de los organismos para desplazarse. Esto sugiere que la estructura del hábitat ha representado una presión selectiva sobre el diseño de las extremidades, y por tanto se ha reforzado la especificidad por un ambiente; terrestre o arborícola. Por lo que es posible evocar un valor adaptativo al diseño de las extremidades en este complejo de ocho razas.

Por otro lado, los resultados de este trabajo también demuestran que el diseño de la cabeza es variado en las razas del complejo *S. grammicus* (ver tabla 1.4), y en algunos casos refleja relación con la estructura del hábitat. Con respecto a las razas arborícolas F5 y FM1, y las terrestres LS y F6, se observa que presentan cabezas altas, largas y anchas, lo que confirma los supuestos de Herrel *et al.*, (2001 a, b) (ver tabla 1.1). Por el contrario, el diseño de las razas HS, FM2, FM3 y F5+6 no cumple con tales supuestos. ¿La estructura del hábitat determina el diseño de la cabeza en las razas del complejo o es moldeado por otras causas?

Vitt (1981) comparó, entre otros caracteres, el diseño de la cabeza de una lagartija saxícola estricta (*Platynotus semitaeniatus*) con el de una lagartija menos restringida ecológicamente (*Tropidurus torquatus*). Para esto, analizó la altura (AC), la longitud (LC) y el ancho (AnC) de la cabeza en función de la talla (LHC), de individuos de las dos especies (ver Vitt 1981, tabla 1.1). En sus resultados, Vitt observa que las proporciones (AC / LHC, LC / LHC y AnC / LHC) de la especie saxícola son menores (0.0849, 0.2243 y 0.1858, respectivamente) y

significativamente diferentes a las proporciones de la otra especie. Lo anterior sugiere que la morfología de *P. semitaeniatus* es un reflejo de su especialidad en el uso de las grietas, lo que en consecuencia también modifica algunos caracteres relacionados con su comportamiento y reproducción.

Al analizar las dimensiones de la altura, la longitud y el ancho de la cabeza en función de la talla de todas las razas incluidas en este trabajo, se observa que las proporciones son diferentes a lo que se espera para saurios moradores de grietas (ver figura 2.6). Considero que el diseño morfológico de la cabeza en las razas del complejo, no está determinado por la estructura del hábitat. En cambio, puede ser consecuencia de causas como la musculatura de la cabeza, que a su vez es un indicador del tipo de alimento que consumen y de otros aspectos ecológicamente relevantes; por ejemplo, la escasa fuerza en la mordida resulta en una dieta restringida, un escaso territorio, pocas oportunidades de apareamiento o un menor potencial defensivo (Herrel *et al.*, 2001 b).

Asimismo, el diseño de la cabeza es importante en las relaciones intrapoblacionales, ya sea en los combates territoriales entre machos o en la actividad de cortejo de los machos hacia las hembras. Martins (1993) menciona que los despliegues (movimientos pausados ascendentes y descendentes de la cabeza) para el cortejo o el combate, pueden estar limitados por la anatomía o fisiología de los músculos en la cabeza, lo que tiene consecuencias sobre el comportamiento y selección sexual en las distintas especies. Estos despliegues también son influidos por la forma en que los organismos usan el hábitat y por la filogenia del grupo.

Considero que otra forma de sustentar los resultados de la relación entre el diseño de las extremidades y el uso del hábitat, es mapeando sobre la filogenia obtenida en este trabajo los resultados de las categorías de uso del hábitat (ver figura 2.6) y las proporciones de las extremidades. Esto se realizó por medio del programa COMPONENT v2.0 (Page 1993), y permitió comparar los resultados entre ambas estrategias de análisis. Los resultados obtenidos por COMPONENT agrupan a las razas terrestres en un clado denominado T (figura 2.7), y contiene dos grupos: 1) las razas que resultan presentar cocientes LET / LHC bajos, pero cocientes LED / LET altos (HS, LS, reconocidas por COMPONENT como TD21), que además asociadas a zonas de pastos y hierbas (vegetación densa), 2) y la raza F6 reconocida por COMPONENT como TA21, asociada a zonas de vegetación abierta.

Por otro lado, las razas con actividad arborícola formaron un grupo con un arreglo más complejo (figura 2.7). En el caso de las razas arborícolas con actividad saxícola secundaria (FM1, FM2 y FM3), fueron agrupadas por separado; FM1 y FM3 en un grupo (reconocidas en COMPONENT como AS12) y FM2 (AS21). Esto debido a que las razas FM1 y FM3 tienen proporciones LET / LHC y LED / LET semejantes, y FM2 difiere en el diseño de las extremidades con respecto a las dos anteriores. Asimismo, las dos razas arborícolas (F5+6 y F5) fueron situadas por separado; F5+6 (A12) reconocida como arborícola con un cociente LET / LHC bajo y proporción LED / LET alta, y la raza F5 (A22) con proporción LED / LET semejante a F5+6, pero cociente LET / LHC alto. Finalmente, considero que los resultados de ambas estrategias de análisis son consistentes y hacen suponer que el tipo de vegetación y la estructura del hábitat que cada raza explota, son una causa del diseño morfológico de las extremidades.

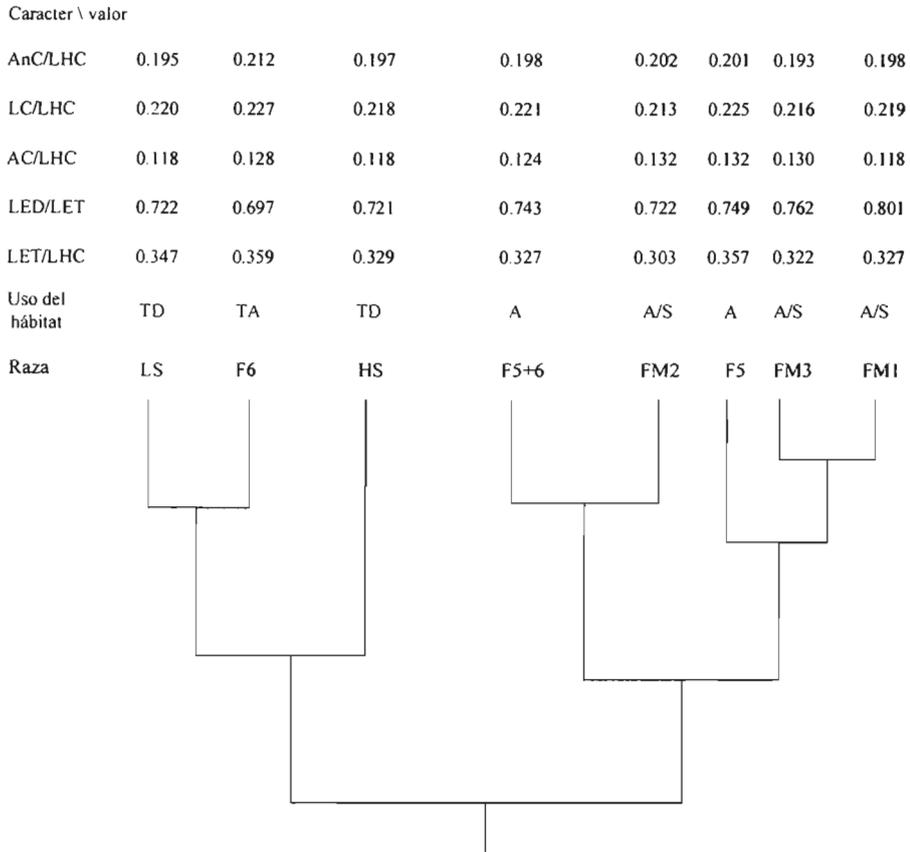


Figura 2.6. Tipo de hábitat que explotan las razas del complejo *S. grammicus*, y proporciones de los de los caracteres asociados al diseño de las extremidades y cabeza: AC= altura de la cabeza, LC= largo de la cabeza, AnC= ancho de la cabeza, LET= longitud total de las extremidades traseras, LED= longitud total de las extremidades delanteras, LHC= longitud hocico cloaca; A = arborícola, T = terrestre.

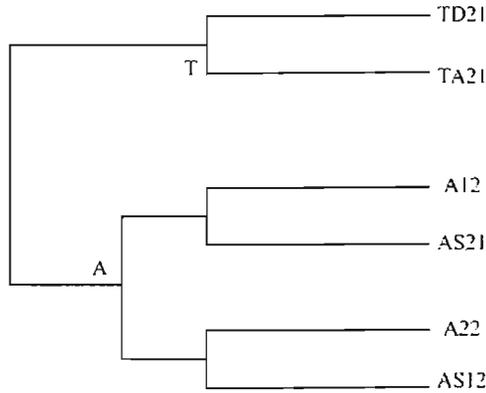


Figura 2.7- Muestra la forma en que el programa COMPONENT v2.0 agrupa a las razas del complejo *Sceloporus grammicus* en función del diseño de las extremidades y el uso del hábitat. T = terrestre, A = arborícola, AS = arborícola con actividad saxícola; TD = terrestre donde predomina la vegetación densa, TA = terrestre en vegetación abierta. Los números 1 y 2 demuestran similitud o disimilitud entre los cocientes LET/LHC y LED/LET de cada raza.

El análisis de correlación canónica, aplicado por separado a los grupos terrestre y arborícola, confirma que el hábitat explica un alto porcentaje de la variación del diseño de las extremidades, y en menor medida el diseño de la cabeza (tabla 2.5). Finalmente, los resultados demuestran la existencia de una sinergia positiva entre la morfología de las extremidades y el uso del hábitat, tal como lo propone Arnold (1983) en el paradigma del desempeño (ver figura 1.1); donde supone que cualquier variación en caracteres morfológicos o fisiológicos se refleja en el desempeño ecológico de los organismos (p. ej. velocidad, capacidad para escalar, entre otras). Asimismo, la escasa influencia de la estructura del hábitat sobre el diseño de la cabeza, demuestra que otros factores actúan sobre éste, por lo que sugiero que es necesario desarrollar nuevos estudios sobre el comportamiento, la fisiología y la alimentación de cada raza.

Tabla 2.5- Coeficientes de correlación canónica ( $R_c$ ) y de consistencia ( $R^2_c$ ) para las razas terrestres (HS, LS, F6) y arborícolas (F5+6, F5, FM1, FM2, FM3), y los caracteres asociados a las extremidades y la cabeza.

Caracter\ grupo	Terrestres	Arborícolas
Extremidades	$R_c = 0.82^*$ , $t_{0.05, 40} < 9.09$ , $R^2_c = 0.67$	$R_c = 0.71^*$ , $t_{0.05, 47} < 6.89$ , $R^2_c = 0.50$
Cabeza	$R_c = 0.54^*$ , $t_{0.05, 40} < 4.04$ , $R^2_c = 0.29$	$R_c = 0.47^*$ , $t_{0.05, 47} < 3.67$ , $R^2_c = 0.22$

Claramente, el estudio de la evolución de los caracteres morfológicos y reproductivos desde la perspectiva de los métodos comparativos, ha otorgado evidencias sobre la diversificación evolutiva y las respuestas adaptativas de distintos grupos y niveles taxonómicos. No obstante, los estudios de estos fenómenos evolutivos por debajo del nivel de especie, con las nuevas herramientas de análisis comparativo, es muy reciente. Asimismo, conocer la variación entre las poblaciones de una especie, o como en este caso entre razas cromosómicas, puede ayudar a comprender la manera en que distintos factores selectivos actúan, y su influencia sobre el valor adaptativo del diseño morfológico de los organismos.

Los estudios de Niewiarowski *et al.*, (2004) y Schulte *et al.*, (2004), demuestran por medio de MCF que la diversificación adaptativa, interpoblacional e interespecífica, de diferentes caracteres morfológicos, conductuales y reproductivos en distintos grupos de saurios tiene relación con presiones selectivas asociadas a la estructura del hábitat y la depredación. La trascendencia de estos estudios comparativos es que identificaron relaciones entre caracteres y el ambiente, que pueden ser atribuidas a la selección natural.

En este trabajo, los resultados de los métodos comparativos demuestran que existen correlaciones evolutivas y ecológicas entre los caracteres morfológicos y reproductivos, lo que sugiere que se originaron cuando el complejo de razas radió del grupo *S. grammicus*, y estas correlaciones se han mantenido hasta la actualidad (ver tabla 2.3). Así pues, la estructura del hábitat es un factor importante que actúa sobre el diseño de las extremidades, lo que sugiere que la diversificación adaptativa en este grupo de saurios ha estado relacionada con la locomoción (y sus distintos componentes), por lo que propongo que estas diferencias son el resultado de procesos adaptativos.

En contraste, y aunque en este trabajo identificamos diferencias en el diseño de la cabeza entre las razas, no es factible que el diseño de la cabeza sólo responda a las variables ambientales consideradas aquí. Quizá las diferencias en el diseño de la cabeza sean debido a otras variables no evaluadas en esta investigación (Martins 1993; Herrel *et al.*, 2001 b), y por tanto, considero que no cuento con evidencias suficientes para suponer un valor adaptativo del diseño de la cabeza; dado que no es posible explicar una relación entre el ambiente y el diseño y función de los caracteres utilizados. Asimismo, propongo para posteriores estudios, que se realicen comparaciones de la fuerza de la mordida (Herrel *et al.*, 2001 b), el tipo de alimento (Herrel *et al.*, 2004), y los despliegues (Martins 1993; Martins *et al.*, 2004).

Contrario a los resultados de Niewiarowski *et al.*, (2004), en este trabajo se identificaron disyuntivas entre los tres caracteres reproductivos, y además, los resultados son consistentes entre los tres modelos de análisis comparativos utilizados. Asimismo, estas disyuntivas son coherentes con los planteamientos de la teoría de historias de vida (Stearns 1992), lo que hace suponer que hay patrones reproductivos que se conservan por debajo del nivel de especie, y que además los procesos de selección entre las poblaciones actúan diferencialmente, esto considerando que el coeficiente de autocorrelación ( $\rho$ ) presenta un signo negativo en dos caracteres reproductivos (TC y EC). No obstante, los factores que determinan las diferencias entre las poblaciones son complejos, y difícilmente estas distinciones pueden ser explicadas sin una visión que integre tanto el punto de vista genético como el morfológico y diversos factores ambientales.

Finalmente, considero que los análisis multivariados y los análisis comparativos filogenéticos muestran patrones consistentes de la variación en los caracteres morfológicos, y esto sugiere que hay procesos microevolutivos asociados a la estructura del hábitat actuando sobre algunos de ellos. Fue imposible identificar factores causales que definan posibles valores adaptativos del diseño de la cabeza, a pesar de que los análisis multivariados demostraron

diferencias entre las razas. Esto no implica que este trabajo haya buscado establecer la dicotomía adaptación vs. historia, más bien se planteó identificar procesos y patrones en la historia de un complejo de razas cromosómicas de reciente radiación.

Asimismo, el desarrollo de los nuevos métodos comparativos debe impulsar el diseño de filogenias poblacionales, que cuenten con los supuestos necesarios para analizar la evolución de los caracteres. Esto daría la oportunidad de comprender la manera en que la selección natural actúa sobre el diseño de los organismos, y favorece combinaciones de caracteres morfológicos, conductuales y de comportamiento. Igualmente, es importante desarrollar nuevos análisis comparativos a nivel poblacional que integren diversos caracteres morfológicos y reproductivos, lo que permitiría identificar disyuntivas y restricciones entre estos atributos y su relación con el desempeño de los organismos.

También es necesario destacar que el género *Sceloporus* representa un excelente modelo para identificar procesos microevolutivos guiados por selección natural, particularmente porque en él se presentan grupos de especies y razas con diferentes estructuras en su arreglo cromosómico, lo que permite estudiar la evolución desde dos niveles: genotípico y fenotípico.

## Conclusiones

- 1) Los análisis multivariados muestran que existen factores causales que explican la variación en distintos caracteres morfológicos de las razas del complejo *S. grammicus*, asociada a la estructura del hábitat.
- 2) Se encontraron dos diseños morfológicos (arborícola y terrestre), asociados a las extremidades, que responden a la estructura del hábitat que explotan los organismos.
- 3) Se identificó variación en el diseño de la cabeza entre las razas del complejo, sin embargo, ésta no responde a las variables de uso del hábitat utilizadas.
- 4) El análisis de contrastes filogenéticamente independientes muestra que existen correlaciones evolutivas significativas entre los caracteres morfológicos y reproductivos, y algunas de éstas también son explicadas por medio del análisis de correlación convencional.
- 5) Los análisis de autocorrelación determinan en porcentajes que oscilan entre el 13% y 19% que los caracteres morfológicos son determinados por la filogenia, y entre el 13% y 47% para los atributos reproductivos.
- 6) Existe consistencia entre los resultados obtenidos por los métodos comparativos filogenéticos y el convencional, y hay congruencia entre las técnicas multivariadas y las comparativas.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

## Literatura citada

- Adolph, S. C., & Porter, W. P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist*. 142 (2): 273-295.
- Aerts, P., R. Van Damme, B. Vanhooydonck, A. Zaaf & Herrel, A. 2000. Lizard locomotion: how morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology*. 50 (2): 261-277.
- Arévalo, E., C. A. Porter, A. González, F. Mendoza, J. L. Camarillo & J. W. Sites, Jr. 1991. Population cytogenetics and evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central Mexico. *Herpetological Monographs*. 5: 79-115.
- Arévalo, E., G. Casas, S. K. Davis, G. Lara & J. W. Sites, Jr. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): structure of the Ajusco transect. *Copeia*. 1993 (2): 352-372.
- Arévalo, E., Davis, S. K. & Sites, Jr., J. W. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*. 43 (3): 387-418.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*. 23: 347-361.
- Arnold, E. N. 1989. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist) Zool*. 55: 209-257.
- Arnold, E. N. 1998. Structural niche, limb morphology and locomotion in lacertid lizards (Squamata, Lacertidae); a preliminary survey. *Bulletin of the Natural History Museum London (Zoology)*. 64 (1): 63-89.
- Barton, N. H. & Hewitt, G. M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*. 341: 497 – 503.
- Bauwens, D. & Díaz-Uriarte, R. 1997. Covariation of life history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*. 149 (1): 91 – 111.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical population of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs*. 8: 160-180.
- Bickel, R., & Losos, J. B. 2002. Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in Chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society*. 76: 91-103.
- Bowler, P. J. 1985. El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900. Labor. Barcelona, España.
- Cavalli-Sforza, L. L. & Edwards, A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*. 19: 233-255.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M. & Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*. 39 (6): 1335 – 1351.
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. 1977. Primate ecology and social organisation. *J. Zool. London*. 183: 1 – 39.
- Coulter, G. W. 1991. Lake Tanganyika and its life. Oxford University Press. London.
- Cuellar, O., Méndez-de la Cruz, F. R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Sánchez-Trejo, R. 1996. Pregnancy does not increase the risk of mortality in wild viviparous lizards (*Sceloporus grammicus*). *Amphibia-Reptilia*. 17: 77-80.

- Darwin, Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured in the struggle for life. Planeta-Agostini. Barcelona, España.
- Dunham, A. E. & 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.
- Downes, S. J. & Adams, M. 2001. Geographic variation in antsnake tactics: The evolution of scent-mediated behavior in a lizard. *Evolution*. 55 (3): 605 – 615.
- Diniz-Filho, J. A. F. & Mundim, T. N. 2002. Phylogenetic comparative methods and the geographic range size – body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology*. 16: 351-367.
- 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.
- Gadsden, E. H. 1987. Comparación altitudinal de algunos caracteres del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra de Tepoztlán, Morelos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Garland, T. Jr., Harvey, P. & Ives, A. R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrast. *Systematic Biology*. 41 (1): 18 – 32.
- Garland, T. Jr. & Losos, J. B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In Waingright P. C. and Reilly S. M. (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Garland, T. Jr. & 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.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 94: 7768 – 7775.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 205: 581-598.
- Gullette, L. J., Jr., & Casas-Andreu, G. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology*. 14: 143–147.
- Guillette, L. J., Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*. 38 : 94-103.
- Guillette, L. J., Jr., & Bearce, D. A. 1986. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. *Transactions of the Kansas Academy of Science*. 89: 31-39.
- Harvey, P. H. & Clutton-Brock, T. H. 1985. Life history variations in primates. *Evolution*. 39: 559-581.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D.. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harvey, P. H. & Purvis, A. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*. 351: 619-624.

- Herrel, A., Meyers, J. J. & Vanhooydonck, B. 2001 a. Relations between habitat use and body shape in a phrynosomatid lizard (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*. 74: 305-314.
- Herrel, A., De Grauw, E. & Lemos-Espinal, J. A. 2001 b. Head shape and bite performance in Xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*. 290: 101 – 107.
- Herrel, A., J. J. Meyers & Vanhooydonck, B. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. 77: 149-163.
- Herrel, A., Vanhooydonck, B., Joachim R. & Irschick, D, J. 2004. Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia*. 140:160-168.
- Huey, R. B. & Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62 (4): 991-999.
- Irschick, D. J. 2002. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. *American Zoologist*. 42:278-290.
- Irschick, D. J. & Garland, T. Jr. 2001. Integrating function and Ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32: 367-396.
- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal component analysis: a comparison in heuristical and statistical approaches. *Ecology*. 74: 2204 – 2214.
- Jiménez-Cruz, E., Ramírez-Bautista, A., Marshall, J. C., Lizana-Avta, M. & Nieto-Montes de Oca, A. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacan, México. *The Southwestern Naturalist*. 50: 178-187.
- King, J. R. & Jackson, D. A. 1999. Variable selection in large environmental data sets using principal component analysis. *Envirometrics*. 10: 67-77.
- Lara-Góngora, G. 1983. Two new species of the lizard genus *Sceloporus* (Reptilia, Sauria, Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, Mexico. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*. 19: 1-14.
- Lara-Góngora, G. 2004. A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the grammicus complex from Chihuahua and Sonora, Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*. 40: 1-41.
- Lande, R. & Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*. 37: 1210-1226.
- Lemos-Espinal, J. & Geoffrey, R. 1998. Comparative demography of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus*, on the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*. 22: 77-85.
- Lorenzon, P., J. Clobert & Massot, M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*. 55 (2): 392-404.
- Losos, J. B. 1990 a. Ecomorphology, performance capability and scaling of West Indian Anolis lizards: and evolutionary analysis. *Ecological Monographs*. 60: 369-388.
- Losos, J. B. 1990 b. The evolution of form and function: morphology and and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution*. 44: 1189-1203.
- Losos, J. B. 1995. Community evolution in Greater Antillean *Anolis* lizards: phylogenetic patterns and experimental test. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.. B.* 349:69-75.

- Losos, J. B. & Miles, D. B. 1994. Adaptation, constraint and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In Waingright P. C. and Reilly S. M. (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Maddison, W. P. 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree. *Evolution*. 44: 539-557.
- Maddison, W.P. & Maddison, D. R. 2004. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 1.03. <http://mesquiteproject.org>
- Marshall, J. C. & Sites, Jr. J. W. 2001. A comparison of nuclear and mitochondrial line shapes in a hybrid zone in the *Sceloporus grammicus* complex (Squamata; Phrynosomatidae). *Molecular Ecology*. 10: 435-449.
- Martins, E. P. 1993. A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *American Naturalist*. 142 (6): 994 - 1018.
- Martins, E. P. 1994. Estimating the rate of phenotypic evolution from comparative data. *American Naturalist*. 144 (2): 193 - 209.
- Martins, E. P. 1995. Phylogenies and comparative data, a microevolutionary perspectiva. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 349: 85-91.
- Martins, E. P. 1996. Phylogenies, spatial autoregression, and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution*. 50 (5): 1750 - 1765.
- Martins, E. 2000. Adaptation and comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*. 15 (7): 296 - 299.
- Martins, E. P. 2004. COMPARE, version 4.6. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington IN.
- Martins, E. P. & 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. P., Labra, A., Halloy, M. P. & Thompson, J. T. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*. 68: 453-463.
- Melville, J. & Swain, R. 2000. Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 70: 667-683.
- Méndez-de la Cruz, F. R. 1988. Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Méndez-de la Cruz, F. R. & Villagrán, M. 1998. Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Revista de Biología Tropical*. 46: 1159-1161.
- Midford, P. E., T. Garland Jr., & Maddison, W. P. 2003. PDAP Package.
- Miles, D. B. 1994. Covariation between morphology and locomotor performance in sceloporine lizards. In Vitt, L. J. and Pianka, E. R. (Eds.). *Lizards ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton University Press, Princeton.
- Miles, D. B. & Dunham, A. E. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist*. 139: 848-869.

- Morales, E. 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution*. 54 (2): 475 – 484.
- Nagy, K. A. 2001. Food requirements of wild animals: predictive equations for free-living mammals, reptiles, and birds. *Nutr. Abstr. Rev.* 71: 21 – 31.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1987. Variación morfológica en *Sceloporus grammicus* (Lacertilia: Iguanidae), entre poblaciones de las partes central y noroccidental de su área de distribución. Tesis Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Niewiarowski, P. H., Anglilletta, J. Jr. & Leache, A. D. 2004. Phylogenetic comparative analysis of life-history variation among populations of the lizards *Sceloporus undulatus*: an example and prognosis. *Evolution*. 58 (3): 619 – 633.
- Núñez-Farfán, J. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. En Juan Núñez Farfán y Carlos Cordero (Eds.). *Tópicos de Biología Evolutiva: diversidad y adaptación*. Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Ortega, A. & Barbault, R. 1984. Reproductive cycles in the mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology*. 18: 168-175.
- Page, R. D. M. 1993. User's manual for COMPONENT, version 2.0. The Natural History Museum, London.
- Paley, W. 1809. *Natural Theology: or, evidences of the existence and attributes of the Deity*. London.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53-74.
- Pianka, E. R. 1995. Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *American Naturalist*. 146 (3): 398 – 414.
- Porter, C. A. & Sites, Jr. J. W. 1986. Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico: population cytogenetics. *Systematic Zoology*. 35 (3): 334 – 358.
- Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrast. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 352: 519 – 529.
- Purvis, A. & Garland, T., Jr. 1993. Polytomies in comparative analyses of continuous characters. *Systematic Biology*. 42 (4): 569 – 575.
- Ramírez-Bautista, A. & Benabib, M. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. *Copeia* 1: 187-193.
- Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz, E. & Marshall, J. C. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist*. 64: 175-183.
- Reed, K. M. & Sites Jr. J. W. 1995. Female fecundity in a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). *Evolution*. 49: 6-69.
- Ridley, M. 1983. *The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating*. Oxford University Press. Oxford.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall Inc., New York.

- Schulte II, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Núñez, H. 2004. The relationship between morphology escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae\*: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology*. 17: 408-420.
- Simon, C. A., & Middendorf, G. A. 1976. Resources partitioning by an iguanid lizard: temporal and microhabitat aspects. *Ecology*. 57: 1317-1320.
- Sites, Jr. J. W. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia*. 1982 (4): 920-941.
- Sites, Jr. J. W. & Moritz, C. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. *Systematic Zoology*. 36: 153-174.
- Sites, J. W. Jr., J. W. Archie, C. J. Cole, & Flores-Villela, O. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for the lizard genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 213: 1- 110.
- Sokal, R. R. & Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology: some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 10: 229-249.
- Schluter, D., Price, T. D. & Grant, P. R. 1985. Ecological character displacement in Darwin's finches. *Science*. 227: 1056 - 1059.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Travis, J. 1994. Evaluating the adaptative role of morphological plasticity. In Waingright P. C. and Reilly S. M. (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Van Damme, R., Aerts, P. & Vanhooydonck, B. 1998. Variation in morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. 63: 409 – 427.
- Vanhooydonck, B., R. Van Damme & Aerts, P. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*. 14: 358-368.
- Verwajen, D., Van Damme, R. & Herrel, A. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*. 16 : 842-850.
- Villagrán-Santa Cruz, M. & Méndez-de la Cruz, F. R. 1999. Corpus luteum through the gestation of *Sceloporus palaciosi* (Sauria : Phrynosomatidae). *Copeia*. 1 : 214-218.
- Vitt, L. J. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist*. 117: 506-514.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E. & Schwenk, K. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist*. 162: 44-60.
- Waingright, P. C. 1994. Functional Morphology as a tool in ecological research. In Waingright P. C. and Reilly S. M. (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wiens, J. A. & Rotenberry, J. T. 1980. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. *Ecological Monographs*. 50: 287 - 308.
- Wiens, J. J., & Reeder, T. W. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs*. 11: 1 – 101.

- Williams, G. C. 1992. *Natural Selection: domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- Zaaf, A. & Van Damme, R. 2001. Limb proportions in climbing and ground-dwelling geckos (Lepidosauria, Gekkonidae): a phylogenetically informed analysis. *Zoomorphology*. 121: 45-53.
- Zani, P. A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology*. 13: 316-325.

## Apéndice 1

En este apéndice se presentan los números de catálogo de los ejemplares depositados en las colecciones científicas referidas, el resto son resultado del trabajo de campo de esta investigación; sólo se conservan 6 ejemplares de la raza F5, y el resto fueron liberados.

**Raza FM3 - BYU:** 38614, 38618, 38616, 38579, 38613, 38619, 38585, 38617, 38621, 38615, 38620;  
**MZFC:** 4245, 4245-7, 4245-2, 4245-3, 4245-4, 4245-5, 4245-6, 4245-8, 4245-9.

**Raza FM2 - BYU:** 38701, 38689, 38705, 38702, 38694, 38695, 38699, 38700, 38692, 38691, 38690, 38696, 38697, 38693, 38706, 38703, 38704, 43030, 43029.

**Raza FM1 - BYU:** 38539, 38538, 38540, 38542, 38541; **MZFC:** 1947, 1947-2, 1947-4, 1947-5, 1948, 1948-6, 1948-9, 1948-10, 1948-11, 1947-3, 1948-1, 1948-7, 1948-8.

**Raza F5+6 - BYU:** 38512, 38123, 38131, 38129, 38127, 38133, 38135, 38124, 38513, 38514, 38522, 38511, 38136, 38125, 38126, 38128, 38130; **MZFC:** 1943-3, 1943-6, 1943-7, 1943-9, 1943, 1943-4, 1943-5, 1943-8, 1943-10, 1943-11, 194315.

**Raza LS - IBH:** 9194, 9208, 9227, 9219, 9229, 9193, 9217, 9226, 9216, 9198, 9197, 9312, 9231, 9281, 9315, 9168, 9215, 9201, 9213, 9314, 9205, 9206, 9209, 9214, 9311, 9313, 9196, 9230, 9224, 9203, 9200, 9228, 9220, 9285, 9218, 9225, 9232, 9283, 9199, 9204, 9212, 9211, 9221, 9309.

**Raza F6\* - BYU:** 38496, 38497, 38498, 38499, 38500, 38501.

**Raza HS - IBH:** 8833, 8781, 8784, 8798, 8997, 8998, 9006, 8813, 8814, 8815, 8816, 8817, 8818, 8834, 8838, 8839, 8840, 8867, 8868, 8869, 8870, 8871, 8891 8879, 8868, 8881, 8882, 8898, 8899, 8900, 8901, 8918, 8919, 8920, 8921, 8922, 8779, 8780, 8786, 8759, 8787, 8788, 8789, 8790, 8865, 8993, 8791, 8994, 8863, 8996, 8808, 8809, 8810, 8811, 8812, 8831, 8832, 8835, 8836, 8837, 8862, 8863, 8864, 8866, 8872, 8873, 8874, 8875, 8876, 8892, 8893, 8894, 8895, 8896, 8897, 8915, 8916, 8917, 8924, 8793†, 8794†, 8785†, 8796†, 8758†, 8783†, 8782†, 8764†, 8765†, 9797†, 8778†, 8792†.

**BYU** – Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University.

**IBH** – Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

**MZFC** – Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

\* 100 ejemplares de esta raza fueron facilitados por el Dr. Fausto Méndez de la Cruz, para obtener la información morfológica y reproductiva.

† De estas doce hembras, de la raza **HS**, el Dr. Fausto Méndez de la Cruz facilito información reproductiva.

**Nombres y ubicaciones de las localidades correspondientes a cada raza:**

**LS – Neapanapa:** Estado de Morelos. Municipio Atlatlahuacan. (La Mohonera) Monte Neapanapa, 8 km SW del km 31, carretera Xochimilco - Oaxtepec. 3020 msnm\*.

**F6 – Zoquiapan:** Estado de México. Parque Nacional de Zoquiapan, aproximadamente 32 km al este de Ixtapaluca por la carretera federal 150, México - Puebla. 2000 – 3200 msnm.

**HS – El Capulín:** Municipio Xalatlaco. Entrada a El Capulín 8 kms. al S del cerro del Ajusco, carretera estatal 6. 3400 msnm.

**F5+6 – Vizarrón:** Estado de Querétaro. Municipio de Cadereyta. 5 km S Vizarrón (de Montes), 21 km N by Hwy. (carretera federal 120) of Cadereyta. (Charco Frio) 2055 msnm.

**FM2 – Ajacuba:** Estado de Hidalgo. Municipio Ajacuba. Cerro Eponza. Aproximadamente a 20 km. al este de Tula de Allende por carretera estatal secundaria s/n. 2219 msnm.

**F5 – Apulco:** Estado de Hidalgo. Municipio Metepec. Ferrería de Apulco. Desviación a Metepec; aproximadamente a 12 km. al noreste de Tulancingo (Hidalgo) por la carretera federal 130. Aproximadamente 8 km después de pasar Metepec. 2232 msnm.

**FM3 – Mineral El Chico:** Estado de Hidalgo. Municipio Mineral El Chico. Gravel road between between Mineral El Chico and Cápula; 4.0 – 5.3 km by (gravel) road from Mineral El Chico. Mineral el Chico, 1.0 km S town square. 2337 msnm.

**FM1 – Huichapan:** Estado de Hidalgo. Municipio Huichapan. Aproximadamente a 45 km. desde la intersección entre las carreteras federales 85 y 45, tomando la carretera federal 45. 2111 msnm

**\*metros sobre el nivel del mar.**