



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN EL DIMORFISMO
SEXUAL DE TRES POBLACIONES DE LA
LAGARTIJA VIVÍPARA *Sceloporus grammicus*
(PHRYNOSOMATIDAE).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

PRESENTA:

ISAAC EMMANUELL DIAZ ORTEGA



DIRECTOR DE TESIS: DR. MANUEL FERIA ORTIZ.

CIUDAD DE MÉXICO OCTUBRE 2016



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

"ZARAGOZA"

DIRECCIÓN

JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

Comunico a usted que el alumno **DIAZ ORTEGA ISAAC EMMANUELL**, con número de cuenta **412116849**, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día **04 de octubre de 2016** a las **11:00 hrs.**, para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

PRESIDENTE M. en B.R.A. MARÍA JUDITH VILLAVICENCIO MACÍAS

VOCAL Dr. MANUEL FERIA ORTIZ

SECRETARIO Dr. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

SUPLENTE M. en C. CARLOS PÉREZ MALVÁEZ

SUPLENTE M. en C. GENARO MONTAÑO ARIAS

El título de la tesis que presenta es: **Variación geográfica en el dimorfismo sexual de tres poblaciones de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae).**

Opción de titulación: Tesis.

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad de México, a 01 de septiembre de 2016.

DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ
DIRECTOR



V. B. O.
M. en C. ARMANDO CERVANTES SANDOVAL
JEFE DE CARRERA

RECIBI
OFICINA DE EXÁMENES
PROFESIONALES Y DE GRADO

Agradecimientos.

Al Dr. Manuel Feria Ortiz por todo el conocimiento transmitido que se materializó en la fabricación de este trabajo, por la paciencia, compromiso, dedicación y sobre todo por la amistad y confianza que su persona brinda a la mía.

A mis sinodales: el Dr. Isaías Salgado Ugarte, el M. en C. Genaro Montaña Arias, el M. en C. Carlos Pérez Malvárez y la M. en BRA. Judith Villavicencio Macías que gracias a sus comentarios y aportaciones mi investigación se vio enriquecida y mejorada. Muchas gracias por su tiempo, atención y comprensión.

A mis señores suegros: el M. en C. Germán Córdova Ángel y la M. en C. Celia Maqueda Sanabria. Gracias por todo el apoyo a lo largo de este gran proceso, modificaron completamente esta etapa de mi vida con base en un buen ejemplo y en una calidad humana que no tiene igual, mostrándome que la familia se extiende incluso sin lazos sanguíneos.

A mi hermano Jaime Jasso Chávez por todas esas locuras y vivencias amparadas por más de 10 años de amistad. A ti por ser una gran amistad innata, comparto con orgullo este logro.

A mi amigo Mario Pantoja Muñoz por su amistad incondicional, buena vibra y su fuerza para salir adelante en la vida.

A mi cuñada Analie Córdova Maqueda por la ayuda con el Photoshop y la comida china xD (lo siento, ya no pude esperarte :D).

A los puercos: Saúl, Frank, Bordonave, Josué, Tomás, Pablito y el Burrito. A ustedes por compartir ciencia mezclada perfectamente con amistad, asimilé demasiadas cosas a su lado, pero fueron más las buenas que aprendí de ustedes.

A la herpetological band: Mixtli, Rodrigo, Renatus, Kristian, Abel, Carlos (suavecito), Carlos (tanque), Ariel, Celic (Chentita), Celic (Macro), Karencilla, Monica (o), Pavel, Jorgito y Alex (pitufito-esclavo). Gracias a ustedes aprendí que no todo en la escuela es ciencia y aún más importante que no todo en la ciencia es estudio.

*A Leticia por la vida.
A Dafne por su sonrisa.*

Dedicatorias.

A mi compañera: Biol. Dafne Córdova Maqueda, este trabajo es para ti ya que tu compañía día con día me inspira para ser mejor persona. Esto solo es un paso de tantos logros que nos faltan por vivir, y su satisfacción crece exponencialmente porque los puedo compartir a tu lado. Gracias por todo pequeña, te amo.

A mi madre: Leticia Mercedes Ortega Soto, gracias ti puedo cosechar el fruto de tanto esfuerzo, esfuerzo del que tú eres testigo y que en este momento dedico a tu amor y a tu persona. No pude tener mejor mentora que tu mamá, te amo.

A mis sobrinos: Jacobo Didier Aranda Diaz y Noé Antonio Diaz, gracias por ser la inspiración que necesito cuando las ganas de seguir adelante disminuyen. Estoy muy orgulloso de ustedes y toda la perseverancia invertida en este trabajo es para que ustedes también lo estén de mí, los amo niños.

A mis hermanas: Claudia Angeliza Diaz Ortega y Viridiana Diaz Ortega, ustedes son parte fundamental de mi desarrollo personal, influyen en mi con un buen ejemplo y mucho cariño, el cual solo se puede conocer al tenerlas a ustedes como hermanas, las amo.

A mi padre: Francisco Diaz Pérez. Papá gracias por tu educación de forma indirecta, tu eres el principal responsable de la forma en la cual llevo mi vida. Eres una buena persona, te deseo lo mejor de la vida. Te amo papá.

CONTENIDO

RESUMEN.

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	3
JUSTIFICACIÓN.....	5
HIPÓTESIS.....	5
OBJETIVOS.....	5
MATERIAL Y MÉTODO.....	6
Área de estudio.....	6
Descripción de la especie.....	9
Dimorfismo sexual y Variación geográfica.....	10
RESULTADOS.....	14
Dimorfismo sexual.....	14
Análisis alométricos.....	21
Variación geográfica.....	28
Patrones de coloración.....	30
Discusión.....	37
Conclusiones.....	45
Anexos.....	46
Anexo I.....	46
Anexo II.....	48
Anexo III.....	49
Referencias.....	50

RESUMEN.

Se examinó el dimorfismo sexual de tres poblaciones de la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus*). Dos se ubican en el estado de Puebla (Ixtacamaxtitlán y San Juan del Valle), mientras que la última en Morelos (Tres Marías). De acuerdo con las distribuciones geográficas de las subespecies de *S. grammicus*, es claro que las tres poblaciones pertenecen a la subespecie *S. g. microlepidurus*.

A cada organismo de *S. grammicus* se le registraron las siguientes medidas morfométricas: (i) ancho de la cabeza (ACAB), (ii) largo de la cabeza (LCAB), (iii) longitud hocico cloaca (LHC), (iv) longitud axila ingle (LAX-Ing), (v) longitud del fémur (LFem) y (vi) longitud de la cola (LCol). Se tomaron capturas fotográficas del dorso y vientre de todos los organismos y se clasificaron de acuerdo con el sexo, tipo de coloración y localidad.

Las tres poblaciones de *S. grammicus* presentan dimorfismo sexual en la LHC, ACAB y LCAB, donde los machos tienen longitudes mayores en estas variables que las hembras. Solo en Ixtacamaxtitlán la longitud del fémur no fue dimórfica, mientras que en las dos poblaciones restantes el dimorfismo está sesgado hacia los machos. En San Juan del Valle la longitud axila ingle no fue dimórfica, sin embargo, en las otras poblaciones las hembras tienen longitudes mayores que los machos.

El tamaño corporal en machos y hembras fue mayor en la población de Tres Marías, seguido por Ixtacamaxtitlán y finalmente San Juan del Valle, sin embargo, no se detectó variación geográfica en el dimorfismo sexual en tamaño corporal.

La modalidad y el grado de dimorfismo sexual fue igual en las tres localidades para el ancho y largo de la cabeza, por lo tanto, no hay variación geográfica en el dimorfismo sexual para estas medidas biométricas.

En la LFem hay variación geográfica en el dimorfismo sexual: en Ixtacamaxtitlán este carácter no fue dimórfico, sin embargo, el grado de dimorfismo sexual es igual en las poblaciones donde esta variable sí fue dimórfica.

Las diferencias sexuales en la longitud axila ingle están más acentuadas en Ixtacamaxtitlán que en Tres Marías.

La variación geográfica en el dimorfismo sexual detectada en *S. grammicus* no puede atribuirse a causas próximas como las diferencias en las tasas de crecimiento de las partes corporales analizadas en este trabajo. Se considera que factores últimos como la competencia intrasexual son los responsables en el moldeado de las diferencias sexuales en el ACAB, LCAB, LHC y LFem, mientras que las diferencias sexuales en la LAX-Ing se le atribuyen a la selección por fecundidad. Así mismo este "mosaico de dimorfismo sexual" sugiere que los mecanismos encargados en la modelación de estas diferencias sexuales son distintos o en su caso afectan de manera distinta a las poblaciones.

En Ixtacamaxtitlán y Tres Marías se encontraron tres morfotipos masculinos para la coloración gular, mientras que en San Juan del Valle solo un tipo con tres variantes. En la población de San Juan del Valle e Ixtacamaxtitlán el patrón de coloración dorsal de los machos es más conspicuo (con dos manchas longitudinales verdes) que el de las hembras (manchas dorsales oscuras sobre un fondo café). En Tres Marías no se observaron diferencias sexuales en la coloración dorsal.

Introducción

El dimorfismo sexual puede presentarse en la morfología, coloración y en el desarrollo de los organismos. Algunos autores han analizado el dimorfismo sexual en aves (Matta *et al.* 2008), mamíferos (Ralls, 1997), anfibios (Lowe y Hero, 2012), reptiles (Kratochvíl y Frynta, 2002) e inclusive en grupos de invertebrados (Esperk *et al.*, 2007). Esta característica, generalmente está ligada a la poligamia y a interacciones entre machos conespecíficos. Puede ser explicado por causas próximas y últimas, sin embargo, para entender a fondo este tema, es necesario integrar ambas perspectivas.

Las causas próximas que moldean el dimorfismo sexual son aquellos factores que actúan durante la vida de los organismos. Por ejemplo, como mencionan John-Alder *et al.* (2007), las distintas concentraciones de hormona del crecimiento en machos y hembras originan dimorfismo sexual en el tamaño de los adultos. Otro ejemplo de un mecanismo próximo son las diferencias sexuales en las asignaciones energéticas al crecimiento y la reproducción. Es común que al llegar a la madurez sexual las hembras destinen mayor cantidad de energía a la reproducción en comparación con los machos. En consecuencia, se espera que la tasa de crecimiento sea menor en las hembras que los machos adultos, lo que produce dimorfismo sexual en el tamaño corporal. El dimorfismo sexual en la forma del cuerpo comúnmente se origina por diferencias entre machos y hembras en las tasas de crecimiento de distintas partes del cuerpo (Butler y Losos, 2002).

La mayoría de estudios en dimorfismo sexual acentúan a la selección sexual como agente primordial, sin embargo, el dimorfismo puede ser el resultado de tres presiones selectivas primarias. La primera de ellas, la selección natural en la reducción de la competencia por los alimentos (Darwin, 1874), se relaciona con la diferencia corporal y el tamaño de las cadenas tróficas, por lo cual los individuos más grandes tienen la capacidad de explotar recursos energéticos de mayor talla. Muchos estudios realizados con lagartos, demuestran relación del tamaño con la segregación sexual en la utilización de recursos alimenticios (Schoener, 1967). Tanto el tamaño corporal como el tamaño de la cabeza han sido considerados como factores que facilitan la segregación.

La segunda presión selectiva es la selección natural influyendo sobre el tamaño de camada. Estudios previos (Tinckle *et al.* 1970) han demostrado una amplia ventaja selectiva en el gran tamaño corporal, cuando esta se correlaciona con el tamaño de camada. Sin embargo, se debe considerar que la gran pérdida energética que conlleva una actividad como la producción de huevos puede reducir las tasas de crecimiento en las hembras de lagartijas (Ryan *et al.* 1983).

La selección sexual es el tercer factor que promueve el dimorfismo, ya sea por la competencia por una pareja o la elección de la misma. En los machos dicha selección a menudo resulta no sólo en el aumento del tamaño corporal, sino también en el aumento de los apéndices relacionados directamente con el combate (Darwin, 1874). Por ejemplo, Stamps (1977) reporta que generalmente los machos de los iguánidos territoriales son el sexo más grande, lo que indica una relación entre la selección y el dimorfismo sexual (Stamps, 1983). Un gran tamaño corporal en los machos aumenta la competitividad intrasexual. En lagartijas, las mandíbulas se utilizan normalmente en combate (Carpenter y Ferguson, 1977) y cabezas más grandes son probablemente ventajosas, no solo en el aumento del tamaño que tiene la boca abierta con el aumento de las magnitudes de la cabeza, también acompaña a la hipertrofia de los músculos de la mandíbula temporal, lo que desencadena una mayor fuerza en de mordida.

Variación Geográfica

El tamaño corporal es sin duda uno de los caracteres cuantitativos más importantes que pueden ser registrados en los animales (tanto ectotermos como endotermos) (Stillwell y Fox, 2009) ya que esta variable puede influenciar fuertemente aspectos tan diversos como la fisiología, la adaptación y la arquitectura corporal. Tanto paleontólogos como los propios biólogos han marcado su interés en estudios de variación corporal a lo largo de gradientes latitudinales como espaciales desde hace ya dos siglos. Esta labor científica ha tenido como resultado la creación de supuestas llamados “reglas” (por ejemplo la regla de Bergmann, de Cope, de Rensh entre otras) que intentan dar explicaciones mecanicistas a dichos fenómenos (Blanckenhorn y Demon, 2004).

Una de las reglas más conocidas que consideran la variación de tamaño en un contexto geográfico es la de “Bergmann”, la cual señala, textualmente, que “a mayor latitud, mayor tamaño” (Bergmann, 1847). Meiri y Thomas (2007), señalan que este supuesto parece ajustarse bastante bien en la mayoría de las especies de endotermos, sin embargo los patrones parecen resultar ser más complejos en los ectotermos.

Empero los factores que subyacen a la producción de variación corporal a amplia escala aún son poco conocidos. Gradientes de tipo altitudinal y latitudinal en temperatura se cree (mediante observaciones) que generan una variación de tipo clinar. Los organismos pueden desarrollar dos vías de respuesta a la variación de temperatura: a través del efecto directo de la temperatura en los fenotipos (plasticidad fenotípica) o por medio de la adaptación a largo plazo (evolución) (Angilletta y Dunham, 2003).

La dirección y grado de las diferencias sexuales en el tamaño corporal están fuertemente ligadas al taxón, por lo tanto es frecuente que distintos taxones difieran en el grado y dirección del dimorfismo sexual (Nylin y Wedell, 1994). Este enigma ha enfocado la atención de muchos científicos. Dicho interés tiene como resultado una amplia gama de estudios cuya finalidad ha sido el comprender los mecanismos evolutivos que subyacen en los patrones interespecíficos del dimorfismo sexual de tamaño (Meiri y Thomas, 2007; Fairbairn, 1997). De tal forma que se ha llegado a proponer la llamada “regla de Rensch”, la cual señala que cuando se comparan diferentes especies, el dimorfismo sexual de tamaño tiende a ser más conspicuo en aquellas especies en las que los machos son más grandes que las hembras, mientras que es menos evidente en las especies donde las hembras son más grandes que los machos (Abouheif y Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997).

Antecedentes

Se ha descrito el dimorfismo sexual en dos poblaciones de *S. grammicus* ambas del estado de Hidalgo (Hernández-Salinas *et al.*, 2010) y una población más (Ramírez-Bautista *et al.*, 2005) en el mismo estado. En ambas investigaciones se reporta la existencia de dimorfismo sexual en tamaño corporal, el cual está sesgado hacia los machos. También aportan que en las tres poblaciones los machos tuvieron cabezas más largas y anchas, así como, extremidades anteriores y posteriores que las hembras.

En especies pertenecientes al grupo *grammicus* también se ha descrito el dimorfismo sexual. Tal es el caso de *S. anahuacus*, (Arriaga-Nava, 2013), en donde se reporta que los machos poseen tallas corporales mayores que las hembras. De igual forma, las variables ancho y largo de la cabeza, longitud de la cola, longitud de la tibia y longitud del fémur fueron mayores en machos, mientras que la variable longitud del tronco tuvo mayor longitud en hembras. El autor reporta tres distintos morfotipos para la coloración gular, así mismo, se desconoce el posible rol ecológico que pudieran tener estos morfos.

Un estudio realizado en *S. grammicus* reporta que una población establecida en el estado de Hidalgo se identificó hasta siete morfotipos distintos para la coloración de las gargantas en machos, las cuales fueron azul, anaranjado, amarillo, anaranjado-azul, amarillo-azul, amarillo-anaranjado y anaranjado-amarillo. También se examinó si existen diferencias entre las tallas corporales de los siete morfotipos, el resultado obtenido fue que las diferencias en tamaño entre los morfos no fueron estadísticamente significativas (Monter-Castro, 2016).

Otro análisis en *S. grammicus* estudió si existe alguna preferencia de las hembras hacia el color presente en los machos, dividiéndolos en machos con colores

brillantes, con colores normales y con colores disminuidos. Reportando que las hembras prefirieron acercarse a los machos con colores más brillantes, sin embargo, las hembras prefirieron permanecer más tiempo con los machos de colores normales y discriminaron a los que presentaban colores disminuidos. El autor atribuye sus resultados a que las hembras son cautelosas ante los machos que tienen colores que muestren altos niveles de agresión (Argaez-Marqués, 2011).

Cooper y Burns (1987) establecen que la coloración de los individuos es una señal sexual hacia sus conespecíficos. Esto se probó en *S. undulatus* mediante un diseño experimental que consistía en hacer pasar a machos por hembras pintando el vientre de los organismos simulando el del sexo opuesto. Lo mismo se realizó en hembras para aparentar ser machos. Se encontró que los machos desplegaron conductas agonísticas a las hembras pintadas con colores masculinos, y conductas de cortejo a los machos pintados como hembras.

Se ha reportado que la coloración en las lagartijas está relacionada con los niveles de testosterona de los organismos (Cox *et al.*, 2005). Este autor encontró que al castrar machos de *S. undulatus*, la intensidad de la coloración ventral disminuyó notablemente, mientras que los machos que no fueron castrados se incrementó la intensidad de su coloración al exponerlos a parches de testosterona.

Otra característica muy estudiada en *S. grammicus* es su ciclo reproductivo en diversas poblaciones. Hernández-Salinas *et al.* (2010), lo describen en dos poblaciones del estado de Hidalgo. En una población los machos alcanzan su madurez sexual a una longitud hocico cloaca mínima de 42.2mm y las hembras a 41.6mm, la longitud corporal promedio de esta población fue de 51.79 \pm 0.72mm para machos, mientras que en hembras el promedio fue de 49.32 \pm 0.69mm. Mientras que la otra población tratada por estos autores, los machos alcanzan la madurez sexual a 38.9mm de longitud corporal, por su parte, las hembras hacen lo propio a los 44.6mm. Respecto a las tallas corporales promedio, los machos registraron 53.97 \pm 0.88mm y para las hembras este valor fue de 52.09 \pm 0.83mm.

Jiménez-Cruz (2007), describe el ciclo reproductivo de una población de *S. grammicus* en Teotihuacán, Estado de México. En esta población se reportan longitudes corporales promedio de 57.04 \pm 0.68mm y 52.02 \pm 0.45mm para machos y hembras respectivamente, mientras que la talla en la que los machos alcanzan su madurez sexual fue de 44.5mm similar al reportado para hembras el cual fue de 44.1mm.

Por otra parte, Ríos-Pérez (2005) reporta que los machos de *S. grammicus* alcanzan la madurez sexual a los 46mm de longitud hocico cloaca y un tamaño corporal promedio de 58.13 \pm 1.43mm. Por su parte, las hembras alcanzan la madurez sexual

a los 44mm de longitud corporal y registran en promedio 57.36 ± 0.84 mm de longitud hocico cloaca. Estos datos fueron extraídos de una población ubicada al norte de Oaxaca.

Justificación

Sceloporus grammicus tiene una amplia distribución, abarca una gran parte del territorio nacional. Debido a que es una especie relativamente pequeña, resistente, fácil de manejar y abundante en las zonas donde se encuentra, existe una amplia batería de estudios en diversos temas, tales como ecología térmica (Lemos-Espinal y Ballinge, 1995), ciclo reproductivo (Jiménez-Cruz *et.al.*, 2005; Ramírez-Bautista *et.al.*, 2012; Hernández-Salinas *et al.*, 2010), demográficos (Zuñiga-Vega *et.al.*, 2008), hormonales (Fenton y Valverde, 2000), sistemáticos (Arévalo *et.al.*, 1993, 1994), evolutivos (Marshall *et.al.*, 2006), entre otros. La mayoría de los estudios realizados con el complejo *grammicus* han tenido como objetivo esclarecer su situación taxonómica y se han basado en diferencias cromosómicas detectadas en diversas poblaciones (Arévalo *et.al.*, 1991; 1993; 1994; Ver anexo I), dejando a un lado los análisis morfométricos, los cuales, por mucho tiempo en biología ha sido una herramienta fundamental para comprender los patrones de diferenciación de los organismos. Considerando que la búsqueda de recursos es indispensable en la vida de los animales, y que (para un sexo) uno de estos lo componen los individuos del género opuesto, algunos animales han desarrollado exuberantes comportamientos e inclusive han modificado sus cuerpos para llamar la atención de parejas potenciales, promoviendo dimorfismo sexual.

Hipótesis

Si las presiones selectivas que moldean el dimorfismo sexual en *S. grammicus* son distintas en cada población, entonces se encontrarán diferencias en el grado de dimorfismo entre las poblaciones.

Objetivos

Describir el dimorfismo en tamaño y forma corporal, así como el dicromatismo sexual en *Sceloporus grammicus*.

Determinar y en su caso evaluar el grado de variación geográfica intraespecifica en el dimorfismo y dicromatismo sexual de *S. grammicus*.

Método

Áreas de estudio

La recolecta de material biológico tuvo lugar en tres regiones, dos ubicadas en el 2 localidades del estado de Puebla y una en el estado de Morelos. Siendo una de ellas los poblados adyacentes de Talmesa y Oyametepec localizados en el municipio de Ixtacamaxtitlan, otra región se encuentra a los alrededores del pueblo de San Juan del Valle en el municipio de Chilchotla, ambas en Puebla. Por último se visitó el poblado Tres Marías en el municipio de Huitzilac, Morelos.

El municipio de Ixtacamaxtitlan se encuentra en los paralelos 19° 27' y 19° 45' de latitud norte; los meridianos 97° 41' y 98° 03' de longitud oeste; con una altitud entre 2 000 y 3 400 m. En los poblados de Talmesa y Oyametepec predomina un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (Fig. 1); intervalos de temperatura y precipitación anual de 10-18°C y 600-900 mm respectivamente, siendo enero el mes más seco con 10 mm, mientras que la caída media en junio es de 111 mm, colocando a este mes como el más húmedo. La diferencia en la precipitación promedio entre el mes más seco y el más lluvioso es de 101 mm. Las temperaturas promedio mensuales varían en un 5.6 °C. El suelo presente es de tipo Leptosol (INEGI, 2009a). La comunidad vegetal dominante de estas localidades es el bosque de pino, algunos géneros propios a este tipo de vegetación son: *Pinus*, *Abies*, *Arbutus*, *Prunus* y *Alnus* como árboles y como arbustos: *Eupatorium*, *Senecio*, *Baccharis*, *Helianthemum* y *Pernettya* (Rzedowski, 1994). En estas localidades, *S. grammicus* se puede encontrar en simpatría con otros Squamata, por ejemplo: *Barisia imbricata*, *Sceloporus mucronatus*, *Plestiodon lynxe* y *Crotalus ravus*.

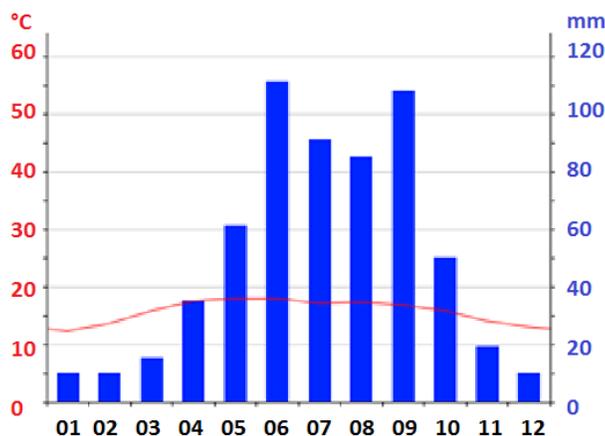


Figura 1. Climograma del municipio de Ixtacamaxtitlan Puebla, donde las barras marcan las precipitaciones y la línea el gradiente térmico, ambos anuales. Tomado de Schwarz 2015a.

La localidad de San Juan del Valle se encuentra entre los paralelos 19° 10' y 19° 20' de latitud norte; los meridianos 97° 08' y 97° 17' de longitud oeste; con una altitud entre 1 700 y 3 900 m, en el cual predomina el clima templado húmedo con lluvias abundantes en verano (Fig. 2); intervalos de temperatura y precipitación anual de 4-20 °C y 700-1600mm respectivamente, siendo febrero el mes más seco con 28 mm, mientras que el mes más húmedo es julio con 229 mm. La diferencia en la precipitación promedio del mes más seco y el más húmedo es de 201 mm. Las temperaturas medias mensuales varían aproximadamente 5.4 °C. El suelo presente en esta zona es de tipo Andosol (INEGI, 2009b). La asociación vegetal presente en esta localidad es el bosque de pino-encino, algunos de los géneros vegetales propios son: *Pinus*, *Juniperus*, *Buddleia*, *Clethra* y *Populus* en el estrato vegetal superior y en el caso del estrato arbustivo: *Salvia*, *Stevia*, *Ribes*, *Vernonia* y *Fuchsia* (Rzedowski, 1994). En esta localidad *S. grammicus* vive en simpatria con otras lagartijas, como son: *S. formosus*, *S. bicanthalis*, *Plestiodon brevisrostris*, *Abronia graminea* y *Scincella assata*; de igual manera, podemos encontrar algunas especies de serpientes, como son: *Conopsis lineata*, *Crotalus intermedius* y *Thamnophis scaliger*.

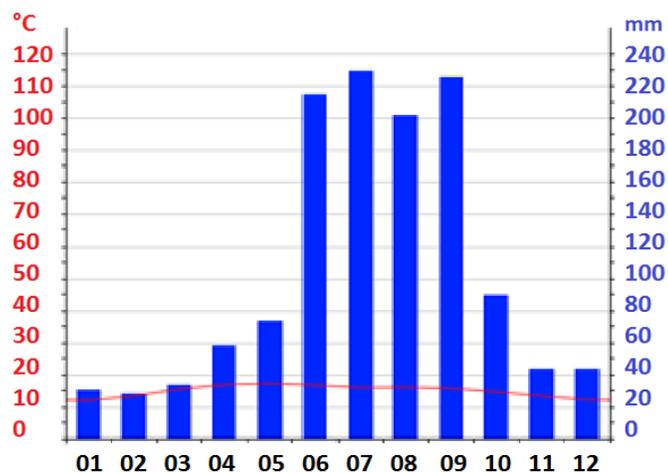


Figura 2. Climograma del municipio de Chilchotla Puebla, donde las barras marcan las precipitaciones y la línea el gradiente térmico, ambos anuales. Tomado de Schwarz, 2015b.

El municipio de Huitzilac se encuentra ubicado en los paralelos 18° 59' y 19° 05' de latitud norte; los meridianos 99° 08' y 99° 19' de longitud oeste; altitud entre 1 200 y 2 500; presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (Fig 3); con intervalos de temperatura y precipitación anual de 8-18°C y 1200 a 1600 mm respectivamente, aquí el mes más seco es febrero con 7 mm, mientras que agosto es el más húmedo con 307 mm. La diferencia en la precipitación del mes más seco al más lluvioso es de 300 mm. Las temperaturas medias mensuales varían aproximadamente 5.2 °C. Esta zona presenta un suelo de tipo Andosol (INEGI,

2009c). La comunidad vegetal dominante en la zona es el bosque de pino, algunos de los generos representativos para la zona de Tehuacán son: *Pinus*, *Arbutus*, *Buddleia*, *Populus* (Rzedowski, 1994). En esta localidad, *S. grammicus* se encuentra en simpatria con otras lagartijas, como son: *S. torquatus*, *S. aeneus*; de igual forma, se pueden encontrar algunas especies de serpientes, como son: *Crotalus ravus*, *Storeria sotoeroides*, entre otras.

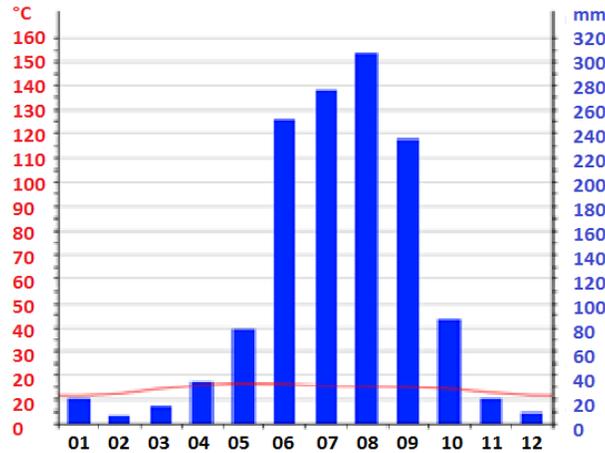


Figura 3. Climograma del municipio de Huitzilac Morelos, donde las barras marcan las precipitaciones y la línea el gradiente térmico, ambos anuales. Tomado de Schwarz, 2015c

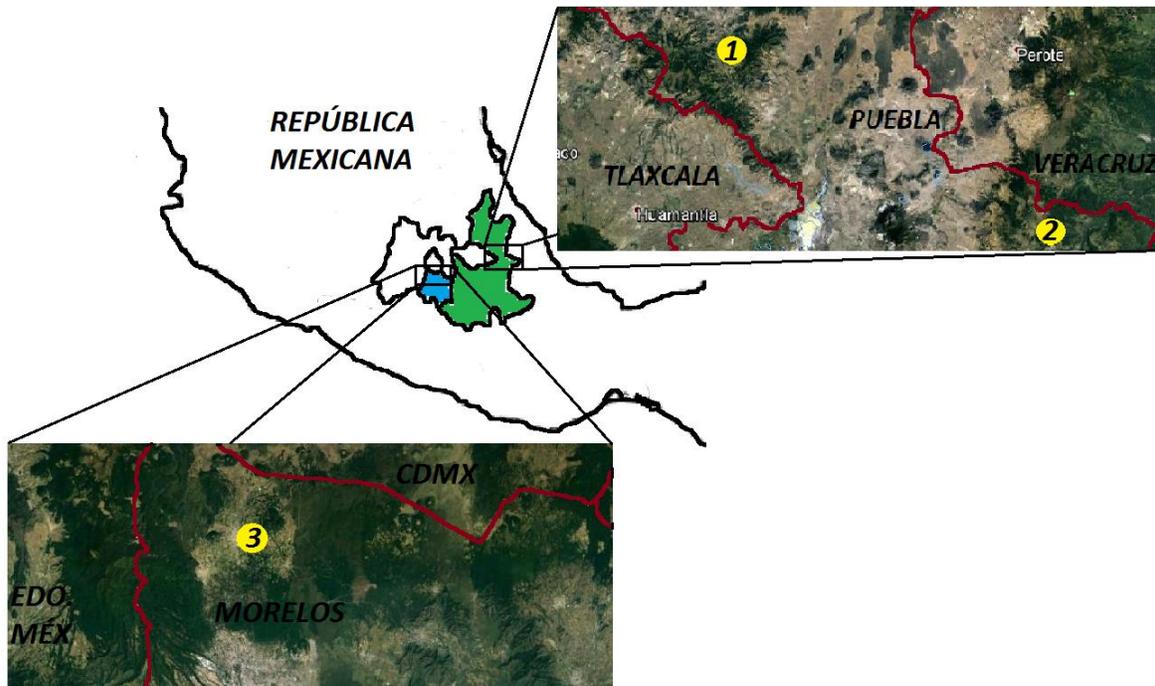


Figura 4. Distribución geográfica de las tres localidades de *Sceloporus grammicus*. Dónde: 1) Ixtacamaxtitán, 2) San Juan del Valle y 3) Tres Marías.

Descripción de la especie

Sceloporus grammicus, (figura 5) también conocida como “El huizache” o lagartija del mezquite, es una lagartija de hábitos diurnos, cuerpo ligeramente robusto y talla pequeña con una longitud hocico cloaca que va de los 64 a los 84 mm en organismos adultos, mientras que en crías el promedio oscila entre los 40 mm; número de escamas dorsales varía de 48 a 93; cuenta con una serie de escamas dorsales alargadas; ausencia del saco postfemoral; presenta una coloración dorsal que va de gris claro a gris oscuro, en ocasiones con tonalidades ópalo al igual que verde olivo, con líneas transversales de color negro que abarcan todo el largo del cuerpo; la región ventral es de coloración cremosa, donde los machos ostentan parches laterales de color azul turquesa rodeados con un borde negro, dichos parches son ligeramente distintivos en las hembras. Su reproducción es otoñal, de tal forma que los nacimientos son al inicio de la primavera del siguiente año, de actividad reproductiva asincrónica, vivípara, con tamaños de camada que van de 3 a 9 crías; su dieta es insectívora, principalmente coleópteros, himenópteros, dípteros, lepidópteros y arácnidos (Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004). Esta especie se encuentra sujeta a protección especial por la NOM-059-ECOL-2001.



Figura 5. Hembra de *Sceloporus grammicus* asoleándose. Fotografía tomada por Manuel Feria Ortiz.

Se buscaron organismos en micro-hábitats que con mayor probabilidad fueron utilizados por *S. grammicus*.

Se realizaron tres salidas al campo con duración de tres días cada una a las localidades del estado de Puebla en el periodo que comprende del mes de agosto

a noviembre de 2015. Por otra parte, el municipio de Huitzilac se visitó los meses de enero, mayo y junio del año 2016 con una frecuencia de cinco días por mes. Los organismos se recolectaron de forma manual o con ayuda de ligas de hule (de ser el caso, se golpeó levemente al animal con el objetivo de desorientarlo). Los ejemplares se transportaron en bolsas transparentes de plástico. A cada organismo se le asignó un número consecutivo para evitar repeticiones en el registro de datos. Se tomaron los siguientes datos: (1) fecha de recolecta, (2) localidad, (3) el número previamente asignado y (4) el sexo, mediante observación directa del área ventral del organismo, ya que los machos presentan dos escamas post-anales agrandadas. Las lagartijas se devolvieron a los sitios de recolección y fueron liberados ilesos después del registro de datos.

Para evaluar el dimorfismo sexual en tamaño y forma corporal, se registraron las siguientes variables morfométricas: (i) el ancho de la cabeza (AC) o la distancia entre los límites externos de las escamas supra oculares, (ii) largo de la cabeza (LC), medida de la punta del hocico hasta las escamas traseras del oído, (iii) longitud hocico-cloaca (LHC) se obtuvo midiendo de la punta del hocico hasta la terminación de la cloaca, (iv) longitud de la cola (LCol) que va desde la el extremo posterior de la cloaca hasta la punta de la cola, (v) longitud del fémur (LFem) para esta se midió desde la ingle hasta la rodilla y (vi) longitud axila-ingle midiendo desde la axila hasta la ingle, todas ellas se registraron en milímetros (mm) con un calibrador digital de seis pulgadas milimétrico y estándar TRUPER CALDI-6MP con una precisión de 0.01 mm.

Previo al tratamiento estadístico, todos los valores de cada variable de cada población fueron transformados a su expresión logarítmica base 10 con el fin de ajustar los datos al requerimiento de normalidad que requieren las pruebas paramétricas. En seguida, se evaluó la normalidad de cada variable con pruebas de Shapiro-francia y análisis EDKs (estimadores de densidad por Kernel) (Salgado-Ugarte, 2002; 2013).

Con el fin de evaluar en las distintas poblaciones el dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo, se aplicó el estadígrafo de prueba *t* de Student entre las variables morfométricas longitud hocico-cloaca de ambos sexos. Para cada población se calculó el índice de dimorfismo sexual propuesto por Lovich y Gibbons (1992), el cual consiste en restar una unidad al cociente obtenido entre la LHC promedio de machos y hembras. La naturaleza de este resultado es positiva cuando el sexo femenino es el más grande y negativo cuando el sexo masculino es el más grande. La gran frecuencia con la que es usado este índice se debe a que proporciona valores intuitivos, simétricos alrededor de cero, etc. (Smith, 1999)

Para detectar si existe dimorfismo sexual en la forma del cuerpo dentro de cada población, se realizaron tres análisis multivariados de covarianza (ANMUCOVA) utilizando la LHC como covariada, el sexo como variable categórica y las demás medidas biométricas como variables de respuesta. Posteriormente y de ser el caso, se rastreó en que variables ocurrían las diferencias sexuales con pruebas de contraste posterior de Bonferroni.

Se estimaron rectas de regresión por el método de los mínimos cuadrados de cada variable morfométrica contra la longitud hocico cloaca con el fin de evaluar la importancia de la alometría como una explicación de las diferencias geográficas en el dimorfismo sexual. Ya que se utilizaron valores logarítmicos para obtener las rectas de regresión el procedimiento fue análogo a utilizar la ecuación alométrica. Esto es, se obtuvieron modelos para estimar el coeficiente de alometría, en este caso la pendiente de la recta obtenida, o la tasa de crecimiento de cada parte corporal registrada (longitud de la cabeza, etc.) respecto a la tasa de crecimiento del organismo (longitud del cuerpo). Se consideró isometría si el valor de la pendiente (m) fue igual a cero. En contraste, se consideró que el crecimiento fue alométrico positivo o negativo si el valor de m fue mayor o menor a cero, respectivamente.

Adicional a esto, con el fin de visualizar objetivamente las diferencias sexuales y geográficas en la forma del cuerpo, primero se empleó el método de la media geométrica de Mosimann (1970) para obtener un índice no lineal del tamaño corporal (size) y enseguida se dividió el valor de cada medida biométrica entre éste índice. El cociente así obtenido representó una herramienta para controlar el efecto del tamaño en los organismos y de esta forma evaluar mejor las diferencias sexuales y geográficas en la forma del cuerpo.

Con el fin de evaluar si existe variación geográfica en el tamaño corporal se consideraron únicamente los organismos recolectados más grandes de cada sexo y población. Se ha considerado que en este tipo de estudios (Forsman, 1991) la estructura de edad en la población afecta directamente el tamaño corporal promedio de los organismos. Factores tales como tasas de natalidad y mortalidad, entre otros, pueden variar geográficamente y afectar diferencialmente la estructura de edades de cada población. En consecuencia, las diferencias geográficas en el tamaño promedio pueden no reflejar verdaderas diferencias en el tamaño sino diferencias en otros atributos poblacionales. Una manera de evitar este inconveniente es considerar los organismos más grandes. Si bien las lagartijas siguen creciendo aún durante la edad adulta el crecimiento es cada vez más lento, de modo que la curva tasa de crecimiento versus tiempo sigue un modelo asintótico. Por lo tanto, la comparación del tamaño corporal de organismos que se encuentre en una talla

asintótica debe reflejar más claramente las similitudes y diferencias geográficas en este rasgo.

Stamps y Andrews (1992) establecen tres condiciones bajo las cuales es posible reconocer máximos asínticos. La primera señala que cuando menos un individuo de una muestra debe estar cerca de su tamaño máximo asíntico. La segunda se basa en la teoría del valor extremo (Johnson y Kotz, 1970) donde se puede tener una estima de la cantidad de organismos que tienen tamaño asíntico en una población, relacionando el tamaño de muestra y el individuo más grande por muestreo. Por último, indican que la variación interindividual entre las longitudes de los organismos que se consideren en la talla asíntica debe ser escasa. Específicamente, que el coeficiente de variación entre los individuos considerados en su tamaño asíntico debe estar entre 5% y 3%.

Para determinar la cantidad de individuos que se utilizaron en el cálculo del promedio máximo asíntico se empleó el método de Forsman (1991). Se clasificaron las localidades de acuerdo a los promedios obtenidos por el individuo más grande, los dos más grandes, los tres más grandes, así sucesivamente hasta los diez individuos más grandes. Estas clasificaciones se determinaron para machos y hembras por separado. Con esos valores se calculó el coeficiente de concordancia de Kendall W como una medida de acuerdo entre las clasificaciones para cada sexo. Esto con el fin de reducir al mínimo la posibilidad de que algunos individuos no tengan su máximo tamaño corporal y simultáneamente permite comparar estadísticamente la variación en el tamaño corporal máximo.

Para evaluar el grado de dimorfismo sexual en el tamaño corporal máximo entre poblaciones, se empleó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías utilizando solo a los organismos considerados como los asínticos, con la localidad como un factor y el sexo como otro. La interacción significativa entre sexo*localidad indicará la presencia de variación geográfica en el dimorfismo sexual en el tamaño corporal.

Siguiendo a McCoy *et al.*, (1994), para evaluar las variaciones en el dimorfismo sexual en la forma corporal, en cada variable que se describió dimorfismo, se ocuparon los modelos de crecimiento obtenidos para las hembras de cada población. Se emplearon estos modelos para calcular los residuales de cada macho de cada población. Un residual es la diferencia entre la medida registrada para una parte corporal de un macho y el valor estimado (mediante el modelo correspondiente) para una hembra de la misma LHC en una población determinada. Estos residuos son medidas específicas de las diferencias sexuales de cada parte corporal en una población particular. Para detectar diferencias significativas en el grado de dimorfismo sexual en cada parte corporal entre las distintas poblaciones se ocuparon análisis de varianza (ANOVA) de una vía, o de ser el caso, pruebas de

t de Student, considerando como variables a los residuales obtenidos en el paso previo.

Para describir el dicromatismo sexual se fotografió a cada ejemplar con una cámara fotográfica digital marca Sony modelo DSC-W610. Dichas capturas fotográficas tuvieron lugar en un dispositivo que tiene la cualidad de postrar la cámara en un soporte, logrando que la distancia del objeto a la cámara sea siempre constante; las fotografías a cada individuo fueron de la zona correspondiente a la cabeza, al dorso y al vientre. Los registros fotográficos se separaron por población y dentro de cada población por sexos. Posteriormente, se reconocieron diferentes morfotipos de acuerdo a la coloración gular. Para registrar el color de una mancha o región particular (gula, parches ventrales, el dorso y el collar) se eligió un punto central a la misma. En seguida, con la finalidad de tener una perspectiva objetiva de las diferencias en la coloración entre poblaciones, con la herramienta computacional Paint de Windows 8, se obtuvieron los códigos de colores RGB (rojo, verde y azul) por sus siglas en inglés. Se realizaron las comparaciones entre sexos y entre poblaciones describiendo el patrón RGB.

Resultados

Se analizaron en total 112 individuos de *Sceloporus grammicus*, de los cuales se capturaron 46 en la localidad de Ixtacamaxtitlán (20 machos, 23 hembras), 29 en San Juan del Valle (15 machos, 14 hembras) y 11 machos, 23 hembras en Tres Marías (con un total de 37 individuos).

En *S. grammicus* las tallas a las cuales los organismos alcanzan la madures sexual está directamente relacionada con la longitud corporal promedio registrada para los individuos de una población. Entre más grande el promedio, mayor será la talla a la cual los organismos alcancen la madures sexual. Debido a esta variación, se realizó una investigación bibliográfica con el fin de encontrar estudios donde las longitudes corporales promedio coincidan con las reportadas en este estudio, con el fin de tener una talla aproximada de madures sexual en los individuos de estas poblaciones (Página 4).

Las pruebas de Shapiro-Francia aplicadas a cada variable morfométrica de las tres poblaciones demostraron normalidad en las mismas, lo cual fue respaldado positivamente con los análisis de EDK's, en los cuales se utilizó el ancho óptimo de banda de Silverman (Salgado-Ugarte, 2002; 2013).

Las pruebas de t detectaron diferencias estadísticamente significativas en la longitud hocico cloaca entre los machos y las hembras de Ixtacamaxtitlán y de San Juan del Valle. Por su parte, en Tres Marías las diferencias fueron marginalmente significativas. Se puede considerar reservadamente que en esta población también existen diferencias sexuales en el tamaño corporal. En las tres poblaciones el dimorfismo sexual en tamaño corporal esta sesgado hacia los machos, de igual forma. Esto es, las dimensiones corporales son mayores en machos que en hembras (Tabla 1).

Los organismos (machos y hembras) más grandes se encontraron en Tres Marías, seguidos por Ixtacamaxtitlan. En contraste, en San Juan del Valle se registran los animales de menor talla corporal. Lo mismo ocurre en la distribución de las dimensiones corporales (Tabla 1).

Tabla 1. **Promedios** \pm Error estándar e intervalos de variación entre paréntesis. n = número de muestra de la longitud hocico cloaca para cada sexo de las tres poblaciones. Valor del índice de tamaño (size) para cada sexo en las tres poblaciones. IDS = índice de dimorfismo sexual de cada población. Resultados de las pruebas de *t* acerca de las medias logarítmicas de LHC para hembras y machos de cada población.

<i>Localidad</i>	<i>Logaritmos de la LHC</i>					
	<i>Sexos</i>		<i>IDS</i>	<i>Pruebas de t</i>		
	<i>Machos</i>	<i>Hembras</i>		<i>gl</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>Ixtacamaxtitla</i>	55.87	52.97				
<i>n</i>	± 4.10	± 5.55	-0.054	41	-1.87	0.04
	(61.65-43.1)	(61.47-40.23)				
	n=20	n=23				
<i>SIZE</i>	1.233	1.215				
<i>San Juan del Valle</i>	54.27	49.88				
	± 7.83	± 8.11	-0.088	27	-1.53	0.01
	(65.54-43.4)	(65.79-38.13)				
	n=15	n=14				
<i>SIZE</i>	1.210	1.166				
<i>Tres Marías</i>	61.4	54.38				
	± 10.10	± 8.33	-0.129	35	-1.29	0.06
	(77.52-44.21)	(69.35-43.55)				
	n=11	n=23				
<i>SIZE</i>	1.263	1.197				

En la figura 6 se puede ver la variación del tamaño corporal entre los sexos de las distintas poblaciones y entre las mismas poblaciones a través del diagrama de dispersión.

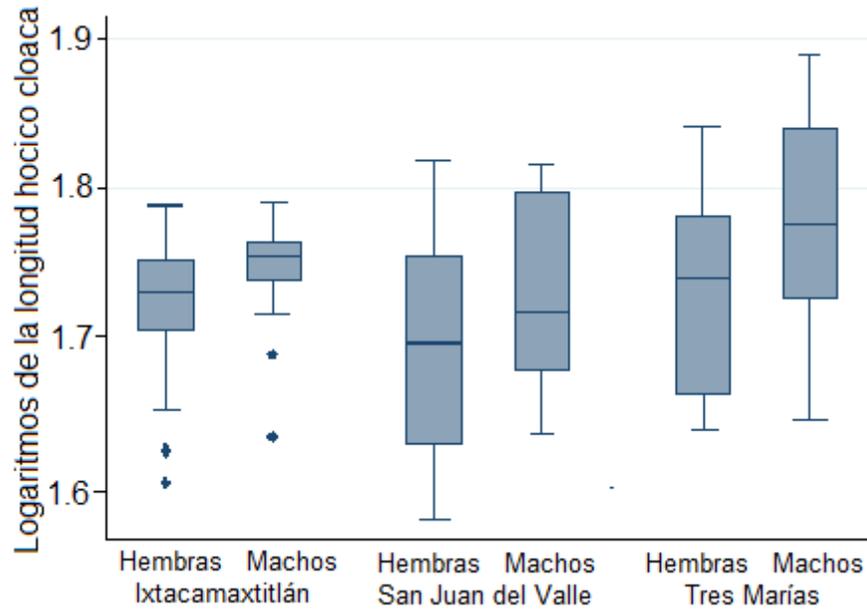


Figura 6. Variación sexual e interpoblacional en las medianas de la variable longitud hocico cloaca en sus valores logarítmicos.

Los datos obtenidos de la longitud de la cola fueron muy escasos debido a que solo pocos de los animales capturados no mostraron indicios de haber perdido la cola; la mayoría presentaba autotomía evidente. Debido a esto, esta variable se extrajo de los análisis estadísticos posteriores. Empero, aun con el bajo número de datos se puede visualizar que las colas de los machos de Tres Marías son los de mayor longitud, después Ixtacamaxtitlan y por último los de San Juan del Valle (Tabla 3). Por su parte, las hembras con menor longitud, al igual que los machos, pertenecen a San Juan del Valle, después, en orden ascendente, la población de Tres Marías, de tal forma que la talla promedio mayor pertenece a los ejemplares de la localidad de Ixtacamaxtitlan.

En cada población, los ANMUCOVAs detectaron diferencias significativas en las variables morfométricas conjuntas relacionadas a la forma del cuerpo (LogACAB, LogLCAB, LogLFem, LogLAX-Ing). Estas diferencias son altamente significativas en las tres poblaciones (Ixtacamaxtitlan $p < 0.000$; Wilks = 0.4263; Tres Marías $p < 0.000$; Wilks= 0.4078 y San Juan del Valle $p=0.003$; Wilks= 0.5183).

Las pruebas *a posteriori* de Bonferroni detectaron específicamente en que variables morfométricas existen diferencias sexuales en cada población, donde destaca que en Tres Marías las variables LogACAB, LogLCAB y LogLFem presentan diferencias sexuales altamente significativas mientras que en la LogLAX-Ing solo fue una diferencia estadísticamente significativa. En las localidades de Ixtacamaxtitlan y San Juan del Valle, la prueba *post hoc* demostró que en ambas localidades existen

diferencias sexuales altamente significativas en las variables LogACAB y LogLCAB. Sin embargo solo en San Juan del Valle se expresan diferencias sexuales en la LogLFem y por su parte, solo en Ixtacamaxtitlán se encuentran diferencias entre los sexos en la variable LogLAX-Ing (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de las pruebas de Bonferroni. Las celdas sombreadas indican las variables donde no se encontraron diferencias sexuales.

	<i>Ixtacamaxtitlán</i>	<i>San Juan del Valle</i>	<i>Tres Marías</i>
<i>LogACAB</i>	p< 0.00; MS= 0.0002; gl= 40.00	p< 0.00; MS=0.0003; gl=26.00	p< 0.00; MS= 0.0004; gl= 31.00
<i>LogLCAB</i>	p< 0.00; MS= 0.0003; gl= 40.00	p< 0.00; MS= 0.0003; gl=26.00	p< 0.00; MS= 0.0006; gl= 31.00
<i>LogLFem</i>	p=0.25; MS= 0.0173; gl= 40.00	p< 0.00; MS= 0.0005; gl=26.00	p< 0.00; MS= 0.0004; gl= 31.00
<i>LogLAX-Ing</i>	p< 0.00; MS= 0.0012; gl= 40.00	p = 0.14; MS= 0.0014; gl=26.00	p< 0.002; MS= 0.0009; gl= 31.00

Los sexos de la población de Tres Marías contaron con los promedios más altos en las variables LogACAB y LogLCAB, seguido de Ixtacamaxtitlán y finalmente San Juan del Valle. En la longitud del fémur ambos sexos tuvieron las medias más altas que en San Juan del Valle, solo en estas poblaciones esta variable fue dimórfica. Los machos de Tres Marías fueron mayores en tamaño de la LogLAX-Ing que los de Ixtacamaxtitlán, sin embargo, las hembras de Ixtacamaxtitlán contaron con las longitudes más altas para esta variable (Tabla 3).

Tabla 3. **Promedios**, \pm Error estándar, () Intervalos de variación y Número de muestra de las variables ancho de la cabeza (ACAB), largo de la cabeza (LCAB), longitud de la cola (LCol), longitud del fémur (LFem) y la longitud axila ingle (LAX-Ing). Las celdas sombreadas corresponden a las variables que no presentaron dimorfismo sexual.

	ACAB	LCAB	LCol	LFem	LAX-Ing
<i>Ixtacamaxtitlán</i>					
<i>Machos</i>	8.02	12.47	77.89	15.39	24.54
	± 0.49	± 0.72	± 10.03	± 4.58	± 2.62
	(8.83-6.87)	(13.96-11.3)	(83.31-62.86)	(27.06-11.93)	(27.59-17.63)
	n=20	n=20	n=4	n=20	n=20
<i>Hembras</i>	7.45	11.68	66.89	14.26	27.18
	± 0.53	± 0.69	± 1.15	± 5.84	± 3.53
	(8.26-6.27)	(12.85-10.66)	(67.69-65.22)	(29.11-9.24)	(33.47-18.57)
	n=23	n=23	n=4	n=23	n=23
<i>San Juan del Valle</i>					
<i>Machos</i>	7.82	12.16	66.16	12.53	25.37
	± 0.99	± 1.27	± 2.58	± 1.77	± 5.03
	(9.56-6.72)	(14.44-10.35)	(70.4-64.08)	(15.57-9.85)	(33.23-19.19)
	n=15	n=15	n=5	n=15	n=15
<i>Hembras</i>	7.18	10.95	60.56	10.83	24.32
	± 0.72	± 1.10	± 11.20	± 1.40	± 5.40
	(8.54-6.11)	(12.77-9.2)	(50.85-75.15)	(13.18-8.67)	(33.39-15.72)
	n=14	n=14	n=4	n=14	n=14
<i>Tres Marías</i>					
<i>Machos</i>	8.87	13.93	80.92	13.73	28.94
	± 1.42	± 1.85	± 10.40	± 2.05	± 6.43
	(11.23-6.55)	(16.68-11.14)	(98.26-71.82)	(16.58-10.32)	(39.50-17.98)
	n=11	n=11	n=5	n=11	n=11
<i>Hembras</i>	7.58	11.88	63.13	11.33	26.54
	± 0.99	± 1.63	± 7.08	± 1.42	± 5.23
	(9.8-6.2)	(15.02-9.32)	(71.31-58.78)	(13.08-8.45)	(36.38-18.54)
	n=23	n=23	n=3	n=23	n=23

A pesar de que la longitud axila ingle fue mayor en machos con respecto a las hembras de Tres Marías, el porcentaje que ocupa esta variable con respecto a la longitud corporal (LHC) fue ligeramente mayor en las hembras de esta localidad (Tres Marías: machos: 0.471, hembras: 0.488). Sin embargo, es mayor la proporción en las hembras de Ixtacamaxtitlan (0.513) al compararlo con los machos de la misma localidad y con la población de Tres Marías. En las demás variables dimórficas las proporciones corporales fueron similares entre San Juan del Valle e Ixtacamaxtitlán, mientras que en Tres Marías ocurre una ligera variación, lo que indica que las proporciones que ocupan estas variables respecto a la longitud corporal es ligeramente menor que en las demás localidades. (Tabla 4).

Tabla 4. Proporciones de cada variable morfométrica respecto a la longitud corporal en ambos sexos de las tres poblaciones. ND se ubica en las poblaciones donde la variable no fue dimórfica.

	<i>Ixtacamaxtitlán</i>		<i>San Juan del Valle</i>		<i>Tres Marías</i>	
	<i>Machos</i>	<i>Hembras</i>	<i>Machos</i>	<i>Hembras</i>	<i>Machos</i>	<i>Hembras</i>
<i>ACAB</i>	0.143	0.14	0.144	0.143	0.144	0.139
<i>LCAB</i>	0.223	0.220	0.224	0.219	0.226	0.218
<i>LFem</i>		ND	0.231	0.217	0.223	0.208
<i>LAx-Ing</i>	0.439	0.513		ND	0.471	0.488

A continuación, en las figuras 7 y 8 se muestran diagramas comparativos de dispersión de las variables (en sus valores logarítmicos) de las variables ACAB y LCAB, LFem y LAx-Ing respectivamente, para las tres poblaciones y ambos sexos.

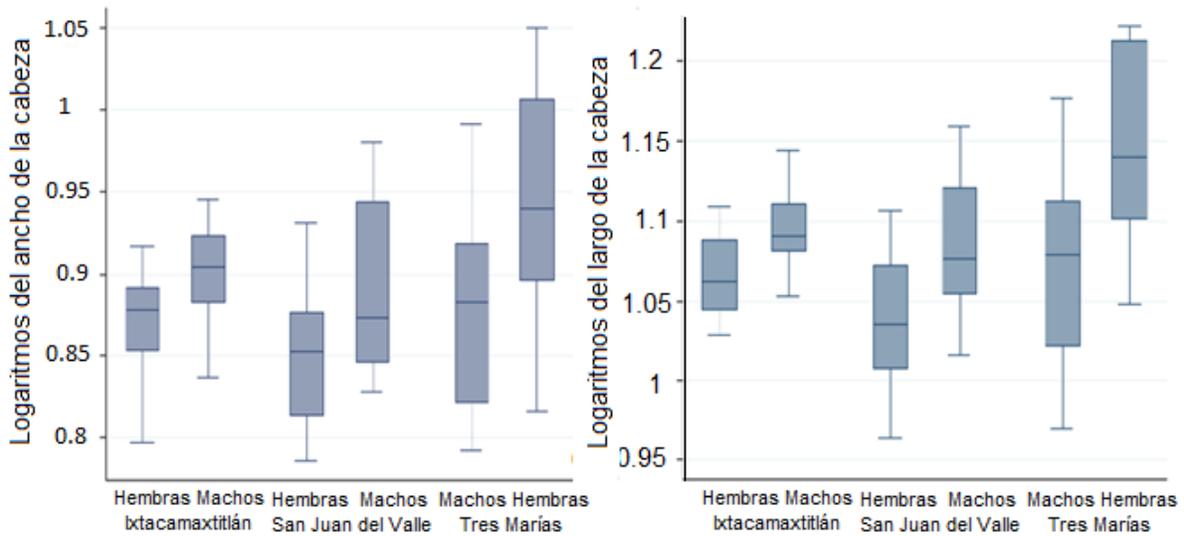


Figura 7. Variación sexual e interpoblacional en las medianas de las variables logarítmicas: ancho de la cabeza (izquierda) y largo de la cabeza (derecha).

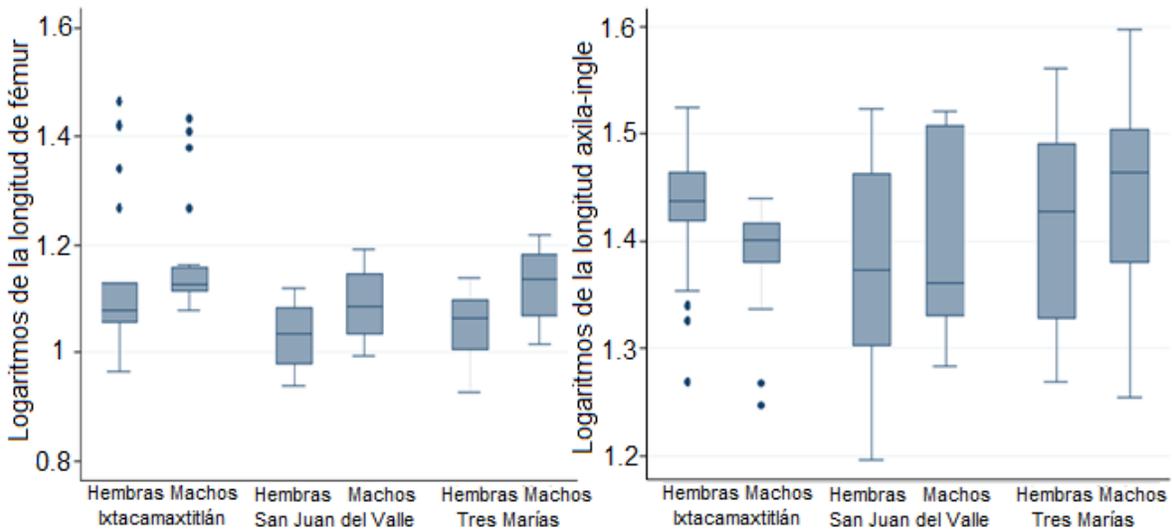


Figura 8. Variación sexual e interpoblacional en las medianas de las variables logarítmicas: longitud del fémur (izquierda) y longitud axila-ingle (derecha).

Las proporciones corporales de las variables ACAB, LCAB y LFem respecto a SIZE fueron ligeramente mayores en los machos de las poblaciones donde estas variables fueron dimórficas. Entre las poblaciones los sexos tuvieron valores similares, con ligeras variaciones entre las mismas. La proporción de la variable LogLAX-Ing fue un poco mayor en las hembras de Tres Marías que en las de Ixtacamaxtitlán, en ambos casos, las hembras fueron claramente mayores a los machos de sus respectivas poblaciones (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del cálculo de la variable size para cada sexo de las tres poblaciones. Proporciones de cada variable respecto su ajuste de talla calculado según Mosimann's para ambos sexos en todas las poblaciones. SD= variables que no presentaron dimorfismo sexual.

	<i>LogACAB/SIZE</i>	<i>LogLCAB/SIZE</i>	<i>LogLFem/SIZE</i>	<i>LogLax-Ing/SIZE</i>
<i>Ixtacamaxtitlán</i>				
<i>Machos</i>	0.733	0.888		1.126
<i>Hembras</i>	0.717	0.878	SD	1.179
<i>San Juan del Valle</i>				
<i>Machos</i>	0.738	0.896	0.907	SD
<i>Hembras</i>	0.732	0.891	0.886	
<i>Tres Marías</i>				
<i>Machos</i>	0.750	0.905	0.900	1.156
<i>Hembras</i>	0.734	0.897	0.880	1.188

Análisis alométricos

Las pendientes obtenidas por los análisis de regresión lineal para cada variable de cada población (tabla 6) señalan que la mayoría de las relaciones alométricas fueron negativas, algunas fueron isometrías con pendientes cercanas o iguales a 1 y solo dos relaciones fueron positivas.

En este análisis se observa que en machos y hembras de las tres poblaciones la relación alométrica con respecto a las variables ACAB y LCAB fue negativa, con la excepción de que en el ancho de la cabeza los machos de Tres Marías presentaron isometría. En la longitud del fémur los machos de San Juan del Valle y Tres Marías muestran isometría y las hembras de estas poblaciones alometría negativa. Para la longitud axila-ingle machos y hembras de Ixtacamaxtitlán presentan isometría, así que las únicas relaciones alométricas positivas se establecen en ambos sexos de Tres Marías (Tabla 6).

Tabla 6. Regresiones lineales obtenidas por el método de mínimos cuadrados en ambos sexos en todas las poblaciones, donde m es la pendiente, IC el intervalo de confianza y r^2 es el coeficiente de determinación, H_0 = hipótesis nula de prueba de pendientes: b_m (pendiente de la recta de los machos) = b_h (pendiente de la recta de las hembras). SD= variables que no presentaron dimorfismo sexual.

	<i>Ixtacamaxtitlán</i>		<i>San Juan del Valle</i>		<i>Tres Marías</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
<i>LogACAB</i>						
<i>m</i>	0.63	0.54	0.8	0.58	0.93	0.79
<i>IC</i>	0.40-0.87	0.38-0.70	0.64-0.98	0.43-0.73	0.74-1.12	0.65-0.93
<i>r</i> ²	0.63	0.7	0.89	0.86	0.93	0.87
<i>H</i> ₀ : $b_m=b_h$	$t= 3.76; p <0.001; gl= 39$		$t= 2.47; p <0.05; gl= 25$		$t= 3.56; p <0.002; gl= 30$	
<i>LogLCAB</i>						
<i>m</i>	0.29	0.43	0.64	0.59	0.79	0.78
<i>IC</i>	-0.03-0.61	0.28-0.57	0.43-0.85	0.45-0.72	0.63-0.91	0.57-0.98
<i>r</i> ²	0.16	0.67	0.77	0.88	0.95	0.75
<i>H</i> ₀ : $b_m=b_h$	$t= 1.96; p >0.05; gl= 39$		$t= 3.03; p <0.01; gl= 25$		$t= 3.52; p <0.002; gl= 30$	
<i>LogLFem</i>						
<i>m</i>	SD		0.93	0.75	0.9	0.77
<i>IC</i>			0.72-1.13	0.65-0.93	0.74-1.05	0.62-0.93
<i>r</i> ²			0.89	0.87	0.95	0.84
<i>H</i> ₀ : $b_m=b_h$			$t= 3.98; p <0.001; gl= 25$		$t= 5.30; p <0.002; gl= 30$	
<i>LogLX-Ing</i>						
<i>m</i>	1.03	1.1			1.31	1.22
<i>IC</i>	0.77-1.29	0.84-1.35			1.02-1.60	1.01-1.42
<i>r</i> ²	0.8	0.79	SD		0.92	0.88
<i>H</i> ₀ : $b_m=b_h$	$t= 5.63; p <0.001; gl= 39$				$t= 0.41; p >0.05; gl= 30$	

En los machos de las tres poblaciones el crecimiento del ancho de la cabeza con respecto a la longitud hocico cloaca fue mayor que el de las hembras ya que registran pendientes mayores (Ixtacamaxtitlán: machos: 0.634, hembras: 0.542; San Juan del Valle: machos: 0.807, hembras: 0.586; Tres Marías: machos: 0.929, hembras: 0.790) (Figura 9).

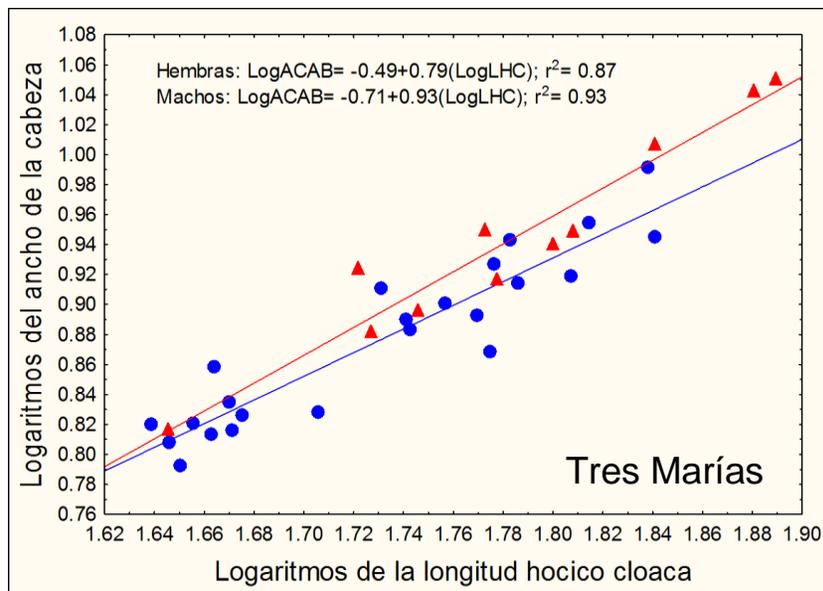
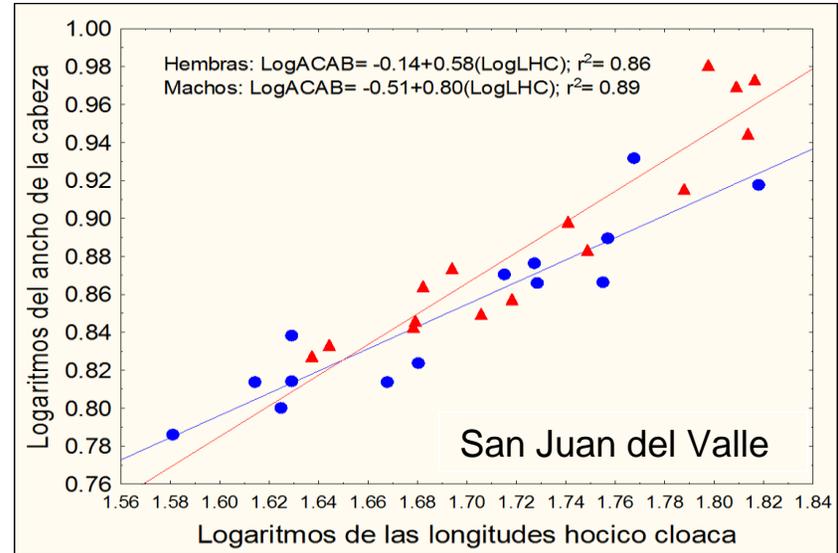
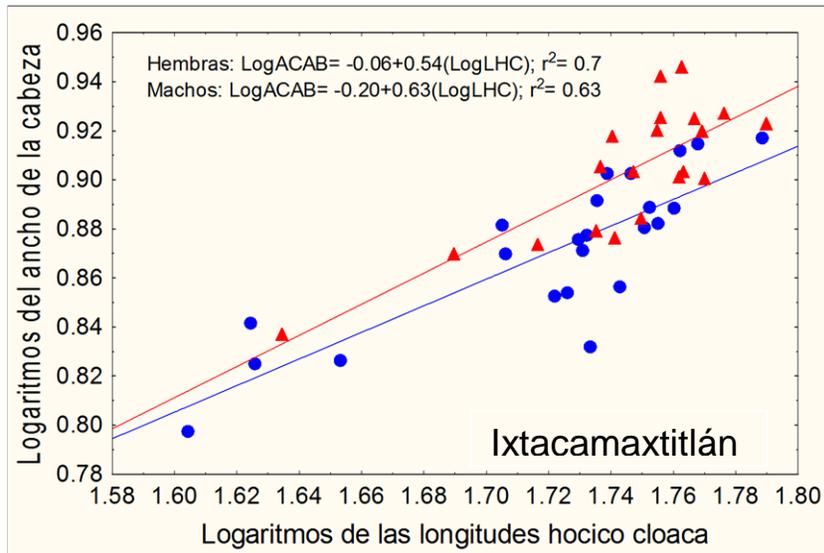


Figura 9. Rectas de regresión lineal para los datos logarítmicos del ancho de la cabeza respecto a los datos logarítmicos de la longitud hocico cloaca. En ellas, triángulos rojos son machos y círculos azules son hembras.

No obstante, las regresiones lineales reportaron distintas relaciones LogLHC-LogLCAB en las poblaciones: en Ixtacamaxtitlán las pendientes no mostraron ser estadísticamente diferentes hembras es mayor (0.429) que la descrita para los machos (0.289); para San Juan del Valle los machos (0.641) son los que presentan una velocidad menos lenta en el crecimiento (0.586 en hembras) de la longitud de la cabeza con respecto al tamaño corporal y finalmente las pendientes son similares con 0.778 y 0.775 respectivamente para machos y hembras de Tres Marías (Figura 10). El resultado de la pendiente en machos de Ixtacamaxtitlán deberá tomarse con reserva ya que el coeficiente de determinación es bajo (0.289).

En la Figura 11 se muestran las rectas correspondientes a las regresiones lineales entre la longitud del fémur y la longitud hocico cloaca en las poblaciones donde esta variable fue dimórfica. En las hembras de ambas poblaciones la velocidad de crecimiento de LogLFem fue menor con respecto a la de los machos y se registró una pendiente similar en ambas (San Juan del Valle con $m= 0.750$ y en Tres Marías $m= 0.774$). En los machos ocurre algo similar, ya que en San Juan del Valle la pendiente fue de 0.927, mientras que en Tres Marías se reportó un valor 0.899, sin embargo, estos valores no son tan similares como en el caso de las hembras.

Por último, en las hembras de Ixtacamaxtitlán la velocidad de crecimiento ($m=1.097$) de la longitud axila ingle con respecto a la longitud corporal fue mayor que en los machos ($m= 0.870$). Al contar con un coeficiente de determinación bajo por parte del modelo obtenido para los machos, este resultado debe tomarse con reserva. En la población de Tres Marías ocurrió lo contrario, los machos registran una pendiente mayor (1.314) que el valor reportado para las hembras (1.220), no obstante, las pendientes no son estadísticamente distintas (Figura 12).

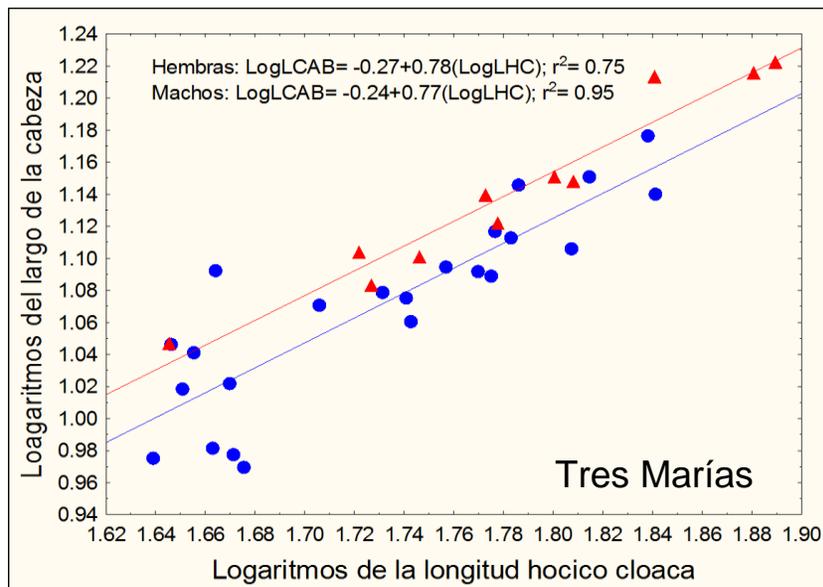
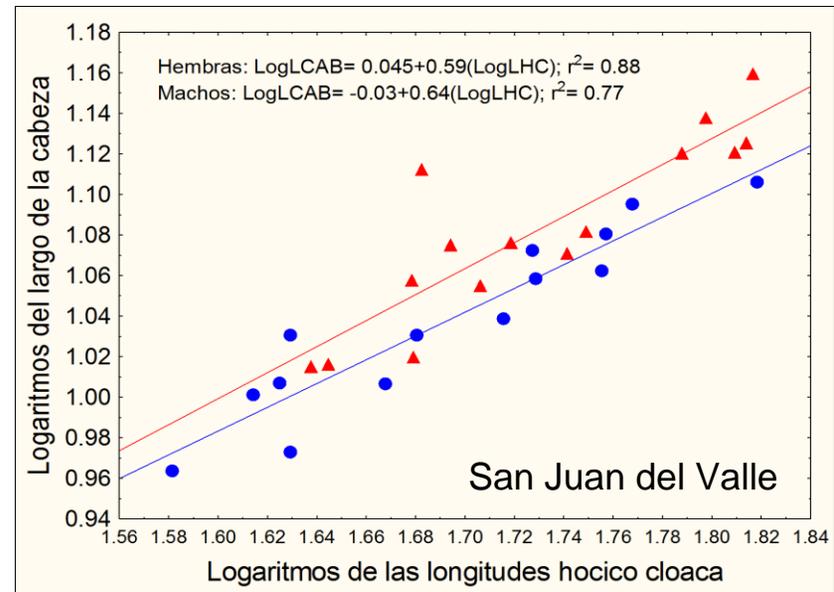
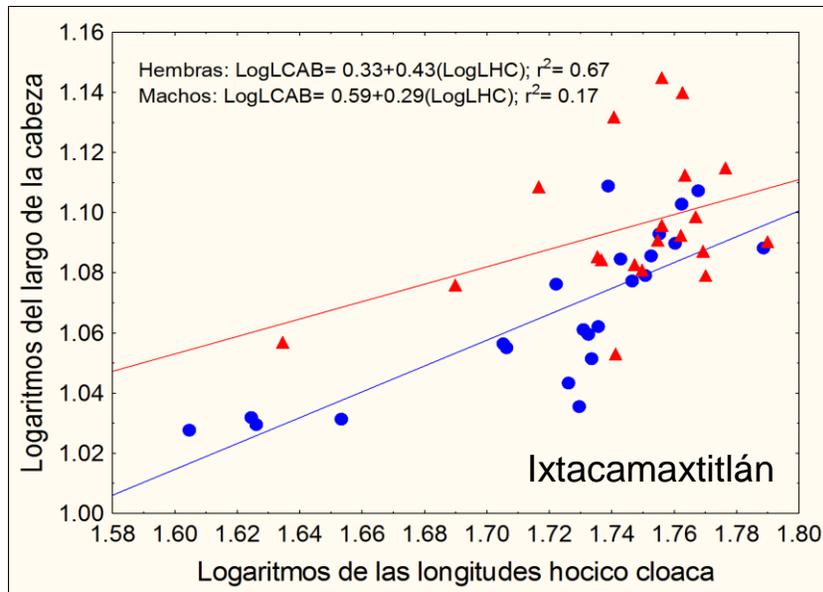


Figura 10. Rectas de regresión lineal para los datos logarítmicos del largo de la cabeza respecto a los datos logarítmicos de la longitud hocico cloaca. En ellas, triángulos rojos son machos y círculos azules hembras.

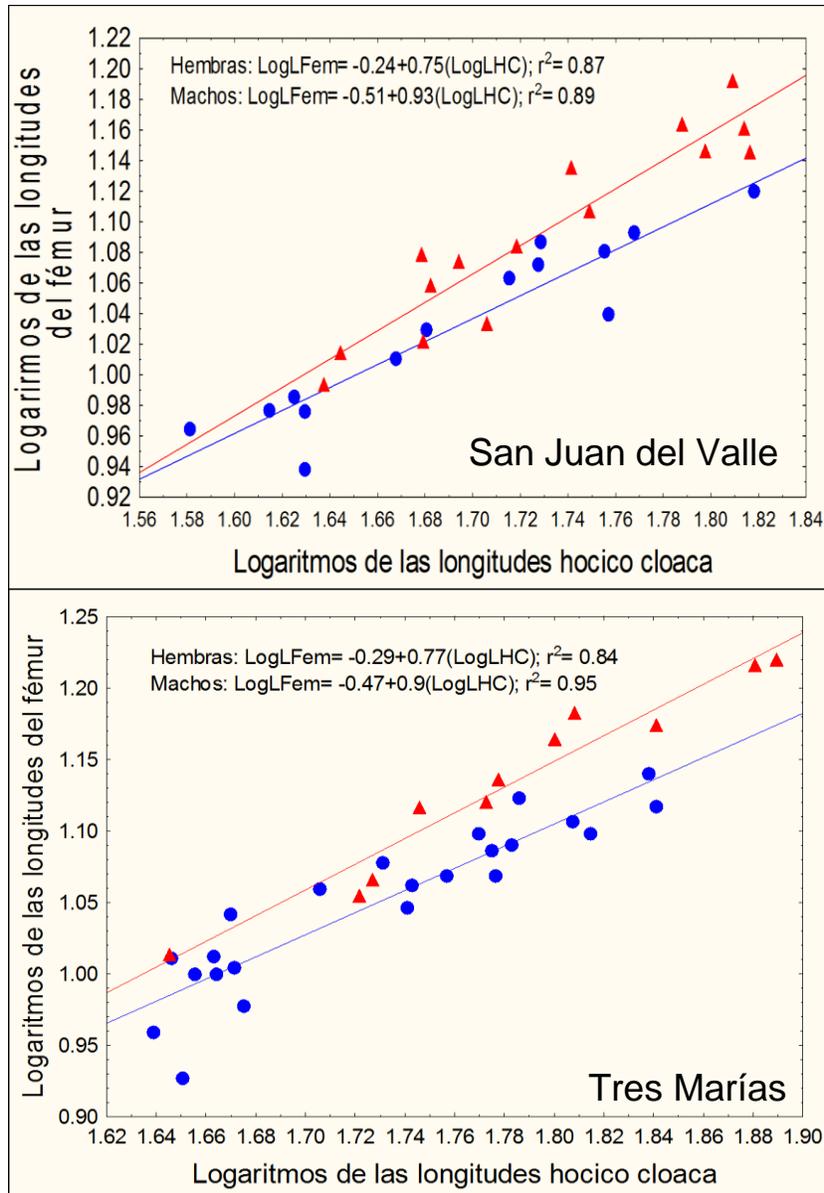


Figura 11. Rectas de regresión lineal para los datos logarítmicos de la longitud del fémur, respecto a los datos logarítmicos de la longitud hocico cloaca. En ellas, triángulos rojos son machos y círculos azules hembras.

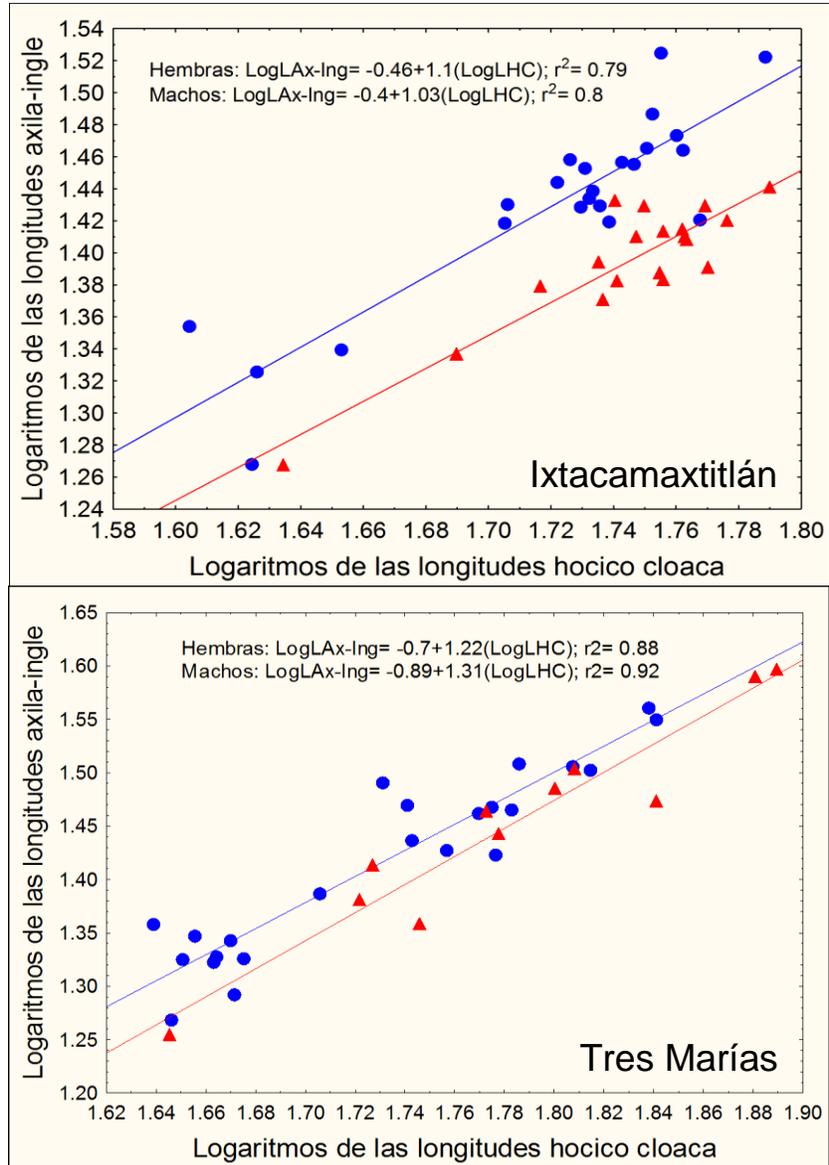


Figura 12. Rectas de regresión lineal para la longitud axila ingle. En ellas, triángulos rojos son machos y círculos azules hembras.

Variación geográfica

El coeficiente de concordancia de Kendall (W) fue significativo para machos ($W=1.0$ $p=0.007$) y hembras ($W=0.84$ $p=0.01$). De esta forma, las comparaciones entre la media máxima de la longitud corporal de las poblaciones son insensibles al número de individuos empleados para calcular esta medida de tendencia central. Siguiendo a Forsman (1991) y a McCoy *et. al.*, (1994) se eligieron los 5 individuos más grandes de cada sexo dentro de las tres poblaciones para calcular la media aritmética.

En la tabla 7 se presentan los promedios de LHC obtenidos con los organismos, machos y hembras, más grandes. Se observa que en la población de Tres Marías se registró el promedio más alto para la longitud corporal, donde los machos fueron los más grandes con 70.05 mm, mientras que las hembras reportaron 65.75 mm.

Para las dos poblaciones restantes los machos asentaron medias máximas de LHC mayores que las hembras, sin embargo, fue en San Juan del Valle donde se observó el promedio mayor con 63.85 mm, mientras que en Ixtacamaxtitlán fue de 59.51 mm. En el caso de las hembras, apuntaron valores similares en ambas poblaciones (58.39 en San Juan del Valle y 58.48 mm para Ixtacamaxtitlán).

Por otra parte, el análisis de varianza de dos vías para la longitud corporal de los cinco machos y hembras más grandes demostró diferencias estadísticamente significativas entre sexos (factor sexo; $F=7.007$; $g/1$; $p=0.014$), dichas diferencias sugieren que dentro de las tres poblaciones, los machos son los que logran tallas corporales más grandes que las hembras, esto concuerda y refuerza lo reportado anteriormente (página 14). Este análisis también reporta diferencias altamente significativas entre las longitudes corporales máximas de ambos sexos entre de las tres poblaciones (factor localidad; $F=15.579$; $g/2$; $p<0.000$). De particular interés, el tercer estadígrafo proporcionado por la prueba señala que no existe variación en el grado de dimorfismo sexual en el tamaño corporal máximo entre poblaciones (factor sexo*localidad; $F=0.949$; $g/2$; $p=0.401$).

Los coeficientes de variación que involucran a los 5 individuos de ambos sexos en las tres poblaciones (tabla 7) fueron muy heterogéneos: los machos de Ixtacamaxtitlán y San Juan del Valle tuvieron un coeficiente de 2%; las hembras de Ixtacamaxtitlán del 3% y las de Tres Marías del 5%. Estos porcentajes son bajos o están dentro del intervalo establecido por Stamps y Andrews (1992). Como se especificó el método (página 12) dicho intervalo (del 3% al 5%), indica que la variación interindividual es óptima para poder inferir que la muestra de los 5 individuos más grandes de cada sexo se acerca a las tallas máximas asintóticas de cada población.

Por su parte, en las hembras de San Juan del Valle el coeficiente de variación fue del 7%, mientras que en machos de Tres Marías fue del 9%, lo que indica que las muestras de los cinco individuos más grandes de estos sexos están integradas por individuos que no se encuentran dentro del tamaño máximo asintótico para su respectiva población.

Tabla 7. Promedios de la longitud corporal con los organismos máximos asintóticos, error estándar y coeficiente de variación de los cinco individuos más grandes de ambos sexos en las tres poblaciones.

	<i>Promedio LHC con máximos asintóticos</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Coficiente de Variación</i>
<i>Ixtacamaxtitlán</i>			
<i>Machos</i>	59.51 mm	±1.288	0.021 (2%)
<i>Hembras</i>	58.48 mm	±1.777	0.030 (3%)
<i>San Juan del Valle</i>			
<i>Machos</i>	63.85 mm	±1.751	0.027 (2%)
<i>Hembras</i>	58.39 mm	±4.533	0.077 (7%)
<i>Tres Marías</i>			
<i>Machos</i>	70.05 mm	±6.559	0.093 (9%)
<i>Hembras</i>	65.75 mm	±3.442	0.052 (5%)

Los análisis de varianza aplicados a los residuales masculinos de las tres poblaciones, indicaron que no hay diferencias estadísticamente significativas en el grado de dimorfismo sexual presente en el ancho de la cabeza y en el largo de la cabeza. Las pruebas de *t* aplicadas a los residuales de la longitud del fémur revelaron que no hay diferencia en el grado de dimorfismo sexual entre San Juan del Valle y Tres Marías, mientras que esta misma prueba pero con los residuales de la longitud del tronco indican diferencias significativas en el grado de dimorfismo sexual entre las poblaciones de Ixtacamaxtitlán la cual es más dimórfica en contraste con Tres Marías (Tabla 8).

Tabla 8. Análisis de varianza aplicados a los residuales de las variables ancho y largo de la cabeza de las tres poblaciones. Pruebas de *t* de Student para los residuales de la longitud del fémur de San Juan del Valle y Tres Marías. Pruebas de *t* para los residuales de la longitud axila ingle de Ixtacamaxtitlán y Tres Marías. NA= no aplica la prueba para la variable.

	ANOVA			Prueba de <i>t</i>		
	<i>gl</i>	F	p	<i>gl</i>	T	P
ACAB	2	0.5224	0.5968		NA	
LCAB	2	0.4647	0.6313		NA	
LFem		NA		24	-0.8105	0.2128
L <i>Ax-Ing</i>		NA		29	-2.9514	0.0031

Patrones de coloración

Se encontraron los siguientes morfotipos de coloración para las tres localidades (Tabla 9): los machos de Ixtacamaxtitlan tuvieron gulas naranja-azul, azules y amarillo-azul (Figura 13). En los machos de San Juan del Valle solo se encontraron gulas azules y tres variedades para este tipo (Figura 14). En Tres Marías, se encontraron machos con gulas negro-amarillo, gulas negro moteado y gulas amarillas (Figura 15).

Las hembras de Ixtacamaxtitlán tuvieron gulas amarillo-azul, amarillo y naranja (Figura 16). Por otro lado, las hembras de San Juan del Valle presentaron gulas de coloración naranja tenue y crema (Figura 17). En cuanto a las hembras de Tres Marías se encontraron gulas con coloración negro-naranja moteado y naranja (Figura 18) Tabla 9.

Tabla 9. Frecuencias de las coloraciones en el área gular del cuerpo que se encontraron en ambos sexos de las tres poblaciones.

<i>Ixtacamaxtitlán</i>					
<i>Machos</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>	<i>Hembras</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>
Naranja-Azul	3	~87-31-1; ~91-127-126	Amarillo-Azul	13	~ 128-118-80; ~ 71-101-91
Azul	10	~28-57-86	Crema	4	~ 124-121-77
Amarillo-Azul	7	~77-68-32; ~60-77-66	Naranja	6	~ 76-29-5
<i>San Juan del Valle</i>					
<i>Machos</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>	<i>Hembras</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>
Azul Var 1	7	~ 105-132-125	Naranja tenue	5	~ 115-93-76
Azul Var 2	4	~ 100-120-110	Crema	9	~ 124-108-88
Azul Var 3	4	~ 109-128-157			
<i>Tres Marías</i>					
<i>Machos</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>	<i>Hembras</i>	<i>F</i>	<i>RGB</i>
Negro-Amarillo	3	~ 39-31-24; ~ 115-93-20	Negro-Naranja moteado	16	~ 25-18-15; ~ 37-26-10
Negro moteado	6	~ 13-9-6; ~ 115-92-20	Naranja	7	~ 106-87-24
Amarillo	2	~ 113-90-46			

Los ejemplares machos de *Sceloporus grammicus* de las tres poblaciones presentaron vientres con parches azules bordeados de líneas negras. Sin embargo, fue en Ixtacamaxtitlán donde los parches y los bordes ocuparon más área ventral y tuvieron tonalidades más brillantes, mientras que en Tres Marías los machos tuvieron los colores más tenues y los parches ventrales más pequeños. Por su parte, las hembras de las tres poblaciones tuvieron una ligera coloración ventral del tono que se hizo presente en su gula.

Por otra parte, coloración ventral de los ejemplares se ajustó al modelo de coloración tipo uno (ambos lados con parche azules bordeados medialmente con negro en la garganta) descrito por Sites (1982) (Anexo II) para Tres Marías y San Juan del Valle y tipo tres (parches azules bordeados medialmente con negro azulado) en Ixtacamaxtitlán.



Figura 13. Morfotipos de machos encontrados en la población de Ixtacamaxtitlan. i) Gula naranja-azul (izquierda); ii) Gula amarillo-azul (centro) y iii) Gula azul (derecha).

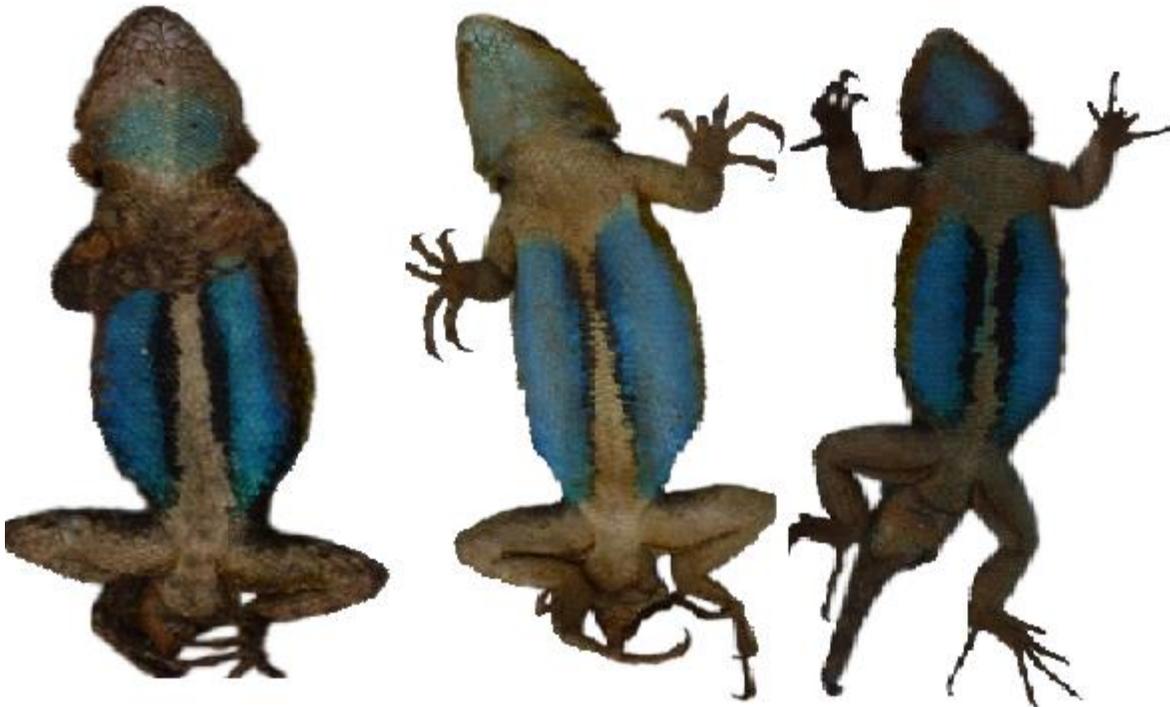


Figura 14. Morfotipos de machos encontrados en la población de San Juan del Valle. i) Variedad gula azul 1 (izquierda); ii) variedad gula azul 2 (centro) y iii) variedad gula azul 3 (derecha).



Figura 15. Morfotipos de machos encontrados en la población de Tres Marias. i) Gula amarilla (izquierda); ii) Gula negro-amarillo (centro) y iii) Gula negro moteado (derecha).



Figura 16. Morfotipos de hembras encontrados en la población de Ixtacamaxtitlan. i) Gula naranja (izquierda); ii) Gula amarillo azul (centro) y iii) Gula crema (derecha).

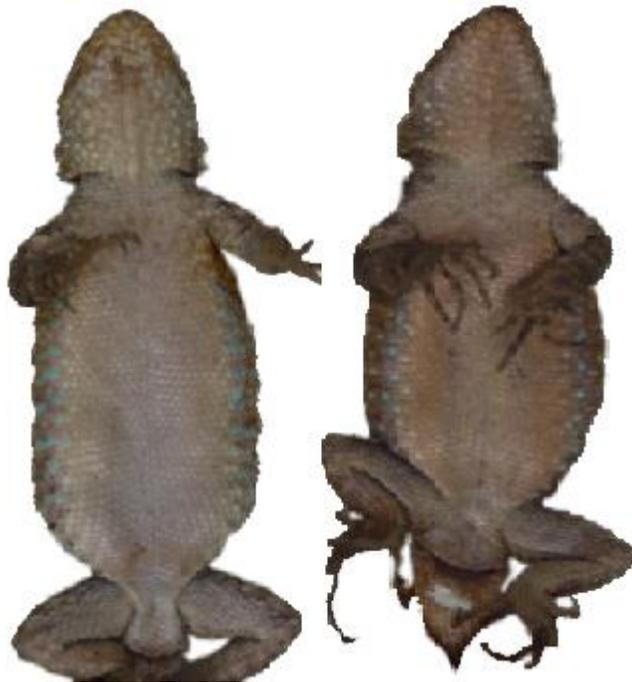


Figura 17. Morfotipos de hembras encontrados en la población de San Juan del Valle. i) Gula crema (izquierda) y ii) Gula naranja tenue (derecha).



Figura 18. Morfotipos de hembras encontrados en la población de Tres Marías. i) Gula negro-naranja moteado (izquierda) y ii) Gula naranja (derecha).

El tipo de coloración dorsal presente en los organismos de las tres poblaciones de acuerdo al criterio dado por Sites (1982) (Anexo II) es el siguiente: en Ixtacamaxtitlán todas las hembras concuerdan con el tipo dos (barras transversas ordenadas en forma de sardienta), esto es más conspicuo en algunos organismos, pero el patrón de coloración se mantiene en este tipo. Los machos esta población concuerdan con el tipo cuatro (barras dorsales, ordenadas longitudinalmente).

La coloración dorsal de las hembras de San Juan del Valle, al igual que en la población de Tres Marías, concuerda con el tipo dos, sin embargo, los machos de San Juan del Valle concuerdan con el tipo tres (dorso lateral moteado). Por su parte, los machos de Tres Marías son muy similares a las hembras de las tres poblaciones, esto debido a que también tienen dorsos con coloración tipo dos.

Los modelos de coloración del cuello presentes en los ejemplares machos de Ixtacamaxtitlán y San Juan del Valle se ajustan al tipo cuatro (coloración negra solamente a los lados), mientras que las hembras de ambas localidades, se ajustan al tipo dos (anchura de una y media a dos hileras de escamas). En los sexos de Tres Marías predominó el tipo cinco (no apreciable). (Figuras 19, 20, 21).

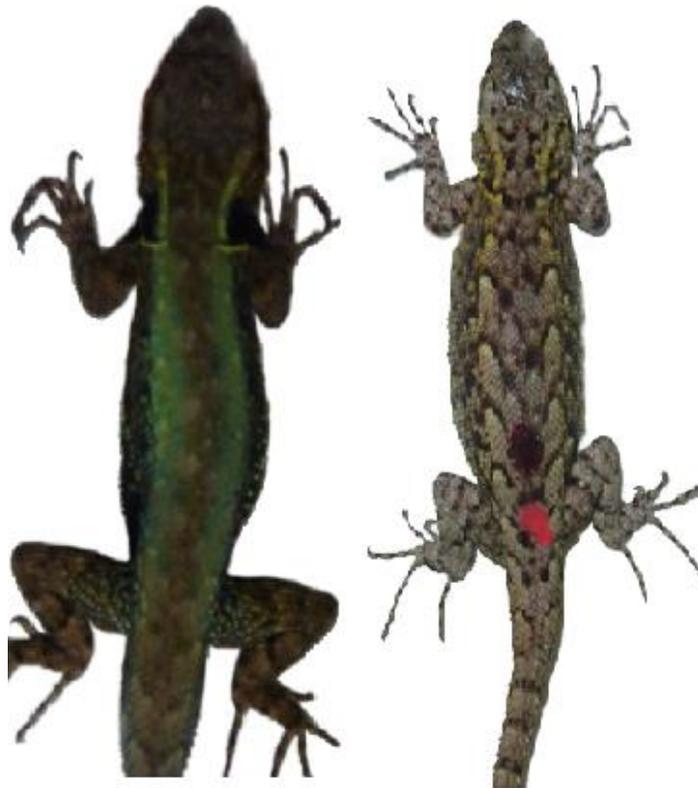


Figura 19. Patrones de coloración dorsal de macho (izquierda) y hembra (derecha) de la población de Ixtacamaxtitlan.

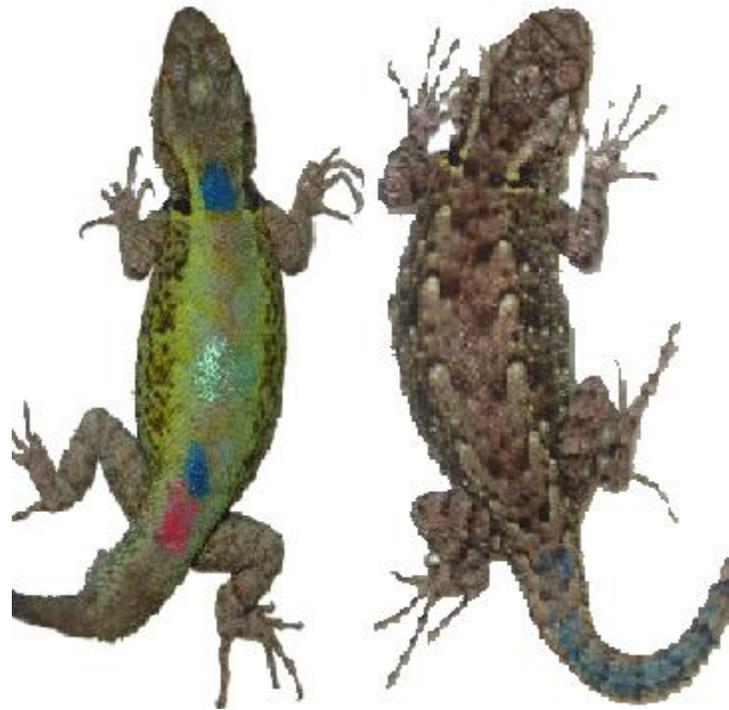


Figura 20. Patrones de coloración dorsal de macho (izquierda) y hembra (derecha) de la población de San Juan del Valle.

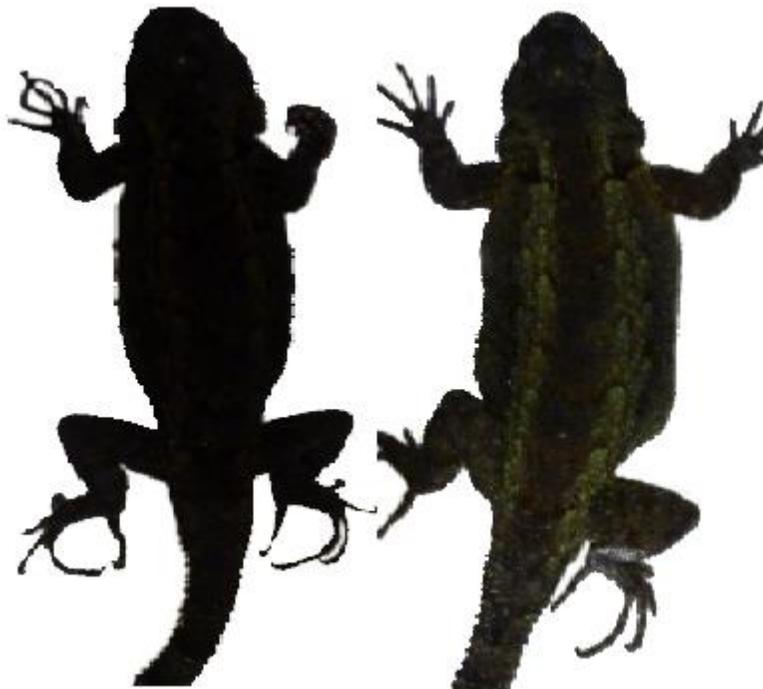


Figura 21. Patrones de coloración dorsal de macho (izquierda) y hembra (derecha) de la población de Tres Marías.

Discusión

Hall (1973) esquematiza la distribución espacial de seis distintas razas cromosómicas en Norte América y Smith y Laufe (1945) establecieron límites geográficos entre las subespecies *S. grammicus disparilis*, *S. g. microlepidurus* y *S. g. grammicus*. Dentro del área propia a *S. g. microlepidurus* se pueden localizar las tres localidades de este estudio (Anexo III).

Las tres poblaciones de *Sceloporus grammicus* analizadas en este estudio presentan diferencias sexuales en el tamaño corporal sesgado hacia el sexo masculino. Hernández-Salinas *et al.*, (2010) reportan la misma situación en dos poblaciones de la misma especie, ambas del estado de Hidalgo. Esta situación también ocurre en especies propias del grupo *grammicus* como es el caso de *S. anahuacus* (Arriaga-Nava, 2013). Numerosos estudios en distintas especies del género *Sceloporus* revelan que este tipo de disimilitud entre los sexos de una misma especie ocurre con una frecuencia considerable (González-Ruiz, 2014; García-Reyes, 2014; Arriaga-Nava, 2013; Valencia-Limón, *et al.*, 2014).

Tal es el caso de la especie *Sceloporus horridus*, en donde Valencia-Limón *et al.* (2014) encontraron que en una población del centro de México la cual se asienta en un bosque tropical caducifolio los machos fueron significativamente más grandes que las hembras; el mismo patrón se reporta en otras poblaciones de la misma especie (Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002). Este patrón de diferencias en tamaño corporal entre machos y hembras también se puede observar en *S. gadoviae*, *S. torquatus* (García-Reyes, 2014), *S. megalepidurus* (González-Ruiz, 2014).

Un caso distinto reportó Garcia-Mares (2013). Encontró que los individuos de *S. formosus* procedentes de San Juan del Valle (población que se encuentra en simpatría con *S. grammicus*) no reflejan diferencias sexuales en la longitud corporal, si bien la forma de la cabeza es de dimensiones superiores en machos que en hembras. Las mismas circunstancias se reportan para otras poblaciones de esta especie (Ramírez-Bautista y Pavon, 2009).

El patrón de dimorfismo sexual en tamaño corporal de *S. grammicus* es opuesto al de *S. virgatus* (Cox y John-Alder, 2005) y *S. undulatus* (Haenel y John-Alder, 2002) al visto en *S. grammicus*. Esto es, a diferencia de lo que ocurre en las poblaciones estudiadas, en ambas especies las hembras tienen tamaños corporales superiores a los registrados por los machos de sus respectivas especies.

Los índices de dimorfismo sexual pueden ser una buena herramienta para entender el grado de diferencia en tamaño corporal entre sexos de una misma población. En este estudio los machos fueron en un 5%, 8% y 12% más grandes que las hembras

de Ixtacamaxtitlan, San Juan del Valle y Tres Marías respectivamente. Situaciones similares se reportan en *S. megalepidurus* con 8% (González-Ruiz, 2014), *S. anahuacus* 9% (Arriaga-Nava, 2013) y *S. torquatus* 16% (García-Reyes, 2014). Este patrón descrito por la talla de la especie y la diferencia entre sexos se ajusta plenamente a la regla de Rensh, la cual indica que cuando se comparan especies, el dimorfismo sexual será más evidente en aquellas donde el macho sea de mayor talla que las hembras (Fairbairn, 1997).

La selección sexual puede explicar la presencia de dimorfismo sexual en tamaño corporal acentuado en un sexo particular, por ejemplo, un tamaño corporal mayor en machos de una especie polígama y territorial (Fitch, 1981) puede garantizar mayor probabilidad de luchar por territorios óptimos y de esta forma conseguir un mayor número de hembras. Aunque no se reporte oficialmente que *S. grammicus* es una especie que forme territorios en la época de apareamiento, en las visitas a campo de las tres localidades se observaron encuentros agonísticos entre machos. Así mismo, se conoce que en otras especies del género *Sceloporus* los machos siguen este comportamiento (*S. undulatus*: Cooper y Burns, 1987). También dentro de este género, la coloración de la gula en las lagartijas se asocia al nivel agresión y dominancia de un macho (ver página 4).

Hernández-Salinas *et al.*, (2010) reportan que en *S. grammicus* el dimorfismo sexual esta sesgado hacia los machos en las siguientes partes corporales: cabeza (largo y ancho), la longitud de las extremidades anteriores, la longitud del fémur y la longitud de la tibia; estas fueron más grandes en machos que en hembras. Este resultado es similar al encontrado en Tres Marías y San Juan del Valle; sin embargo, en Ixtacamaxtitlán las extremidades no fueron dimórficas.

El dimorfismo sexual en la forma del cuerpo que exhibe *S. grammicus*, en el cual los machos poseen cabezas y extremidades más grandes que las hembras pero troncos más cortos que las mismas, es similar a encontrado tanto es especies del mismo género (*S. megalepidurus*: González-Ruiz, 2014); *S. anahuacus*: Arriaga-Nava, 2013) como en especies más lejanamente emparentadas (*Anolis*: Butler y Losos, 2002).

Schoener (1978) señaló que diferencias sexuales en el tamaño corporal, y sobre todo, en la proporción que ocupa la cabeza sobre la misma, son considerados factores principales en la segregación de dieta entre los sexos de una misma población. Esta hipótesis se basa en los principios de la selección natural. Lo que sugiere que podría estar ocurriendo una diferenciación en dieta de los sexos en las poblaciones de *S. grammicus* analizadas en este manuscrito, en donde, los machos al poseer cabezas más grandes que las hembras, se facilitaría el acceso a obtener partículas alimenticias de mayor talla.

En contraparte, la selección sexual sustenta las diferencias sexuales en forma de la cabeza bajo el supuesto de que machos con cabezas más grandes pueden albergar aparatos bucales más fuertes, dichos apéndices les brindarían ventaja ante sus congéneres en posibles encuentros agonísticos, esta ventaja tendría como consecuencia mayor descendencia para el ganador (Vitt y Cooper, 1985).

Un estudio de ecología trófica en *S. grammicus* sería muy revelador para saber que mecanismo es el encargado en moldear el dimorfismo sexual en esta parte corporal, sin embargo, durante el desarrollo de este trabajo, en las visitas a campo, se observaron encuentros agresivos entre machos, desde intimidación por compresiones laterales hasta persecuciones, lo que sugiere que el mecanismo principal que actúa en la modelación de las diferencias en la forma de la cabeza entre sexos de estas poblaciones es la selección sexual.

Las diferencias sexuales también pueden ser explicadas por factores próximos como la alometría (ver tabla 4). Sin embargo, las diferencias sexuales en las tasas de crecimiento descritas para las distintas variables corporales explican pobremente las diferencias sexuales. Empero, en la Imagen 5 se observa que las rectas que describen los sexos de cada localidad no se empalman en ningún punto y la propia de los machos se encuentra ubicada a mayor altura que la de las hembras, lo que sugiere que esta diferenciación sexual en la forma de la cabeza puede estar dada desde estadios del desarrollo anteriores, por lo cual y para entender mejor esta situación, es prudente realizar trabajos de esta naturaleza con individuos en estadios juveniles y de neonatos.

En las poblaciones de San Juan del Valle y Tres Marías se reportaron diferencias significativas en la longitud del fémur, las cuales están sesgadas hacia el sexo masculino. Fitch (1978) menciona, que estas disimilitudes sexuales son muy frecuentes en el género *Sceloporus*. La competencia activa entre machos por la obtención de mejores territorios y mayor número de hembras es el argumento principal que sustenta la hipótesis donde involucra a la selección sexual en la modelación de diferentes tallas entre machos y hembras para la longitud del fémur (Fitch, 1978). También el tipo de micro hábitat combinado con el comportamiento masculino puede estar fuertemente ligado al tamaño de las extremidades. En el desarrollo de este trabajo se observó que los animales de estas poblaciones tienen preferencia por los microhabitat formados bajo actividad humana (tejados, paredes de las casas, bardas de terrenos, etc.) estos lugares hacen que los machos que defienden sus territorios estén muy expuestos incrementando la posibilidad de ser depredados, por lo cual, tener extremidades más grandes les permitiría huir con mayor velocidad.

Otra parte importante en la locomoción y supervivencia de una lagartija es la cola, ya que ella cumple una función de timón dando estabilidad a la locomoción del individuo. Así mismo, es un contenedor de lípidos que entra en acción cuando el recurso alimenticio es escaso. También los individuos tienen la capacidad de desprender segmentos de la misma como distracción si se sienten amenazados. Sin embargo, en este estudio el escaso número de organismos con colas completas dificultó el considerar a esta parte corporal como variable morfométrica en los análisis estadísticos. No obstante, en los promedios de la longitud de la cola (Tabla 3) los machos registraron tallas mayores que en las hembras, aunque no se sabe si las diferencias son estadísticamente significativas, se puede inferir que este apéndice tiene una gran importancia en la locomoción de los machos.

En Ixtacamaxtitlán y Tres Marías la longitud axila-ingle fue dimórfica sesgada hacia las hembras. Estos resultados apoyan la hipótesis de selección por fecundidad. Empero, en la población de San Juan del Valle, no se encontraron diferencias significativas entre ambos sexos y la proporción de esta parte corporal respecto a la longitud hocico-cloaca fue similar en machos y hembras, esto se atribuye al bajo número de muestra obtenido en esta localidad, el cual, fue el más escaso de las tres poblaciones.

La hipótesis de selección por fecundidad ha sido un tema de interés entre herpetólogos interesados en temas de reproducción, *S. grammicus* ha contribuido de manera importante en esta área de investigación (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Lemos-Espinal *et. al.*, 1998; Ramírez-Bautista *et. al.*, 2005) por su abundancia en campo, por ser una especie de fácil manejo en laboratorio, etc. También estudios realizados en *S. torquatus* (Feria-Ortiz *et. al.*, 2001) apoyan esta hipótesis. Trivers (1972) y Aguilar-Moreno *et. al.*, (2010) concuerdan en la concepción de la hipótesis de selección por fecundidad en lagartijas, la cual establece que las hembras con mayor talla pueden contener tamaños de camada mayores. Trivers (1972) relaciona directamente la longitud axila-ingle a la fecundidad, lo que revela, que las hembras invierten más recursos energéticos a lo largo de su vida en producir descendencia.

En la evaluación de la variación geográfica en el dimorfismo sexual en tamaño corporal, la variación interindividual entre los ejemplares de tallas asintóticas influyó directamente en este resultado. Esto sugiere que el tamaño de muestra afectó fuertemente en la evaluación de estas diferencias geográficas.

La modalidad del dimorfismo sexual en las variables LFem y LAx-Ing fue distinta en Ixtacamaxtitlán y San Juan del Valle respectivamente, ya que estas variables no fueron dimórficas en estas poblaciones. Por otra parte, en Ixtacamaxtitlán la LAx-Ing fue más dimórfica que en Tres Marías. McCoy *et. al.*, (1994) llama a este fenómeno “patrón de mosaico de dimorfismo sexual”, en el cual, se sugiere que

estas variaciones poblacionales en las diferencias sexuales están propiciadas por más de un mecanismo selectivo. Si en las tres poblaciones ocurrieran las mismas diferencias sexuales, se esperaría que solo un mecanismo interviniera en la modelación del dimorfismo sexual en estas poblaciones.

Este tipo de comparaciones entre poblaciones de la misma especie solo se han enfocado en un carácter dimórfico y en un mecanismo encargado de la modelación del dimorfismo sexual (Ritke y Kennedy, 1993; Sikes y Kennedy, 1993).

Slatking (1984) señala que la divergencia en la evolución del dimorfismo sexual está ligada a diferencias climáticas, geográficas y de hábitat. Diferencias en el hábitat son notorias entre poblaciones. En Ixtacamaxtitlán las lagartijas se encontraban con abundancia en casas donde era notorio que tenían un tiempo considerable de desuso, en dicha localidad estas casas se localizaban cerca de las zonas de cultivo de los pobladores y la abundancia de estas construcciones es alta. Para la población de San Juan del Valle fueron tres los lugares de mayor abundancia, el primero fue una pared de tierra donde los animales más pequeños fueron abundantes, el segundo fue un puente de piedra y cemento el cual es muy transitado por último, la mayor abundancia se localizó en las estructuras abandonadas de un parque ubicado junto a un río. Finalmente, en Tres Marías los organismos se encontraron especialmente en una barda de roca en la cual variaba la altura; sin embargo, los animales de tallas mayores se encontraban en agrupamientos de rocas de aproximadamente cuatro metros de diámetro en su punto más ancho y un metro en su punto más alto. Es posible que esta variación en la preferencia de hábitats afecte en cómo operan las presiones de selección sexual en cada población (Stamps, 1983).

Las diferencias en los mecanismos por los cuales se ha moldeado la evolución del dimorfismo sexual y sobre todo el reconocimiento de que más de una fuerza selectiva ejerce presión en las poblaciones son consecuencia de investigaciones entre taxones completamente distintos a los reptiles, por ejemplo, en odonatos (Moore, 1990) y félidos (Sikes y Kennedy, 1993). De igual forma, se ha demostrado que variación intraespecífica moldeada por factores ecológicos en otros grupos biológicos como en colepteros, (Stillwell *et al.*, 2007), serpientes (Angarita-Sierra, 2009), tortugas (Lovich, *et al.*, 1998).

Uno de los factores principales involucrados en la variación geográfica es la distribución espacial de las poblaciones (Bergmann, 1847), debido a esto se llegó a proponer la regla de Bergman donde se relaciona directamente el tamaño de los organismos con la latitud y altitud. Empero, se ha demostrado que en la mayoría de organismos ectotermos este supuesto no se cumple (Meiri y Thomas, 2007). Las poblaciones de San Juan del Valle e Ixtacamaxtitlán se encuentran a mayor latitud

que Tres Mariás, y son los organismos de menor talla corporal. Por su parte, la latitud es similar en los tres sitios.

Los reptiles dependen fuertemente de una fuente externa de calor para llevar a cabo sus funciones metabólicas por lo que han desarrollado diferentes estrategias, siendo algunas especies más termo eficientes que otras (Hertz, 1981; Anguilleta *et al.*, 1999). Sin embargo, los climogramas para las tres localidades revelan que la temperatura promedio anual es muy similar entre las mismas.

Se ha ligado a la temperatura con el tamaño de camada, tamaño de huevo y al crecimiento en hembras de ectotermos, a este conjunto de ideas se le conoce como la teoría de la asignación reproductiva (Sanderson, 2002). Si la población se asienta en un lugar de clima frío, la temporada de crecimiento es corta, por lo que la hembra producirá menor número de huevos pero de mayor tamaño, de esta forma se mejora la asignación de recursos por parte de la madre. Por lo tanto, en climas más fríos, la tasa de crecimiento en los organismos es lenta, lo que genera hembras de menor talla que a su vez producen menos huevos pero de gran tamaño (Smith y Fretwell 1974; Sinervo 1990; Sibly y Calow 1983; Taylor y Williams 1984). Esto sugiere que en reptiles la variación geográfica está fuertemente ligada a la temperatura del lugar donde se asienta la población y a la eficiencia térmica de la misma. Saber si la termo-eficiencia de las tres poblaciones de *S. grammicus* es similar aclararía la variación geográfica entre estas.

En las tres poblaciones los factores abióticos son similares, sin embargo, se desconoce la eficiencia térmica al igual que el ciclo de vida. De igual modo, la plasticidad fenotípica es alta en *S. grammicus* (Marshall *et al.*, 2006), lo que puede ocasionar que las variaciones morfológicas requeridas en respuesta a presiones selectivas sean extremadamente escasas, de esta forma, sería muy complicado el rastreo de la evolución del dimorfismo sexual entre poblaciones, requiriendo datos extra de historias de vida, ecología térmica y trófica.

Se encontró una gran variación intraespecífica en la coloración de la garganta en las tres poblaciones de *S. grammicus*: tres colores distintos para los machos de cada una de las tres poblaciones y siete distintos (incluyendo las tres poblaciones) para las hembras. Se ha reportado este tipo de variación en algunas de las especies pertenecientes a la familia Phrynosomatidae (*Uta stansburian*: Sinervo y Lively, 1996; *Urosaurus ornatus*: Hover, 1985) y particularmente para varias especies del género *Sceloporus* (*S. grammicus*, Bastiaans *et al.*, 2013; *S. undulatus*, Langkilde y Boronow, 2010; *S. ahanuacus*, Arriaga-Nava, 2013; *S. formosus*, Garcia-Mares, 2013).

Monter-Castro (2016) reporta siete morfotipos distintivos en la coloración de la garganta en una misma población de *S. grammicus* del estado de Hidalgo. De igual modo, encontró que no existe relación entre las dimensiones corporales (talla y peso) y la coloración del individuo. También aporta que la coloración más frecuente es la azul, seguido por la naranja con azul y la completamente naranja. Esta situación es similar a lo reportado en este trabajo ya que frecuencia (incluyendo a las tres poblaciones) de animales con gula azul fue la más alta. Sin embargo, la segunda fue la amarillo-azul, mientras que la coloración naranja-azul fue la segunda menos abundante.

Lemos-Espinal *et. al.*, (1996) asocian los polimorfismos corporales a la madurez sexual y a los roles sociales de los individuos dentro de sus poblaciones. Las variaciones en el color de la garganta que tienen los machos de una población están relacionadas con el nivel de dominancia y agresividad del individuo. De esta forma, la coloración gular de un macho está determinando por las interacciones con machos rivales y, a su vez, es una herramienta principal en la atracción de hembras (Whiting *et. al.*, 2003).

Sinervo *et. al.*, (2000) reporta que en *Sceloporus grammicus* la coloración de la gula está relacionado con la agresividad y la producción de testosterona, así mismo, señala que los machos que tienen coloración naranja en la región gular son los animales más agresivos y pueden sustentar territorios más grandes, seguidos por los machos con color azul y finalmente amarillo.

En estudios realizados a *S. virgatus* Cox y John-Alder, 2007 se notifica que la producción de testosterona afecta el sistema inmune de tal forma que los machos con altos niveles de testosterona están más propensos a ser muy parasitados. Cabe señalar que los machos de San Juan del Valle fueron los organismos más ecto y endoparasitados (observación personal). Los ectoparásitos eran muy conspicuos en los pliegues corporales de estos animales. Por otra parte, los organismos de esta población fueron los únicos que cuando se defecaban por el estrés provocado al ser manipulados, en sus eses era demasiado evidente la presencia de parásitos. En algunas ocasiones la materia fecal fue nula y solo expulsaban gusanos de tallas considerables. Sin embargo, fue en la única población donde no se encontraron organismos con coloración gular naranja, lo que sugiere un mayor esfuerzo de colecta para poder asegurar que este morfotipo no está presente en la población.

Por otra parte, la coloración que despliegan los individuos masculinos en el cortejo también se ha asociado a la calidad genética (Cox, 2010), a la calidad y condición del territorio que defiende el individuo (Wolfenbarger, 1999; Siefferman *et. al.*, 2005). Arguez-Márquez (2011) señala que las hembras de *S. grammicus* tienen preferencias por los animales con parches ventrales con tonos más brillantes,

también señala que el área abdominal que cubren los parches se relaciona positivamente con la talla de los individuos. En las hembras con parches ventrales anaranjados, encontró una relación marginal entre el área del parche y el peso de las hembras.

La coloración ventral en hembras se relaciona con una señal de reconocimiento visual que los machos emplean en la identificación de individuos ajenos a su territorio (*S. undulatus*: Cooper y Burns 1987). De igual forma, la coloración en las gulas de las hembras se intensifica cerca del periodo ovulatorio (*S. virgatus*: Weiss, 2002), lo que indica que la coloración de las hembras funciona como indicador dirigido hacia el sexo opuesto (Weiss, 2006).

En cuanto a la coloración dorsal, Sites (1982) y González-Pérez (1986) no asocian los tipos descritos por Sites a algún tipo de vegetación y clima particular. González-Pérez (1986) menciona que el tipo dos (barras transversas ordenadas en forma de sardienta) fue el más abundante entre machos y hembras de seis poblaciones distribuidas en el valle de México. En este estudio se reporta una situación similar, donde el tipo dos fue el dominante en las hembras de las tres localidades y los machos de Tres Marías. La coloración del cuello tampoco se asocia a algún tipo de vegetación o clima (Sites, 1982). Sin embargo, es importante señalar que la coloración dorsal vista en los machos y hembras de Tres Marías fue idéntica, en contraste con las poblaciones de Ixtacamaxtitlán y San Juan del Valle donde los machos eran los individuos más conspicuos.

Conclusiones

En las tres poblaciones de *S. grammicus* analizadas en este estudio, los machos alcanzaron mayores tallas corporales en comparación a las registradas por las hembras, este patrón se ha registrado para otras poblaciones de esta misma especie, así como en *S. anahuacus*, especie perteneciente al grupo *grammicus*.

Los machos de las tres poblaciones tuvieron cabezas más grandes y largas que las hembras. Solo en San Juan del Valle y Tres Marías los machos tuvieron longitudes del fémur mayores que las hembras. Por su parte, las hembras de Ixtacamaxtitlán y de Tres Marías tuvieron longitud axila ingle mayor que los machos.

En el ancho y largo de la cabeza no se encontraron diferencias geográficas en el grado de dimorfismo sexual.

La modalidad del dimorfismo sexual fue distinta en la longitud del fémur esto se debe a que solo en una (Ixtacamaxtitlán) de las tres poblaciones analizadas no se encontraron diferencias sexuales. En las poblaciones donde la variable LFem fue dimórfica, no se encontró diferencias geográficas en el grado de dimorfismo sexual.

El dimorfismo sexual en la longitud axila ingle fue distinto en las tres poblaciones. En San Juan del Valle no se encontró dimorfismo y en Ixtacamaxtitlán esta parte corporal es más dimórfica en contraste con Tres Marías. Este patrón geográfico no es provocado por las tasas de crecimiento, por lo tanto, la selección por fecundidad tiene un papel determinante en las diferencias sexuales de la LAx-Ing en estas tres poblaciones de *S. grammicus*.

A pesar de ser poblaciones de la misma especie, el grado y la modalidad del dimorfismo sexual difiere en las tres poblaciones. La naturaleza de este estudio no permite afirmar que mecanismo es el encargado de generar estas diferencias sexuales, sin embargo, es factible considerar que diferentes mecanismos son responsables de los patrones geográficos observados.

En las poblaciones de San Juan del Valle e Ixtacamaxtitlán las diferencias cromáticas entre sexos son evidentes, los machos son más conspicuos que las hembras. Por su parte, en Tres Marías la coloración dorsal de machos y hembras es la misma.

Se identificaron tres morfotipos con coloración gular distinta en Ixtacamaxtitlán, un morfo con tres variaciones en San Juan del Valle y tres morfos en Tres Marías. Las hembras de las tres localidades solo presentaron variaciones en la tonalidad de la coloración ventral, sin embargo, ningún individuo tuvo un color distinto.

Anexos

Anexo I

Durante varios años, *Sceloporus grammicus* ha sido un importante modelo para explicar la complejidad genética que ocurre en la naturaleza. Dicha complejidad ha motivado a los científicos a esclarecer el estatus taxonómico de naturaleza morfológica y molecular. Esto debido a que esta especie está incluida dentro de un “complejo” el cual es denominado así gracias a su dificultad taxonómica y estrecha similitud con otras especies cercanamente emparentadas. Dentro del género *Sceloporus*, Wiens y Reeder (1997) reconoce varios complejos, algunos de ellos son el *scalaris*, el *torquatus* y el *variabilis*. En el complejo *grammicus* está conformado por cinco especies distintas, *S. grammicus*, *S. anahuacus*, *S. heterolepsis* (en esta se reconocen dos subespecies *S. h. shannonorum* y *S. h. heterolepsis*), *S. palaciosi* y *S. lemosespinali* y hasta cuatro subespecies *S. grammicus grammicus*, *S. g. microlepidotus*, *S. g. disparilis*, y *S. g. tamaulipensis* (Lara-Góngora, 2004). Una parte importante de las especies que forman el complejo *grammicus* se distribuyen en ambientes montañosos (Sites *et al.*, 1992).

S. grammicus se puede encontrar en una amplia variedad de ambientes que incluyen los bosques de pino, encino hasta los matorrales xerófilos, desde el sur de Texas en Estados Unidos, hasta el oeste de Panamá (Wiens y Reeder, 1997), en intervalos altitudinales desde los 300 hasta los 4000m, de hábitos terrestres, saxícolas y hasta arborícolas (Sites *et al.*, 1992).

Las investigaciones motivadas por tan peculiar situación han llegado a establecer en la clasificación más actual (Arévalo *et al.*, 1991) hasta siete razas cromosómicas distintas: FM1, FM2, FM3, F5+6, F6, F5 y S (dividida en dos HS y LS). Se considera que históricamente S fue la primera raza y que a partir de ella se produjo un fenómeno de especiación cromosómica en cascada (Hall, 1973) o cadena (White, 1978). Esta hipótesis fue testada principalmente con datos cartográficos (Porter y Sites, 1985) apoyados en datos citogenéticos (Sites, 1983), revelando que algunas razas son imposibles de distinguir y no pueden separarse como especie (Sites y Davis, 1989), rechazando así una posible especiación por cascada o cadena.

Es importante retomar la configuración cromosómica de los siete citotipos y señalar que se dividen por el número cromosómico y la configuración de los mismos. De tal forma que el citotipo LS $2n= 32$, el HS, F5 y F6 tienen $2n= 34$ diferenciándose únicamente por el sitio donde ocurre una fisión cromosómica, siendo el primer par, el quinto y el sexto respectivamente, F5+6 $2n= 36$, FM1 $2n= 40-44$, FM2 $2n= 44-48$ y FM3 $2n= 38$ (Goyenechea, 1993). Se ha descubierto que las razas F5, F5+6, FM1,

FM2 y FM3 tienen presencia en el estado de Hidalgo, por ello se llega a considerar que este estado es como un centro de especiación (Arévalo *et. al.*, 1991).

Aunado a toda esta complejidad, diversos estudios (Arévalo *et. al.*, 1991; Sites *et. al.*, 1998; Goyenechea *et. al.*, 1996) han demostrado la existencia de ocho distintas zonas, distantes entre ellas, en las cuales ocurre la hibridación entre los distintos citotipos.

Estudios morfológicos han intentado describir la variación entre distintas poblaciones de *S. grammicus*. González-Pérez (1986) establece que dentro de seis poblaciones del valle de México existe una gran variabilidad morfológica, proponiendo que posiblemente esta especie este en un proceso activo de diferenciación, también propone una posible zona de hibridación y establece que esta especie muestra variación clinar. Por otra parte Rubio-Pérez (2005) analizo las diferencias morfológicas entre ocho poblaciones, cada población perteneciente a un citotipo particular, reportando que existen diferencias morfológicas entre algunas razas cromosómicas, mientras que en otras poblaciones no se encontraron dichas diferencias. Este autor atribuye que las diferencias morfológicas encontradas entre algunos citotipos están estrechamente relacionadas con el ambiente.

Anexo II

Modelos de coloración propuestos por Sites (1982).

Modelo 1. Coloración dorsal.

Tipo I. Sin ordenamiento

Tipo II. Barras negras transversas, ordenamiento en forma de sardineta.

Tipo III. Dorso moteado.

Tipo IV. Bandas negras dorsales, ordenamiento longitudinal.

Tipo V. Hileras laterales de puntos negros.

Modelo 2. Coloración ventral.

Tipo 1. Parches azules en ambos lados, medialmente bordeados con negro en la garganta (machos). Hembras con coloración anaranjada o amarillenta.

Tipo II. Sin coloración o coloración muy tenue.

Tipo III. Parches azules en ambos lados, medialmente bordeados con negro azulado o garganta negra en machos.

Tipo IV. Parches azules en ambos lados, bordeados con negro, banda negra en la garganta.

Tipo V. Sin parches azules, trazas tenues de bandas negras.

Modelo 3. Coloración del cuello.

Tipo 1. Bandas laterales del cuello angostas y menores a una hilera de escamas, sin extenderse apreciablemente en el dorso.

Tipo II. Bandas laterales del cuello con anchura de una a dos hileras de escamas, extendiéndose por el dorso.

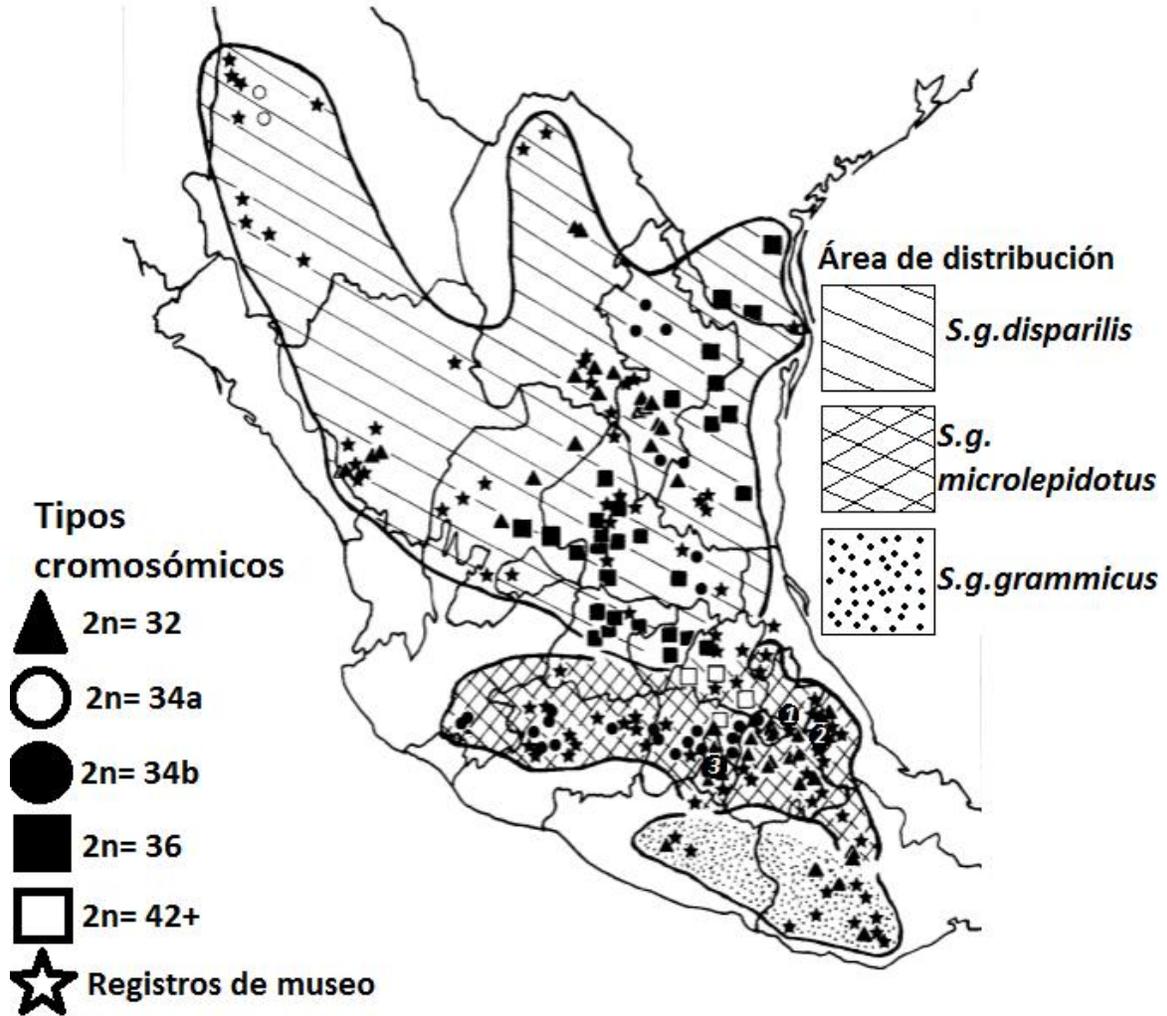
Tipo III. Bandas laterales del cuello de dos o más hileras de escamas, formando un prominente parche en los hombros.

Tipo IV. Coloración negra solo en los lados, aproximadamente de cuatro a cinco hileras del exterior hacia el centro.

Tipo V. No apreciable.

Anexo III

Distribución espacial de los citotipos y las subespecies de *S. grammicus*, tomado de Sites & Dixon (1981) y modificado.



Referencias

- Abouheif, E. y D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*. **149**: 540-562.
- Aguilar-Moreno, M., Rodríguez-Romero, F. J., Aragón-Martínez, A., Muñoz-Manzano, J. A., Granados-González, G. y Hernández-Gallegos, O. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur de Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. **83**: 585-592.
- Angarita-Sierra, T. G. 2009 Variación geográfica de *Ninia atrata* en Colombia (Colubridae: Dipsadinae). *Papeís Avulsos de Zoología* **49**: 277-288.
- Angilletta, M. J. y A. E. Dunham. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*. **162**: 332-342.
- Angilletta, M. J. Jr., Montgomery, L. G. y Werner, Y. L. 1999. Temperature preference in geckos: diel variation in juveniles and adults. *Herpetológica* **55**: 212-222.
- Arévalo, E., C. A. Porter., A. González., F. Mendoza., J. L. Camarillo. y J. W. Sites. 1991. Population cytogenetics and evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central México. *Herpetological Monographs*. **5**: 79-115.
- Arévalo, E., S. K. Davis y J. W. Sites. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*. **43**: 387-418.
- Arévalo, E., G. Casas., S. K. Davis., G. Lara y J. W. Sites. 1993. Parapatric hybridization between chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae): Structure of the ajusco transect. *Copeia*. **1993**: 352-372.
- Argaez-Márquez, V. M. 2011. Preferencias femeninas por la coloración ventral de los machos en la lagartija de mezquite *Sceloporus grammicus microlepidotus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Arriaga-Nava, G. 2013. Dimorfismo sexual y supervivencia en *Sceloporus anahuacus* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bastiaans, E., M. J. Morinaga., G. Castañeda-Gaytan., J. C. Marshall. y B. Sinervo. 2013. Male aggression varies with throat color in two distinct populations of the mesquite lizard. *Behaviour Ecology*.
- Bergmann, C. 1847. Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger studien*, **3**: 595–708.
- Blanckenhorn, W.U. y M. Demon. 2004. Bergmann and Converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? Integrative and Comparative. *Biology*. **44**:413-424.
- Butler M.A. y J.B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs*. **72**: 541-559.
- Carpenter, C. C., y G. W. Ferguson. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. Pp 335-554, *In Biology of the reptilia*. Gans C. y D. W. Tinkle, eds. Academic Press, London.
- Cooper, Jr. W. y N. Burns. 1987. Social significance of ventro lateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behaviour*, **35**: 526-532.
- Cox, R. M. 2010. Body size and sexual dimorphism. Encyclopedia of Animal Behavior. Elsevier pp 220-225.
- Cox, R. M. y John-Alder, H.B. 2005. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus spp.*) with opposite patterns of sexual dimorphism. *The Journal of experimental Biology*. **2008**: 4679-4687.
- Cox, R. M. y John-Alder, H.B. 2007. Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology* **21**:327-334.
- Cox, R. M., S. L. Skelly y H. Jhon-Alder. 2005. Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the Eastern fence lizard, *Sceloporus undulates*. *Copeia* **3**: 597-608.
- Darwin, C. R. 1874. The descent of man, and selection in relation to sex. 2d ed. John Murray, London.

- Esperk, T., T. Tammaru., S. Nylin. y T. Teder. 2007. Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecological Entomology*. **32**: 243-256.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Ecology Systematics Journal*. **28**: 659-687.
- Fenton, B. y C. Valverde. 2000. Hepatic Outer-Ring Deiodinase in a Mexican Endemic Lizard (*Sceloporus grammicus*). *General and Comparative Endocrinology*. **117**: 77-88.
- Feria-Ortiz, M., Nieto-Montes de Oca, A. y Salgado-Ugarte, I. H. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizards *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of herpetology* **35**: 104-112.
- Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. University of Kansas Science Bulletin (USA) **51**: 441-461
- Fitch, H. S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *University of Kansas. Museum of Natural History*. **42**: 42-52
- Forsman, B. 1991. Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effects of prey size. *Journal of Animal Ecology*. **60**: 253-267.
- García-Mares, R. A. 2013. Aspectos ecológicos y dimorfismo sexual de la lagartija vivípara *Sceloporus formosus* (Squamata: Phrynosomatidae) en la parte centro-este del estado de Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-Reyes, J. L. 2014. Dimorfismo sexual en tamaño y forma corporal en *Sceloporus gadoviae* y *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- González-Pérez, M. S. 1986. Variación geográfica de *Sceloporus grammicus* (Lacertilia: Iguanidae), en el Valle de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- González-Ruiz, M. 2014. Dimorfismo sexual en una población de la lagartija *Sceloporus megalepidurus* (Squamata: Phrynosomatidae) que habita en una

comunidad de matorral Xerófilo al este de Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Goyenechea, I. 1993. Condición citogenética de *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) en Santuario Mapethé, Estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Goyenechea, I., F. Mendoza-Quijano., O. flores-Villela y K. H. Reed. 1996. Extreme chromosomal polytypy in a population of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Santuario Mapethé, Hidalgo, México. *Journal of Herpetology* **30**: 39-46.

Guillette, L. J. y Casas-Andreu, G. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of herpetology* **14**: 143-147.

Haenel, G. J. y John-Alder, H.B. 2002. Experimental and demographic analyses of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulatus*. *Oikos* **96**: 70-81.

Hall, W. P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the iguanid lizard's genus *Sceloporus*. Ph. D. Dissertation, Harvard University. Cambridge.

Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista., A. Leyte-Manrique y G. R. Smith. 2010. Reproduction and Sexual Dimorphism in Two Populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica*. **66**: 12-22.

Hertz, P. E. 1981. Adaptation to altitude in two West Island anoles (Reptilia: Iguanidae): Field thermal biology and physiological ecology. *Journal of Zoology* **195**: 25-37.

Hover, E. 1985. Differences in aggressive behavior between two-throat color morph in a lizard, *Urosaurus ornatus*. *Copeia* **4**: 933-940.

INEGI. 2009a. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Chilchotla, Puebla. Clave geostadística 21058.

INEGI. 2009b. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Ixtacamaxitlán, Puebla. Clave geoestadística 21083.

INEGI. 2009c. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Huitzilac, Morelos. Clave geoestadística 17009.

- Jiménez-Cruz, E. 2007. Ciclo y características reproductivo de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) de Teotihuacán, Edo. De México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Jiménez-Cruz, E., A. Ramírez-Bautista., J. C. Marshall., M. Lizana-Aviac. y A. Nieto-Montes De Oca. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán México. *The Southwestern langNaturalist*. **50**: 178-187.
- John-Alder, H. B., R. M. Cox. y E. N. Taylor. 2007. Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology*. **47**: 258-271.
- Johnosn, N. L y S. Kotz. 1970. Continuous univariate distributions. Distributions in statistics. Wiley, New York.
- Kratochvíl, L. y D. Frynta. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. **76**: 303-314.
- Langkilde, T. y K., E., Boronow. 2010. Color as a signal: The relationships between coloration and morphology in male eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology* **44**: 261-271.
- Lara-Góngora, G. 2004. A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *grammicus* complex from Chihuahua and Sonora, México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* **40**: 1-45.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinge. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 2184-2191.
- Lemos-Espinal, J. A. y G. Simth. y R. Ballinger. 1996. Ventral blue coloration and sexual maturation in male *Sceloporus gadoviae* lizard. *Journal of Herpetology* **30**: 546-548.
- Lemos-Espinal, J. A., R. E Ballinger, y G. R. Smith. 1998. Comparative demography of the high altitude lizard, *Sceloporus grammicus*, on the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Great Basin Naturalist* **58**: 375-379.
- Lovich, J. E. y J. W. Gibbons. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth dev. Aging* **56**: 269-281.

- Lovich, J. E., C. H. Ernest, R. T. Zappalorti y D. W. Herman. 1998. Geographic variation in Growth and sexual size dimorphism of bog turtles (*Clemmys muhlenbergii*). *American Midland Naturalist* **139**: 69-78.
- Lowe, K. y J. Hero. 2012. Sexual dimorphism and color polymorphism in the Wallum Sedge frog (*Litoria olongburensis*). *Herpetological Review*. **43**: 236-240.
- Marshall, J. C., E. Arévalo., E. Benavides., J. L. Sites. y J. W Sites. Jr. 2006. Delimiting species: Comparing methods for mendelian caracteres using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) complex. *Evolucion*. **60**: 1050-1065.
- Matta, N. E., N. Ramírez., B. C. Zuñiga. y V. Vera. 2008. Determinación de sexo en aves mediante herramientas moleculares. *Acta Biológica Colombiana*. **13**: 27-40.
- McCoy, K., S. F. Fox y T. A. Baird. 1994. Geographic variation in sexual dimorphism in the collared lizard, *Crotaphytus collaris* (Crotaphytidae). *The Southwestern Naturalist*, Vol. 39 No. 4 328-335.
- Meiri, S. y G. H. Thomas. 2007. The geography of body size – challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography*, **16**: 689-693.
- Monter-Castro, R. 2016. Variación morfológica asociada con los patrones de coloración de la garganta y los parches ventrales en la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus*, en el municipio de Alfajayucan, Hidalgo. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Moore, A. J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution* **44**: 315-331.
- Mosimann, J. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* **65**:930-945.
- Nylin, S. y N. Wedell. 1994. Sexual size dimorphism and comparative methods. Pp 253-280. en *Phylogenetic and ecology*. Eggleton, P. y R. I. Vane-Wright. eds. Academic Press. London.
- Porter, C. A. y J. W. Sites Jr. 1985. Normal disjunctions in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. *Cytogene. Cell Genet* **39**: 250-257.

- Ralls, K. 1997. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *The American Naturalist*. **111**: 917-938.
- Ramírez-Bautista, A. y M. C. Arizmendi. 2004. *Sceloporus grammicus*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.
- Ramírez-Bautista, A. y N. P. Pavón. 2009. Dimorfismo sexual y ciclo reproductivo de la lagartija espinosa arbórea *Sceloporus formosus*. Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) de la zona central del estado de Oaxaca, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. **82**: 553:563.
- Ramírez-Bautista, A., C. A. Maciel-Mata. y M. A. Martínez-Morales. 2005. Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, Mexico. *Acta Zoológica Sinica* **51**: 998-1005.
- Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson., A. Lozano., H. Uribe-Rodríguez y A. Leyte-Manrique. 2012. Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Ecology and Evolution* **2**: 1903-1913.
- Ríos-Pérez, A. D. 2005. Ciclo reproductivo de las hembras y de los machos de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) en una población del norte de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ritke, M. E. y M. L. Kennedy. 1993. Geographic variation of sexual dimorphism in the raccon *Procyon lotor*. *American Midland Naturalist*. **129**: 257-265.
- Rubio-Pérez, I. V. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso de hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ryan, M. J., G. A. Bartholomew. y A. S. Rand. 1983. Energetics of reproduction in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Ecology*. **64**: 1456-1462.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. LIMUSA. México.

- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. F.E.S. Zaragoza y DGAPA (PAPIIT IN217596; PAPIIME 192031), 139p. (7 capítulos). I.S.B.N. 970-32-0292-6.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2013. Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico. F.E.S. Zaragoza y DGAPA (PAPIIME PE205407), 307 p. (14 capítulos, 2 apéndices). I.S.B.N. 978-607-02-3590-0.
- Sanderson, M. J. 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution* **19**: 101-109
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*. **155**: 474-477.
- Schoener, T. W. 1978. Inferring the properties of depredation and other injury-producing agents from injury frequencies. *Ecology*. **60**: 1110-1115.
- Schwarz, T. 1 de Octubre de 2015a. Climate-data. Recuperado de: <http://es.climate-data.org/location/1027534/>
- Schwarz, T. 1 de Octubre de 2015b. Climate-data. Recuperado de: <http://es.climate-data.org/location/215134/>
- Schwarz, T. 1 de Octubre de 2015c. Climate-data. Recuperado de: <http://es.climate-data.org/location/219953/>
- Sibly, R., y P. Calow. 1983. An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscapes. *Journal of Theoretical Biology* **102**: 527-547.
- Siefferman, L., G. E. Hill y F. S. Dobson. 2005. Ornamental plumage coloration and condition are dependent on age in Eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology* **36**: 428-435.
- Sikes, R. S., y M. L. Kennedy. 1993. Geographic variation in sexual dimorphism of the bobcat (*Felis rufus*) in the Eastern United States. *Southwestern Naturalist*. **28**: 336-344.
- Sinervo, B. 1990. Mechanistic analysis of natural selection and a refinement of Lack's and Williams's principles. *American Naturalist* 154(suppl.):S26-S42.
- Sinervo, B. y C. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* **380**: 240-243.

- Sinervo, B., D. B. Miles., W. A. Frankino. M. Klukowski. y D. Nardo. 2000. Testosterone endurance and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in site blotched lizards. *Hormones and Behaviors* **38**: 222-231.
- Sites, 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* **4**: 920-941.
- Sites, J. W. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. I. Chromosome polymorphisms. *Evolution* **37**: 38-53.
- Sites, J. W. Jr. y J. R. Dixon. 1981. A new subspecies of the lizard, *Sceloporus grammicus*, from Northeastern Mexico, with comments on its evolutionary implications the status of *S.g.disparilis*. *Journal of Herpetology*. **15**: 59-69.
- Sites, J. W. Jr. y S. K. Davis. 1989. Phylogenetic relationships and molecular variability within and among six chromosome races of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) based on molecular and mitochondrial markers. *Evolution* **43**: 296-317.
- Sites, J. W., J. W. Archie, Ch., J. Cole y O. Flores-Villela. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **213**: 1-110.
- Sites, J.W., J. L. Camarillo., A. González., F. Mendoza., L. Javier., M. Mancilla. y G. Lara-Gongora. 1998. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central México. *Herpetologica*. **44**: 297-307.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, **38**: 622-630.
- Stamps, J. A. 1977. The relationship between resource competition, risk and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* **58**:349-358.
- Smith, R. J. 1999. Statistics of sexual size differences in adult body size. *The American Naturalist* **135**: 278-283.
- Smith, H. M. y L. E. Laufe. 1945. Mexican amphibians and reptiles in the Texas Cooperative Wildlife Collections. *Trans. Kansas Acad. Sci.* **48**: 325-354.
- Smith, C. C., y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring's. *American Naturalist* **108**: 449-506.

- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality in lizards. Pp 169-204 *en* Lizard ecology: studies on a model organism. Huey, R. B., E. R. Pianka. y T. W. Schoener, eds. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- Stamps, J. A. y R. M. Andrews. 1992. Estimating asymptotic size using the largest individuals per simple. *Oecologia* **92**: 503-512.
- Stillwell, R. C. y C. W. Fox. 2009. Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Journal compilation* **118**: 703-712.
- Stillwell, R. C., G. E. Morse. y C. W. Fox. 2007. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist*. **170**: 358-369.
- Taylor, P. D. y G. C. Williams. 1984. Demographic parameters at evolutionary equilibrium. *Canadian Journal of Zoology* **62**: 2264-2271.
- Tinkle, D. W., H. M. Wilbur. y S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*. **24**: 55-74.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. *en*: Campbell B (ed) Sexual selection and descent of man: 1871-1971: 136-207. Aldine Publishing Company, Chicago, USA.
- Valdéz-González, M. y A. Ramírez-Bautista. 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology* **36**:36-43.
- Valencia-Limón, E. R., Castro-Franco, R. y Bustos-Zagal, M. G. 2014. Dimorfismo sexual y ciclo reproductor de *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*. **30**: 91-115.
- Vitt, L. y Cooper, W. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Journal of Zoology*. **63**: 995-1002.
- Weiss, S. L. 2002. Reproductive signals of female lizards: pattern of trait expression and male response. *Ethology* **108**: 793-812.
- Weiss, S. L. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology* **17**: 726-732.
- White, M. J. D. 1978. Modes of Speciation. *Science* **159**: 1065-1070.

- Whiting, M., K. Nagy. y P. Bateman. 2003. Evolution and maintenance of social status signaling badges: experimental manipulations in lizards, pp. 47-82. *en*: S. F. Fox, JK. McCoy y T. A. Baird (Eds). *Lizard Social Behavior*, Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wiens, J. J. y T. W. Reeder. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* **11**: 1-101.
- Wolfenbarger, L. 1999. Red coloration on male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology* **10**: 80-90.
- Zúñiga-Vega, J. J., F. R. Méndez- de la Cruz. y O. Cuellar. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology*. **86**: 1397-1409.