



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**DIMORFISMO SEXUAL EN TAMAÑO Y FORMA DEL
CUERPO EN LA LAGARTIJA ESPINOSA DE PANSA
ROSADA *Sceloporus variabilis* (PHRYNOSOMATIDAE).**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO

P R E S E N T A

RAFAEL PERALTA HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS

DR. MANUEL FERIA ORTÍZ



CIUDAD DE MÉXICO

FEBRERO 2021



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.

Agradecimientos.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por haberme brindado las bases de mi formación profesional, así como por los recursos destinados para tal motivo.

Al Dr. Manuel Feria Ortiz por su tiempo y compromiso para guiarme en la elaboración de esta tesis, así como por su paciencia para esclarecer en reiteradas ocasiones, las múltiples dudas que me surgieron durante esta enmienda.

A mis sinodales: Dr. Uri Omar García Vázquez, Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, Dr. Alfredo Bueno Hernández y M. en C. Carlos Pérez Malvárez por su tiempo y atención en las valiosas observaciones de mi tesis, las cuales me fueron de gran ayuda para enriquecer y mejorar este trabajo.

A mis compañeros del museo por su tiempo y dedicación en los seminarios, los cuales me ayudaron a resolver algunas de mis dudas y mejorar en la preparación de esta tesis, en especial le agradezco a Alejandro Emmanuel por su tiempo y paciencia al explicarme como realizar algunos análisis estadísticos y contribuir en mi aprendizaje del manejo de los Software estadísticos.

A todos los profesores y compañeros de la carrera que contribuyeron en mi desarrollo académico y que además brindaron un valioso ejemplo para mí.

A mis amigos Andrés Perea y Oswaldo Corona, los cuales me brindaron su amistad sincera durante la carrera y en más de una ocasión contribuyeron a mi desarrollo académico y poder culminar mis estudios profesionales.

Dedicatorias.

A mis padres, quienes con su esfuerzo y apoyo me han permitido culminar mis estudios profesionales y perseguir mis metas en todo momento, incluso después de los contratiempos que se han presentado.

A mi hermano Raúl Osvaldo por el enriquecimiento académico que he tenido a su lado, así como por las pláticas y su tiempo para escuchar mis anécdotas en campo.

A mis familiares y amigos que me brindaron su apoyo en más de una ocasión para poder culminar mis estudios profesionales.

A mi tío Jaime Rafael por su apoyo en los comienzos de esta tesis, gracias por sus comentarios que enriquecieron este proyecto, así como por esclarecer algunas de mis dudas de redacción.

A Mirna García Castillo y Delia Basanta por la confianza y los ánimos brindados.

... A los anfibios y reptiles, en los cuales siempre he encontrado una fuente de inspiración y curiosidad, los cuales me han impulsado a llegar donde estoy actualmente.

Índice

Resumen.....	5
Introducción	6
EL dimorfismo sexual y sus causas.....	6
Dimorfismo sexual en lagartos	7
Especie de estudio	8
Antecedentes.....	9
Área de estudio.....	9
Justificación	10
Hipótesis.....	11
Objetivos	11
General.....	11
Particulares.....	11
Método.....	11
Muestreo	11
Toma de datos y marcaje	12
Trabajo de laboratorio	13
Análisis estadístico	13
Resultados	15
Dimorfismo sexual de los organismos adultos	15
Análisis de componentes principales	19
Tamaño del cuerpo y de las estructuras corporales en los jóvenes	20
Diferencias sexuales en los patrones alométricos	21
Jóvenes.....	21
Adultos	25
Discusión	29
Dimorfismo sexual en tamaño y forma.....	29
Diferencias sexuales en las relaciones alométricas de las estructuras dimórficas	33
Conclusiones.....	37
Referencias.....	37

Resumen

El dimorfismo sexual es un fenómeno muy extendido en el reino animal, el cual hace referencia a las diferencias en la apariencia de hembras y machos conespecíficos y refleja la adaptación de los sexos a su entorno físico y social. Se puede explicar por causas próximas, las cuales hacen referencia a aquellos factores responsables de su expresión durante el desarrollo de un organismo, como las diferencias en las trayectorias de crecimiento de una estructura corporal determinada entre los sexos, o por causas últimas, las cuales hacen referencia a los procesos evolutivos, como la selección natural y sexual. La expresión del dimorfismo sexual no es fija, pues existe variación en la dirección y el grado en que se presenta, e incluso entre poblaciones de la misma especie el grado en que éste se presenta puede ser variable, su expresión está regulada por presiones selectivas que actúan de diferente manera en tiempo y espacio.

En este estudio se examinó el dimorfismo sexual en tamaño y forma del cuerpo de los organismos adultos de una población de *Sceloporus variabilis* ubicada en la localidad de Orizaba, Veracruz, así mismo, se analizó el desarrollo del dimorfismo sexual en la forma del cuerpo, al comparar las relaciones alométricas de hembras y machos en aquellas estructuras que resultaron dimórficas. Para el último caso también fueron consideradas las relaciones alométricas de los jóvenes, para tener una idea de los cambios que ocurren en las trayectorias de crecimiento de dichas estructuras entre las etapas juvenil y adulta, aunque en este caso los sexos fueron considerados en conjunto debido a la baja representatividad de individuos en esta etapa del desarrollo. Se obtuvieron un total de 43 hembras y 33 machos adultos, así como 20 hembras y 5 machos jóvenes. A cada organismo se le registró la longitud hocico-cloaca, largo de la cabeza, ancho de la cabeza, longitud del fémur, longitud de la tibia, longitud del brazo, longitud del antebrazo, longitud del tronco, ancho de la cola, largo de la cola y peso corporal.

En la población de estudio se registró dimorfismo sexual en tamaño, siendo los machos más grandes que las hembras, además de ser estos el sexo más pesado; por otro lado, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en todas las estructuras corporales analizadas, en las cuales los machos también fueron el sexo más grande. Incluso después de eliminar el efecto del tamaño corporal sobre las medidas morfométricas empleando el método de cocientes de Mosimann, los machos siguieron presentando todas las estructuras corporales de mayor talla.

Únicamente se encontraron diferencias sexuales estadísticamente significativas en las relaciones alométricas del ancho de la cola, sin embargo, éstas no parecen contribuir al desarrollo del dimorfismo sexual exhibido. Pues contrario a los valores de las pendientes alométricas, son los machos quienes poseen dicha estructura de mayor tamaño, por lo que se espera que las diferencias sexuales de ésta y las demás estructuras dimórficas surjan debido a diferentes patrones de crecimiento entre los sexos antes de la madurez sexual o sean de origen prenatal. Por otro lado, existen diferencias en las trayectorias del crecimiento entre jóvenes y adultos de ambos sexos para el ancho de la cabeza, longitud del fémur, largo y ancho de la cola, así como entre jóvenes y adultos de alguno de los sexos para la longitud de la tibia y longitud del tronco, las cuales presumiblemente se desarrollan debido a la adaptación a distintos requerimientos de los organismos en diferentes etapas del desarrollo.

Introducción

EL dimorfismo sexual y sus causas

El dimorfismo sexual (DS) es una característica que se presenta de manera recurrente en animales (Buttler y Losos, 2002). Hace referencia a las diferencias en la apariencia de hembras y machos de la misma especie, las cuales pueden presentarse en la morfología (que incluye tamaño corporal = DST y forma del cuerpo = DSF; Kuo *et al.*, 2009) y en la coloración (dicromatismo sexual).

Desde la publicación de Darwin (1871) el DS ha sido investigado ampliamente por los biólogos evolucionistas. Su estudio es de importancia ya que proporciona información sobre la adaptación de los sexos a sus ambientes físico y social (Cox y Calsbeek, 2010).

Como diferencias en la morfología (a las cuales haremos referencia de ahora en adelante) la mayoría de los estudios de DS han considerado únicamente el tamaño corporal de los organismos (Butler y Losos, 2002). Sin embargo, el analizar diferencias en las partes corporales, puede proporcionar mayor información sobre las presiones selectivas de cada sexo que considerar solo el DST; ya que algunos organismos únicamente presentan DSF (ej. Schwarzkoff, 2005; Dubey *et al.*, 2011), el tamaño de alguna estructura corporal puede incrementar sin que incremente la longitud total del cuerpo y la presión selectiva (o conjunto de ellas) que opera en una parte corporal determinada puede ser distinta de la que opera en otra (Kratovichil *et al.*, 2003).

El DS puede ser explicado por causas próximas (factores fisiológicos y ecológicos) y últimas (procesos evolutivos) (Kuo *et al.*, 2009).

Se han identificado dos procesos evolutivos como las causas más comunes que originan el dimorfismo sexual: la selección natural y la selección sexual (Katsikaros y Shine, 1997). Por selección natural el DS puede surgir por divergencia de nicho o por selección de fecundidad, mientras que por selección sexual el DS surge debido a la variación en el éxito por conseguir pareja.

La hipótesis de divergencia de nicho sugiere que el DS surge como una adaptación de los sexos para explotar diferentes nichos ecológicos (Shine, 1989) y se produce para evitar la competencia de los recursos entre los sexos. En dicha adaptación ocurre una diferenciación de las partes del cuerpo empleadas de manera directa en el aprovechamiento de los recursos (Kuo *et al.*, 2009).

La selección de fecundidad se basa en la idea expuesta por Darwin (1871), el cual menciona que el cuerpo grande de las hembras puede ser favorecido por la selección natural cuando el tamaño femenino se correlaciona con la fecundidad de éstas. Se ha propuesto que puede ser la principal causa que origina el tamaño corporal mayor de las hembras en comparación con el de los machos, en algunos grupos de animales. Por ejemplo: lacértidos (Braña, 1996), aves rapaces (Krüger, 2005) y ranas (Nali *et al.*, 2014).

La selección sexual ocurre de dos maneras: cuando los machos se enfrentan para ganar territorios y/o recursos que benefician a las hembras, lo que les proporciona acceso a las últimas (selección

intrasexual) o cuando los machos son elegidos directamente por las hembras (selección intersexual) (Darwin, 1871). En ambos casos los organismos con características ventajosas serán los que consigan aparearse con mayor frecuencia.

Las causas próximas del DS hacen referencia a aquellos factores responsables de su expresión durante el desarrollo de un organismo. Éstas son responsables de la diferencia intersexual en las tasas de crecimiento (Kuo *et al.*, 2009), como son los esteroides sexuales, diferencias en la asignación de energía para la reproducción y la disponibilidad de alimentos (John-Alder *et al.*, 2007). Otra causa próxima del DS es la diferencia de la duración del crecimiento de los organismos de distinto sexo (Johnston, 2011).

La causa próxima del DSF es la diferencia entre trayectorias de crecimiento de diferentes partes corporales (Buttler y Losos, 2002); ya que machos y hembras pueden poseer relaciones alométricas distintas (relación entre el tamaño de una parte corporal específica con el tamaño total).

Dimorfismo sexual en lagartos

Los reptiles han sido objeto de estudio en numerosas investigaciones de DS, lo cual ha permitido conocer que en los lagartos el DST muestra una amplia variación. Como ejemplo de lo anterior Cox *et al.* (2009; Figura 1) evidencian que mientras en algunas familias de lagartos predominan las especies con un tamaño corporal mayor de los machos, en otras es mayor la frecuencia de especies donde las hembras son el sexo más grande y en otras es más común que haya especies con hembras y machos de tamaño similar.

Por otra parte, las investigaciones que han estudiado el DSF en lagartos han demostrado que la cabeza y el tronco son las partes corporales que muestran dimorfismo con mayor frecuencia (Olsson *et al.*, 2002). Además también es común que se presenten diferencias en la cola (Barbadillo y Bauwens, 1997) y las extremidades (ej. Schwarzkopf., 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006).

De las presiones selectivas que producen el DS en los lagartos, la selección de fecundidad se ha propuesto en numerosos estudios como la principal causa que origina el tamaño corporal mayor de las hembras en comparación con el de los machos o que posean un abdomen más grande. Lo anterior encuentra apoyo, por ejemplo en el estudio de Cox *et al.* (2003), quienes mediante un análisis filogenético de lagartos informan que los cambios evolutivos en el tamaño de la nidada generalmente están acompañados por cambios en el DST predichos por la hipótesis de selección de fecundidad.

Aunque rara vez se ha documentado que las hembras elijan de manera directa a los machos con tamaño corporal grande (Cox *et al.*, 2003), numerosos estudios proponen que la selección intrasexual origina el DS en lagartos, en estos casos generalmente los machos son el sexo de mayor tamaño y/o los que poseen una cabeza más grande (ya que esta estructura es empleada de manera directa en combates). Se fundamenta en la correlación encontrada entre el DST y el comportamiento territorial por parte de los lagartos machos en algunos linajes (Cox *et al.*, 2007).

Finalmente, la teoría de divergencia de nicho ha sido sugerida con menor frecuencia en trabajos sobre el DS en lagartos, ya que las pruebas que respaldan esta hipótesis son débiles y pueden ser atribuidas también a la teoría de selección sexual (Shine, 1989).

Especie de estudio

Sceloporus variabilis (Fig. 1) conocida como lagartija espinosa de vientre rosado es una lagartija ovípara cuyo color dorsal es gris o marrón claro, con dos líneas dorsolaterales de color amarillo o marrón oscuro, además de presentar varias líneas discontinuas oscuras que van desde el margen interior de cada línea dorsolateral hasta cerca del centro del dorso. Con respecto a la coloración ventral los machos presentan dos parches de color rosa y azul en el vientre. En las hembras, por otro lado, los parches son notoriamente menos coloridos y adicionalmente presentan un color rojizo en la gula que puede extenderse hasta la parte superior de la cabeza.

En conjunto con la coloración descrita, la especie se distingue por presentar las siguientes características: escamas pequeñas y ligeramente quilladas en el cuerpo, una bolsa dérmica postfemoral e hileras de poros femorales separadas por diez escamas (CONABIO, 2011). El tamaño corporal (longitud hocico-cloaca) que pueden alcanzar los machos es de 77.9 mm y las hembras de 69.2 mm (Cruz-Elizalde *et al.*, 2017).

Es una especie de hábitos diurnos, que termorregula de manera eficiente (Ramírez-Morales, 2019). Su área de distribución es amplia, abarcando zonas con climas templados y tropicales en el centro y sur de México, así como en el oeste de Guatemala (Solís-Zurita *et al.*, 2019).



Figura 1. Ejemplares adultos de *Sceloporus variabilis*. A) Macho, B) hembra grávida.

Antecedentes

Existen numerosos estudios sobre la biología reproductiva de *Sceloporus variabilis* en distintas localidades de su área de distribución. Estos estudios han encontrado que el periodo de máxima actividad testicular de los machos difiere en duración y con la fecha de inicio del periodo de ovulación de las hembras (ciclo reproductivo asincrónico). Esto se ve evidenciado en los trabajos de Benabib (1994), Ramírez-Bautista *et al.* (2006) y Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista (2016), quienes reportaron diferencias en los periodos de máxima actividad testicular de los machos y el periodo de ovulación de las hembras dentro de las poblaciones estudiadas, y diferencias de ambos periodos entre las poblaciones. A pesar de lo anterior, Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista (2016) concluyen que la reproducción de esta especie se presenta durante casi todo el año.

La talla a la que machos y hembras de *S. variabilis* alcanzan la madurez puede diferir entre los sexos y entre organismos del mismo sexo de diferentes poblaciones. Lo anterior se ve reflejado en el trabajo de Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista (2016), quienes estudiaron la biología reproductiva de esta especie en tres poblaciones del estado de Hidalgo, y reportaron que en la localidad de Atlapexco machos y hembras alcanzaban la madurez sexual a la misma talla (Machos: 45mm, Hembras: 45mm), mientras que en las localidades de San Pablo Tetlapayac y Santa Catarina difería (Machos: 42mm, Hembras: 45mm; Machos: 57mm, Hembras: 47mm) y las tallas al momento de la madurez de ambos sexos diferían entre poblaciones.

Ramírez-Bautista *et al.* (2006) estudiaron el DS de *S. variabilis* en dos localidades del estado de Veracruz y encontraron que en ambas poblaciones los machos eran el sexo con mayor tamaño corporal; los machos de estas poblaciones también presentaron cabezas más anchas, tibias más largas y eran más pesados que las hembras. Sin embargo, el grado de dimorfismo sexual no es igual entre las poblaciones, esto se ve reflejado por ejemplo en el estudio de Cruz Elizalde *et al.* (2017), quienes compararon el grado de dimorfismo sexual en esta especie en dos localidades del estado de Veracruz y dos del estado de Hidalgo y reportaron que aunque los machos fueron el sexo más grande en las poblaciones estudiadas, el valor del DST varía entre poblaciones. Los machos fueron 17.53% y 6.93% más grandes que las hembras en las localidades de Hidalgo, y 15.06% y 13.87% en las localidades de Veracruz.

Área de estudio

Los ejemplares se recolectaron en el cerro de Escamela, ubicado en los alrededores del poblado de Orizaba, municipio de Orizaba, en la zona centro del estado de Veracruz (con coordenadas: 18°51'46'' de latitud norte; 97°04'59'' de longitud oeste; altitud 1300 metros; Fig. 2). El clima presente en la localidad estudiada es semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (*Am*; INEGI, 2009); la temperatura media anual es de 19.5 °C, el mes más frío es enero con 16.3 °C promedio y el más cálido es mayo con 21.9 °C promedio, la precipitación media anual es de 2011mm, el mes más seco es febrero con 35mm promedio y el más húmedo es julio con 386mm (Merkel, 2019). La vegetación presente en esta localidad es selva húmeda (INEGI, 2009).

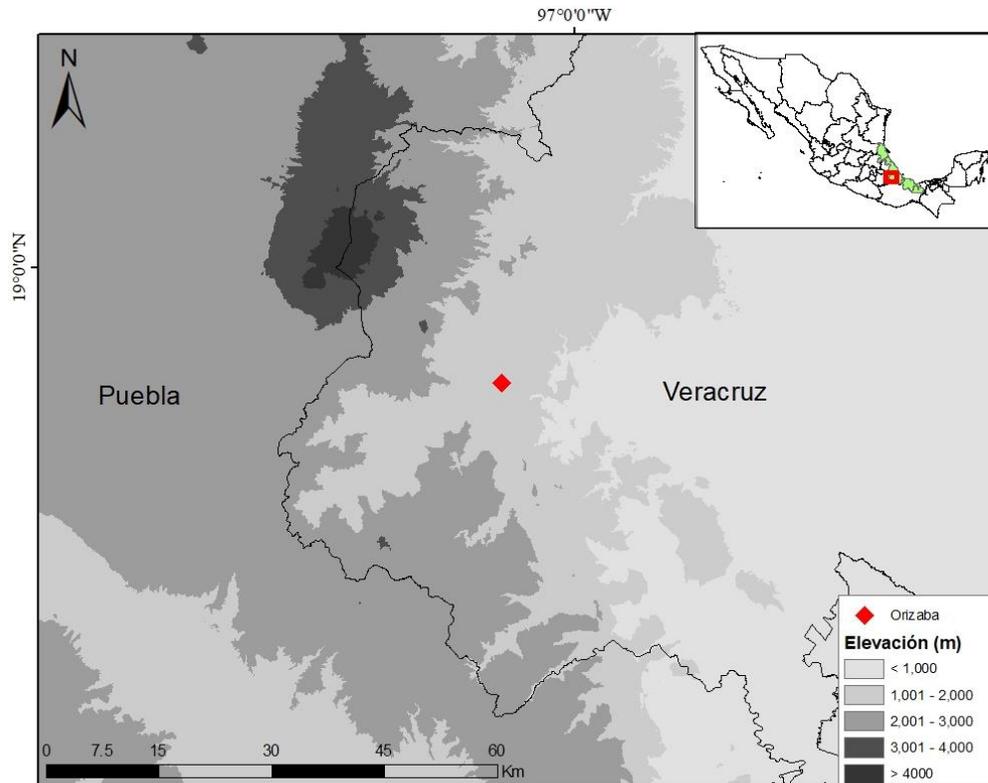


Figura 2. Ubicación de la localidad de estudio, indicada con una figura de color rojo.

Justificación

Estudios previos de *Sceloporus variabilis* en diferentes localidades de su área de distribución han demostrado que esta especie muestra dimorfismo sexual en tamaño, en el cual los machos son el sexo más grande, y que el grado en que éste ocurre varía entre las poblaciones; adicionalmente se ha encontrado que los machos poseen algunas estructuras corporales más grandes que las hembras (por ejemplo: ancho de la cabeza y longitud de la tibia). Sin embargo y pese a la recurrencia de diferencias sexuales entre los lagartos, existen algunas estructuras que no han sido analizadas en la especie de estudio, tal es el caso de la cola. Por lo tanto, en este estudio se analizará por primera vez el dimorfismo sexual de dicha estructura en *S. variabilis*.

Con respecto a las estructuras que han sido analizadas en estudios previos de *S. variabilis*, aportar datos del dimorfismo sexual de estas estructuras, en una nueva localidad del área de distribución de la especie, con características geográficas y ambientales diferentes, ofrecerá la oportunidad de realizar trabajos más robustos que tengan como objetivo entender los factores que gobiernan la variación del DS entre sus poblaciones. Por otro lado, ningún trabajo ha evaluado el papel de las causas próximas que participan en el desarrollo del dimorfismo sexual en esta especie, por lo tanto, este estudio propone investigar la causa próxima del dimorfismo sexual en la forma del cuerpo de la especie en mención, al analizar las relaciones alométricas de aquellas estructuras corporales que resulten dimórficas, en organismos de distintas tallas.

Hipótesis

Estudios previos como los de Ramírez-Bautista *et al.* (2006) y Cruz-Elizalde *et al.* (2017) han demostrado que los machos de distintas poblaciones de *S. variabilis* tienen un tamaño corporal mayor que el de las hembras, además de poseer algunas de las estructuras corporales de mayor tamaño, por lo que en esta población los machos también serán el sexo de mayor tamaño y presentarán algunas estructuras más grandes que las hembras. Sin embargo, dado que se ha demostrado que el grado de DS no es igual entre poblaciones (Cruz-Elizalde *et al.*, 2017), el DS de la población de estudio variará con respecto al de las poblaciones estudiadas con anterioridad. Adicionalmente, estudios previos en otras especies del género *Sceloporus* como los de González-Ruiz (2014) en *S. megalepidurus* y Díaz-Ortega (2016) en *S. grammicus*, han demostrado que la ocurrencia de diferencias entre las relaciones alométricas de machos y hembras en las estructuras que resultaron sexualmente dimórficas, contribuye al desarrollo de dicho dimorfismo, por lo que en este estudio se espera que al menos en parte el DSF este dado por las diferencias de las relaciones alométricas de aquellas estructuras que resulten dimórficas.

Objetivos

General

Describir el dimorfismo sexual de una población de *Sceloporus variabilis* de Orizaba, Veracruz y evaluar el papel de la alometría en su manifestación.

Particulares

Determinar si existe dimorfismo sexual en el tamaño corporal en una población de *S. variabilis* de Orizaba, Veracruz y si es así, cuantificar su nivel.

Analizar si existe dimorfismo sexual en la forma del cuerpo en la misma población; si es así, determinar cuáles son las partes corporales dimórficas.

Establecer si las trayectorias alométricas de las partes corporales que resulten dimórficas están involucradas en la expresión del DS en la forma del cuerpo.

Método

Muestreo

Se llevaron a cabo salidas mensuales a la localidad de estudio a partir del mes de noviembre de 2019 y hasta el mes de marzo de 2020. Cada salida tuvo una duración de cuatro días y participaron dos personas en la recolección de los organismos. Las recolectas se llevaron a cabo de diez de la mañana a seis de la tarde; ya que este intervalo de tiempo se encuentra dentro del horario de actividad reportado para esta especie (Ramírez-Morales, 2019).

Las lagartijas se recolectaron de manera directa y con trampas de caída (método indirecto de colecta, Brambilia, 2006). De manera directa se capturaron manualmente (en los casos que fue

posible agarrarlas con la mano) o utilizando ligas anchas (si los organismos se encontraron en sitios que facilitaban su escape). Para la implementación de trampas de caída se colocaron recipientes cilíndricos en el suelo con la boca hacia la superficie (Brambilia, 2006); en este estudio se utilizaron cubetas profundas, las cuales fueron enterradas en los sitios que las lagartijas transitaban recurrentemente (Fig. 3).



Figura 3. Trampa de caída colocada en un sitio que las lagartijas transitaban frecuentemente mientras se les intentaba colectar.

Toma de datos y marcaje

Se tomaron las siguientes medidas a cada ejemplar en campo; con base en la literatura recurrente que reporta diferencias intersexuales en dichas estructuras:

- Longitud hocico – cloaca (LHC); medida de la punta del hocico a la parte posterior de la cloaca.
- Largo de la cabeza (Lcab); distancia de la punta del hocico al extremo posterior del tímpano.

- Ancho de la cabeza (Acab); distancia entre los límites posteriores de las escamas supraoculares.
- Longitud del fémur (Lfem); distancia de la ingle a la rodilla.
- Longitud de la tibia (Ltib); medida de la rodilla al talón.
- Longitud del brazo (Lbzo); distancia de la axila al codo.
- Longitud del antebrazo (Labzo); medida del codo a la muñeca.
- Longitud del tronco (Ltrnc); distancia de la axila hasta la ingle.
- Ancho de la cola (Acol); distancia entre la parte externa de la base de la cola.
- Largo de la cola (Lcol); distancia de la parte anterior de la cloaca hasta la punta de la cola.
- Peso corporal (Peso).

Todas las medidas morfométricas se tomaron con un vernier manual Truper con precisión de 0.01mm y el peso con una balanza semianalítica OHAUS® ($\pm 0.01g$). Posteriormente se sexaron los organismos por la presencia o ausencia de escamas postanales agrandadas (Cox y John-Alder, 2007), se marcaron permanentemente por el método de ectomización de falanges, para que en caso de ser recapturados no se les tomaran las medidas nuevamente, finalmente todos los ejemplares se liberaron en el sitio donde fueron capturados. En el caso de que los organismos fueran lesionados gravemente durante su colecta se sacrificaron mediante la inyección de Pentobarbital sódico de 100 ml, posteriormente se fijaron con formalina al 10% y se ingresaron a la colección herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Trabajo de laboratorio

Como demuestran los estudios de la biología reproductiva y dimorfismo sexual de *Sceloporus variabilis*, la talla mínima de la madurez sexual de hembras y machos varía entre poblaciones y parece estar relacionada positivamente con el tamaño corporal (entre mayor el tamaño de los adultos, mayor es la talla a la que se alcanza la madurez sexual). Por lo tanto y debido a que no existen estudios biológicos en las poblaciones de *S. variabilis* de Orizaba, para determinar la talla mínima a la que machos y hembras alcanzan la madurez sexual y de esta forma poder agrupar a los organismos en adultos y jóvenes de cada sexo, se compararon las tallas corporales de los organismos colectados en campo con las tallas corporales de los machos y hembras reportadas en los estudios de Benabib (1994), Ramírez-Bautista *et al.* (2006), Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista (2016) y Cruz-Elizalde *et al.* (2017) y se eligieron como las tallas mínimas de la madurez sexual de cada sexo, aquellas reportadas por dichos autores en cuya población la longitud corporal máxima de cada sexo se halla asemejado más a las del presente estudio.

Análisis estadístico

Se separaron los ejemplares en machos y hembras, posteriormente cada grupo se separó en jóvenes y adultos. Para cada uno de los cuatro grupos resultantes se obtuvieron resúmenes estadísticos (promedio, error estándar e intervalos de variación). Posteriormente todos los valores fueron transformados a logaritmo base 10, con el fin de mejorar su ajuste a los criterios de normalidad y homocedasticidad que requieren las pruebas paramétricas.

Se evaluó la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk, la cual se emplea cuando se tienen hasta 50 datos (Rial-Boubeta y Varela-Mallou, 2008) y se comprobó gráficamente con el uso de EDK's (Salgado-Ugarte 2002; Salgado-Ugarte 2013). Por otro lado, la condición de homocedasticidad se probó mediante la prueba F de igualdad de varianzas, la cual evalúa la homogeneidad de varianzas de dos grupos (Berenson y Levine, 1996)

Para evaluar las diferencias sexuales en las medidas biométricas analizadas se utilizaron pruebas *t* de Student o pruebas *U* de Mann Whitney según correspondiera. En el caso de la longitud hocico-cloaca de los organismos adultos posteriormente se aplicó el índice de dimorfismo sexual de “dos pasos” propuesto por Lovich y Gibbons (1992) para cuantificar el nivel del dimorfismo, el cual se expresa con la formula $IDS = ((L/S)-1)$, donde L es el tamaño corporal promedio del sexo con mayor talla, S es el tamaño corporal promedio del sexo con menor talla e IDS es el dimorfismo sexual en tamaño. En el caso que los machos sean el sexo de mayor talla, el valor del índice se debe multiplicar por -1.

Para detectar si existen diferencias sexuales en la forma del cuerpo de los adultos se llevó a cabo un análisis de covarianza multivariado (ANMUCOVA). En este análisis se consideró a la longitud hocico-cloaca como covariada, al sexo como categórica y a las demás variables morfométricas como dependientes. A continuación se realizaron pruebas de contraste posterior de Bonferroni para detectar diferencias estadísticamente significativas en las variables dependientes. En el caso de la longitud de la cola solo se consideraron aquellos ejemplares que presentaron colas completas, debido a que fueron relativamente pocos los ejemplares que cumplieron dicha característica, se utilizó un ANCOVA de una vía para detectar si existían diferencias sexuales en esta estructura corporal.

Adicionalmente, con el fin de estimar los valores promedio de las medidas morfométricas, de modo que estuvieran libres de la influencia del tamaño corporal y reflejaran las diferencias sexuales en la forma de los organismos, se utilizó el método de cocientes de Mosimann (Darroch y Mosimann, 1985). Primero se calculó el índice de tamaño corporal no lineal (size) de cada organismo como el promedio geométrico del total de las medidas corporales registradas para la población de *S. variabilis* considerada en este estudio (Mosimann, 1970). En seguida se dividió el valor de cada rasgo morfométrico entre el índice “size” del individuo correspondiente. Los cocientes así obtenidos, carecen de dimensiones y están libres de escala, por lo que pueden ser considerados como variables de forma corporal (Darroch y Mosimann, 1985).

También se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) para ilustrar gráficamente como el conjunto de variables (el total consideradas) separa a los machos de las hembras, así como para evaluar la importancia de cada variable en la manifestación multivariada del dimorfismo sexual en los adultos. Todos los análisis anteriores fueron realizados con un nivel de significancia del 0.05 en el programa IBM SPSS Statistics 19.0, con la excepción de los análisis ANCOVA Y ANMUCOVA, los cuales fueron realizados con el programa STATISTICA 7.0.

Para evaluar el papel de la alometría en la expresión del dimorfismo sexual de las partes corporales que resultaron dimórficas se utilizó la ecuación alométrica ($Y=aX^b$), donde a es una constante, b es el coeficiente de alometría, X es una medida corporal e Y es una medida corporal distinta a X. En este estudio la alometría de cada parte corporal se determinó con respecto a la longitud hocico – cloaca, esto quiere que decir que X fue la LHC de manera constante, mientras que Y fue alguna de las medidas corporales restantes. El uso de datos logarítmicos permite linealizar la ecuación alométrica ($\log Y = \log a + b \log X$) y estimar el coeficiente a través de métodos que ajusten modelos lineales a las variables correspondientes. Se empleó el método de ejes mayores reducidos (EMR) para obtener la pendiente (coeficiente de alometría) y la ordenada al origen del modelo alométrico linealizado, y se sometió a prueba la hipótesis nula de igualdad de pendientes mediante el comando sma del paquete smatr de R v. 3.4-8 (Warton *et al.*, 2012); este método se utilizó en virtud de que las dos variables involucradas en cada análisis están sujetas a error aleatorio. Lo anterior se llevó a cabo de manera independiente para adultos y jóvenes.

Resultados

Dimorfismo sexual de los organismos adultos

Se examinó un total de 101 ejemplares, 76 adultos y 25 jóvenes. Se consideraron como organismos adultos aquellos machos cuya LHC fue igual o mayor a 46.49 mm y a las hembras cuya LHC fue igual o mayor a 45.00 mm; estas medidas son reportadas por Cruz-Elizalde *et al.* (2017) como las tallas mínimas a la que alcanzan la madurez sexual machos y hembras de una población de *S. variabilis* ubicada en Atlapexco, Hidalgo.

De los organismos adultos examinados, 33 fueron machos y 43 hembras, las curvas de densidad obtenidas por el método de kernel gaussiano para cada variable corporal de los sexos por separado, muestran que su expresión logarítmica se aproxima a una distribución normal (ejemplos en Fig. 4 y 5) y apoyan la pruebas de normalidad Shapiro-Wilk para cada variable (Cuadro 1).

Cuadro 1. Promedios ($\pm 1EE$) e intervalos de variación correspondientes a las variables corporales (incluyendo el peso) de machos y hembras adultos de *S. variabilis*. Los valores se muestran en mm. Clave de abreviaciones: Longitud hocico-cloaca (LHC), largo de la cabeza (Lcab), ancho de la cabeza (Acab), longitud del femur (Lfem), longitud de la tibia (Ltib), longitud del brazo (Lbzo), longitud del antebrazo (Labzo), longitud del tronco (Ltrnc), ancho de la cola (Acol), largo de la cola (Lcol) y peso corporal (Peso). Las dos últimas columnas del lado derecho corresponden al nivel de significancia de la prueba Shapiro-Wilk realizadas para el logaritmo 10 de cada variable corporal de machos y hembras respectivamente.

Variable	X \pm EE (MIN-MAX)		Shapiro-Wilk Significancia	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LHC	61.68 \pm 1.14 (47.7 – 72.3)	54.39 \pm 0.67 (45.3 – 64.6)	0.265	0.261
Lcab	15.38 \pm 0.21 (12.40 – 17.70)	13.43 \pm 0.11 (11.90 – 15.30)	0.36	0.972

Acab	11.19±0.20 (8.90 – 13.40)	9.52±0.10 (8.10 – 11.40)	0.572	0.482
Lfem	14.65±0.24 (11.80 – 16.90)	12.55±0.14 (10.60 – 14.70)	0.333	0.262
Ltib	14.62±0.24 (11.40 – 16.90)	12.26±0.14 (10.50 – 14.70)	0.391	0.567
Lbzo	9.94±0.17 (7.80 – 11.80)	8.66±0.11 (7.10 – 10.40)	0.579	0.579
Labzo	10.55±0.17 (8.70-12.40)	8.96±0.11 (7.20 – 10.70)	0.3	0.676
Ltrnc	31±0.60 (23.40 – 37.50)	28.581±0.45 (21.70 – 34.60)	0.372	0.339
Acol	8.13±0.19 (6.10 – 9.90)	7.20±0.15 (4.60 – 8.90)	0.035	0.012
Lcol	86.74±2.27 (69.70 – 100)	68.39±0.91 (59.30 – 76.60)	0.13	0.329
Peso	8.31±0.45 (3.37 – 12.96)	5.45±0.23 (2.91 – 10.21)	0.358	0.759

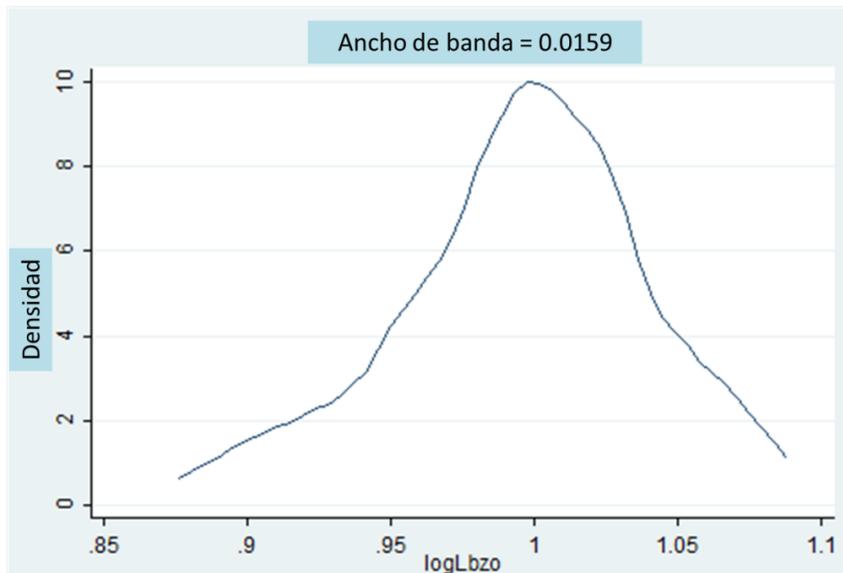


Figura 4. Ejemplo de curva de densidad estimada a partir de kernel gaussiano para el logaritmo 10 de la longitud del brazo de los machos de *S. variabilis*. Se utilizó el ancho de banda óptimo proporcionado por el programa Stata versión 11 (Salgado-Ugarte 2002; Salgado-Ugarte 2013).

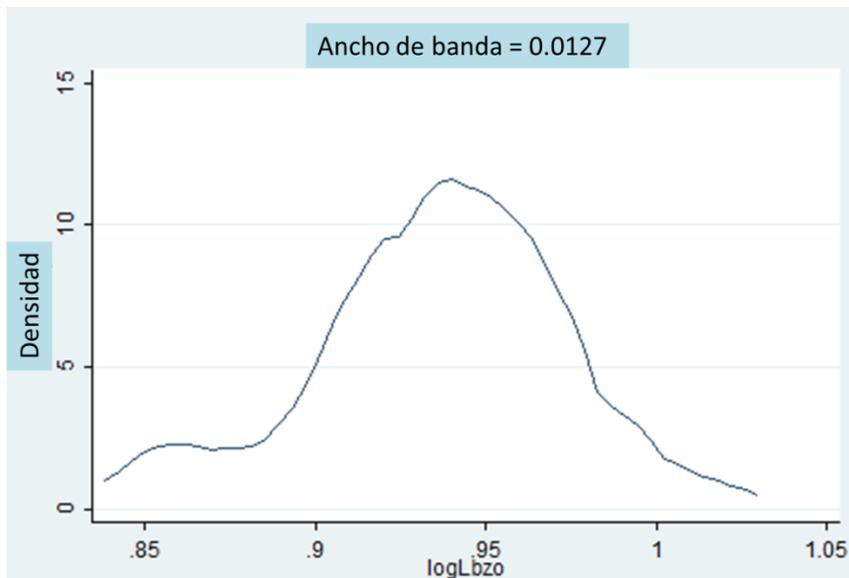


Figura 5. Ejemplo de curva de densidad estimada a partir de kernel gaussiano para el logaritmo 10 de la longitud del brazo de las hembras de *S. variabilis*. Se utilizó el ancho de banda óptimo proporcionado por el programa Stata versión 11 (Salgado-Ugarte 2002; Salgado-Ugarte 2013).

Los machos presentaron los promedios más grandes para cada una de las medidas corporales analizadas (Cuadro 1) y las pruebas que examinan la existencia de diferencias significativas entre las medidas de los sexos sin remover el efecto del tamaño corporal mostraron que en cada una de las variables se presentaron diferencias sexuales estadísticamente significativas (Cuadro 2). Por otro lado, el índice de dimorfismo sexual de Lovich y Gibbons proporcionó un valor de -0.134044.

Con respecto a las pruebas que examinan la existencia de diferencias sexuales en la forma del cuerpo eliminando el efecto del tamaño corporal: el ANMUCOVA detectó diferencias significativas entre las variables dependientes conjuntas (Wilks = 0.485259; $F = 7.66102$; $gl = 9, 65$; $p = 0.000$) y las pruebas de contraste posteriores de Bonferroni detectaron diferencias significativas en todas las partes corporales examinadas (Cuadro 2). Por otra parte, el ANCOVA de una vía mostró diferencias significativas entre los sexos con respecto al largo de la cola ($F = 0.32$, $gl = 1, 44$, $p = 0.000$). En consistencia con los resultados de estas pruebas, al emplear el método de cocientes de Mosimann (Darroch y Mosimann, 1985), los machos siguieron presentando las medias más grandes para todas las estructuras corporales en comparación con las hembras (Cuadro 3).

Cuadro 2. Se muestran los estadísticos correspondientes a la prueba de igualdad de varianzas y t de Student para todas las variables corporales (para las medidas L_{cab} , A_{cab} y L_{col} se emplearon pruebas t de Student para varianzas desiguales, en el caso de A_{col} se utilizó la prueba U de Mann Whitney y para variables restantes, se utilizaron pruebas t de Student para varianzas iguales). La última columna del lado derecho corresponde al valor de significancia de la prueba de Bonferroni para cada estructura que fue incluida en el ANMUCOVA (valores menores a 0.05 representan diferencias estadísticamente significativas).

Variable	Igualdad de varianzas	t-Student	Bonferroni significancia
LHC	F = 1.766 gl = 32,42 p = 0.084	t = -5.65 gl = 74 p < 0.001	-
Lcab	F = 2.369 gl = 32,42 p = 0.009	t = -8.23 gl = 51.935 p < 0.001	0.00
Acab	F = 2.235 gl = 32,42 p = 0.015	t = -7.629 gl = 52.991 p < 0.001	0.00
Lfem	F = 1.747 gl = 32,42 p = 0.09	t = -8.05 gl = 74 p < 0.001	0.00
Ltib	F = 1.735 gl = 32,42 p = 0.093	t = -9.12 gl = 74 p < 0.001	0.00
Lbzo	F = 1.401 gl = 32,42 p = 0.094	t = -6.501 gl = 74 p < 0.001	0.00
Labzo	F = 1.344 gl = 32,42 p = 0.366	t = -7.936 gl = 74 p < 0.001	0.00
Ltrnc	F = 1.146 gl = 32,42 p = 0.672	t = -3.176 gl = 74 p = 0.002	0.00
Acol	-	U de Mann = 388.5 z = 3.366 p = 0.001	0.00
Lcol	F = 2.688 gl = 18,27 p = 0.02	t = -7.772 gl = 27.083 p < 0.001	-
Peso	F = 1.54 gl = 32,42 p = 0.189	t = -5.966 gl = 74 p < 0.001	0.00

Cuadro 3. Cocientes que reflejan la proporción de cada parte corporal con respecto al índice Size propuesto por Mosimann (1970). Clave de abreviaciones: Largo de la cabeza (Lcab), ancho de la cabeza (Acab), longitud del femur (Lfem), longitud de la tibia (Ltib), longitud del brazo (Lbzo), longitud del antebrazo (Labzo), longitud del tronco (Ltrnc), ancho de la cola (Acol), largo de la cola (Lcol) y peso corporal (Peso).

Proporción	Machos	Hembras
Lcab/Size	1.100	1.046
Acab/Size	0.971	0.907

Lfem/Size	1.080	1.018
Ltib/Size	1.079	1.009
Lbzo/Size	0.924	0.869
Labzo/Size	0.948	0.882
Ltrnc/Size	1.381	1.349
Acol/Size	0.841	0.792
Lcol/Size	0.833	0.669
Peso/Size	1.796	1.702

Análisis de componentes principales

Se extrajeron los dos primeros componentes principales (CP) para poder representar de manera gráfica las diferencias entre los sexos, los componentes extraídos explican el 92.301% de la información total (Cuadro 4). Para el CP1, que contiene el 86.837% de la información (Cuadro 4), las medidas de Lcab, LHC, Acab y Ltib tienen los mayores valores (Cuadro 5); por lo tanto, tienen una mayor contribución e importancia en el dimorfismo sexual. Los machos presentaron puntajes más grandes a lo largo de este eje, sin embargo, se observa la superposición de ambos sexos (Fig. 6), lo que indica que aunque el dimorfismo sexual ocurre entre machos y hembras, los dos sexos no están completamente separados entre sí.

El segundo eje que explica solamente el 5.464% de la información total (Cuadro 4), presenta los valores más altos en las medidas de Ltrnc y Acol (Cuadro 5), por lo que registra individuos en un extremo con longitud del tronco y ancho de la cola grandes, y longitud del antebrazo y del fémur pequeños, en comparación con los individuos del otro extremo cuya longitud del tronco y ancho de la cola son pequeños y valores grandes para la longitud del antebrazo y el fémur.

Cuadro 4. Varianza explicada por cada componente extraído. La segunda columna muestra los autovalores correspondientes a cada factor, la tercera columna muestra los autovalores de cada factor como porcentajes de la varianza total, la cuarta columna muestra los porcentajes acumulados de la varianza total. Los primeros dos componentes explican el 92.30% de la varianza contenida en los datos originales (cuarta columna).

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
1	8.684	86.837	86.837
2	0.546	5.464	92.301
3	0.255	2.552	94.854
4	0.187	1.866	96.720
5	0.091	0.910	97.631
6	0.073	0.729	98.360
7	0.067	0.671	99.031
8	0.043	0.427	99.458
9	0.032	0.317	99.774
10	0.023	0.226	100.000

Cuadro 5. Factores de carga para los componentes uno y dos y cada una de las variables incluidas en el análisis de componentes principales. (El primer componente tuvo correlaciones positivas mayores que 0.9 con todas las variables consideradas, excepto con el ancho de la cola. El segundo componente tuvo una correlación más alta con la longitud del tronco y un poco más baja con el ancho de la cola).

Medida	Componente	
	1	2
LHC	0.967	0.139
Lcab	0.971	-0.138
Acab	0.967	-0.057
Lfem	0.937	-0.247
Ltib	0.967	-0.144
Lbzo	0.903	-0.183
Labzo	0.955	-0.156
Ltrnc	0.938	0.455
Acol	0.837	0.397
Peso	0.963	0.027

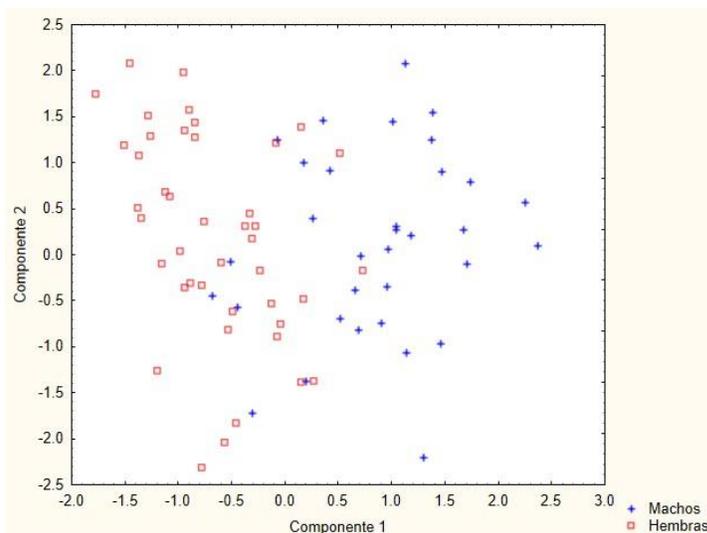


Figura 6. Distribución de los sexos a través de los dos primeros componentes principales.

Tamaño del cuerpo y de las estructuras corporales en los jóvenes

De los 25 organismos jóvenes, cinco fueron machos y 20 hembras; las hembras tuvieron todas las estructuras corporales de mayor tamaño que los machos, excepto la longitud del bazo, en la cual ambos sexos presentaron el mismo valor para sus medias y el peso corporal, en el cual los machos fueron el sexo más pesado (Cuadro 6). Sin embargo, debido al pequeño tamaño de muestra y a la amplia variación de los datos obtenidos, no se llevaron a cabo pruebas estadísticas para evaluar el

dimorfismo sexual en los jóvenes, únicamente se usaron estos datos para evaluar las trayectorias de crecimiento de las estructuras corporales examinadas antes de la madurez sexual.

Cuadro 6. Promedios ($\pm 1EE$) e intervalos de variación correspondientes a las variables corporales (incluyendo el peso) de machos y hembras jóvenes de *S. variabilis*. Los valores se muestran en mm. Clave de abreviaciones: Longitud hocico-cloaca (LHC), largo de la cabeza (Lcab), ancho de la cabeza (Acab), longitud del femur (Lfem), longitud de la tibia (Ltib), longitud del brazo (Lbzo), longitud del antebrazo (Labzo), longitud del tronco (Ltrnc), ancho de la cola (Acol), largo de la cola (Lcol) y peso corporal (Peso). Significancia del test Shapiro-Wilk para el logaritmo 10 de cada estructura corporal.

Carácter	X \pm EE (MIN-MAX)		Shapiro-Wilk Significancia	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LHC	37.88 \pm 4.12 (25.8 – 45.9)	38.31 \pm 1.23 (24.60 – 44.50)	0.182	0.046
Lcab	10.42 \pm 0.83 (8 – 12)	10.62 \pm 0.24 (7.90 – 11.80)	0.154	0.081
Acab	7.2 \pm 0.59 (5.4 – 8.4)	7.36 \pm 0.18 (5.30 – 8.60)	0.206	0.179
Lfem	8.88 \pm 1.16 (5.4 – 11.3)	9.12 \pm 0.32 (5.30 – 10.40)	0.252	0.004
Ltib	8.86 \pm 1.11 (5.5 – 11.1)	9.01 \pm 0.30 (5.80 – 10.60)	0.235	0.044
Lbzo	6.28 \pm 0.70 (4.30 – 7.80)	6.28 \pm 0.18 (4.80 – 7.30)	0.184	0.152
Labzo	6.4 \pm 0.73 (4.10 – 8.10)	6.46 \pm 0.19 (4.60 – 7.50)	0.569	0.161
Ltrnc	18.36 \pm 2.21 (12.20 – 22.90)	18.46 \pm 0.71 (12.4 – 22.4)	0.215	0.409
Acol	4.64 \pm 0.44 (3.3 – 5.5)	4.76 \pm 0.16 (3.3 – 5.9)	0.160	0.598
Lcol	48.46 \pm 11.06 (37.5 – 69.70)	54.3 \pm 2.17 (40.7 – 64.9)	0.88	0.329
Peso	2.24 \pm 0.66 (0.57 – 4)	2.09 \pm 0.18 (0.55 – 3.02)	0.253	0.383

Diferencias sexuales en los patrones alométricos

Jóvenes

Debido al bajo número de organismos jóvenes obtenidos en campo, se consideraron a los sexos juntos para llevar a cabo el análisis de EMR. Las rectas de regresión obtenidas para cada estructura corporal explicaron más del 75% de la variación de los datos, además, la relación lineal entre las variables fue altamente significativa (Cuadro 7).

El crecimiento relativo del largo y ancho de la cabeza fue hipoalométrico (Cuadro 7, Fig. 7A, Fig. 7B), mientras que la longitud del fémur y largo de la cola mostraron hiperalometría (Cuadro 7, Fig. 7C, Fig. 9A), para las variables restantes el crecimiento relativo fue isométrico (Cuadro 7, Fig. 7D, Fig. 8A - Fig. 8D, Fig. 9B).

Cuadro 7. Resultados de las regresiones lineales por ejes mayores reducidos en jóvenes de *Sceloporus variabilis*. LHC como variable independiente, Lcab, Acab, Lfem, Ltib, Lbzo, Labzo, Ltrnc, Acol, Lcol y Peso como variables dependientes. Entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza del 95%. R^2 = coeficiente de determinación, p = probabilidad de obtener una F como la calculada dado que las variables involucradas no están linealmente relacionadas. Alometría, se considera hipoalometría si el intervalo de confianza del 95% contiene valores menores a 1, se considera isometría si el intervalo de confianza del 95% contiene el valor de 1, hiperalometría si el intervalo de confianza contiene valores mayores a 1. En el caso del Peso se considera isometría si el intervalo de confianza contiene el valor de 3.

Variable dependiente	Pendiente (β)	R^2	P	Alometría
Lcab	0.714 (0.659±0.774)	0.965	2.22e-16	Hipoalometría
Acab	0.721 (0.615±0.844)	0.864	1.862e-11	Hipoalometría
Lfem	1.169 (1.05±1.301)	0.938	2.176e-15	Hiperalometría
Ltib	1.1 (0.982±1.234)	0.93	8.943e-15	Isometría
Lbzo	0.886 (0.752±1.044)	0.854	4.342e-11	Isometría
Labzo	0.970 (0.836±1.127)	0.88	4.671e-12	Isometría
Ltrnc	1.11 (0.964±1.278)	0.893	1.20e-12	Isometría
Acol	0.989 (0.811±1.207)	0.786	3.759e-09	Isometría
Lcol	1.218 (1.04±1.427)	0.93	7.195e-09	Hiperalometría
Peso	3.02 (2.731±3.338)	0.954	8.506e-15	Isometría

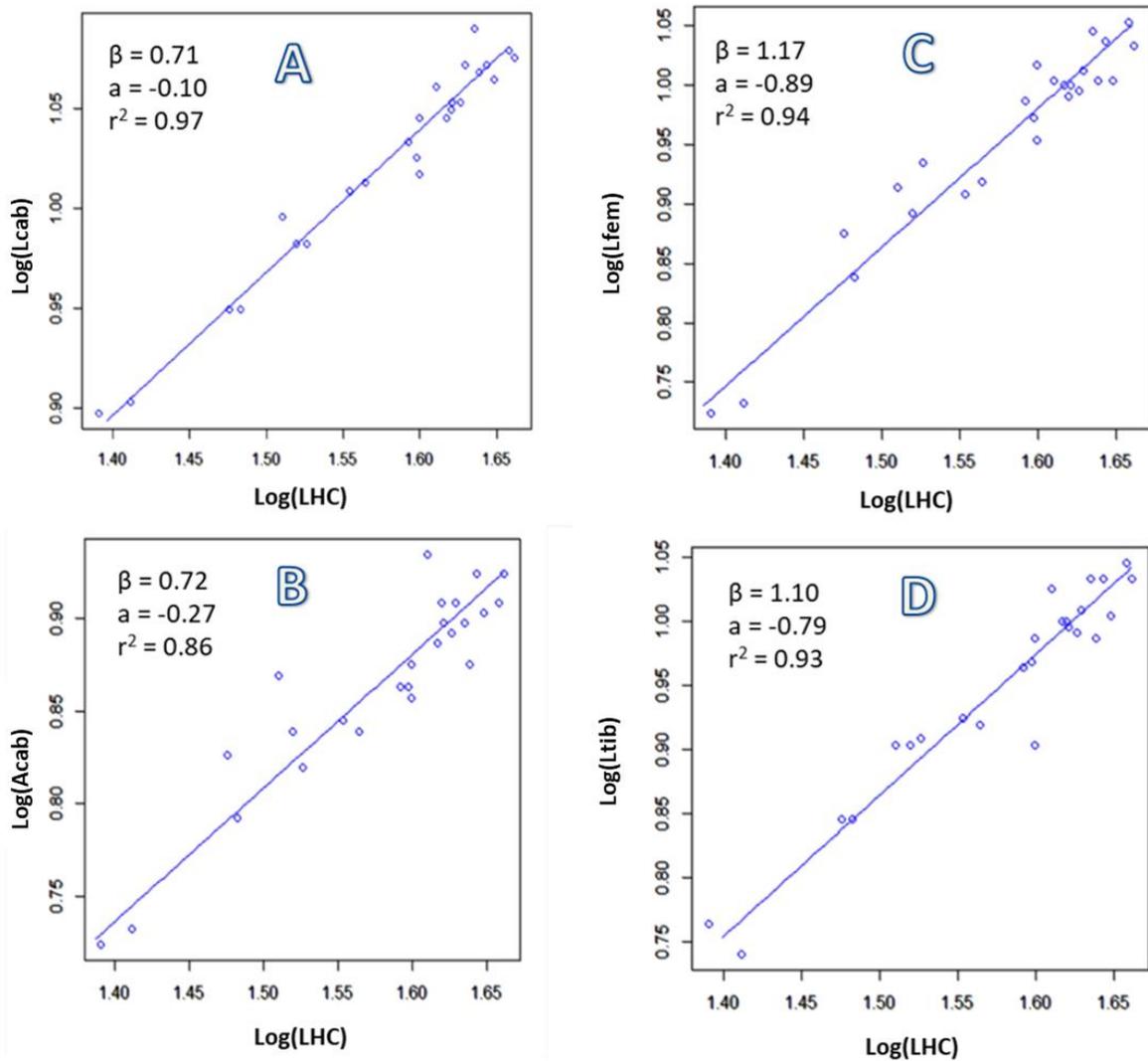


Figura 7. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las cuatro primeras variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para jóvenes de *S. variabilis*. A) Largo de la cabeza (Lcab), B) ancho de la cabeza (Acab), C) longitud del fémur (Lfem) y D) longitud de la tibia (Ltib).

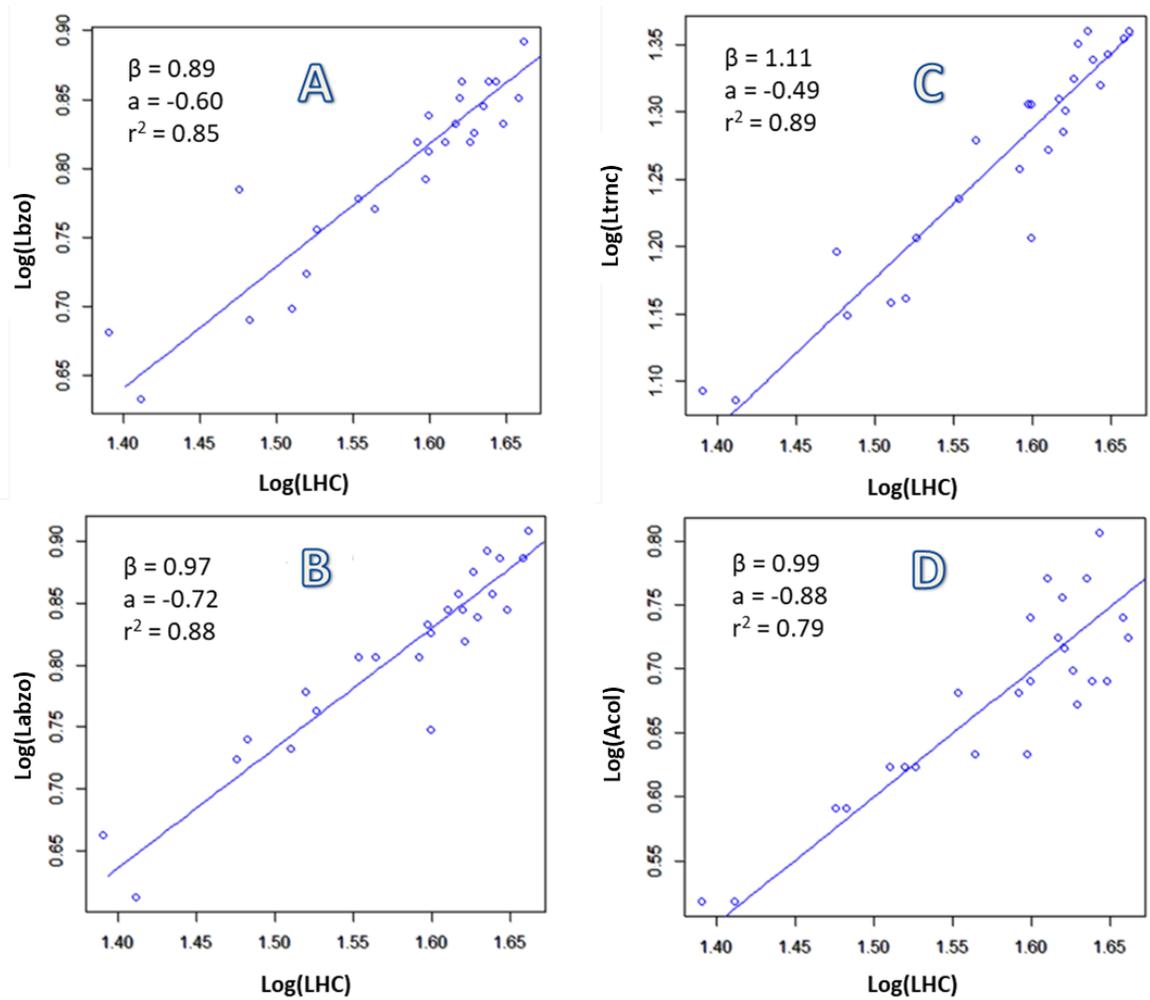


Figura 8. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las siguientes cuatro variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para jóvenes de *S. variabilis*. A) Longitud del brazo (Lbzo), B) longitud del antebrazo (Labzo), C) longitud del tronco (Ltrnc) y D) ancho de la cola (Acol).

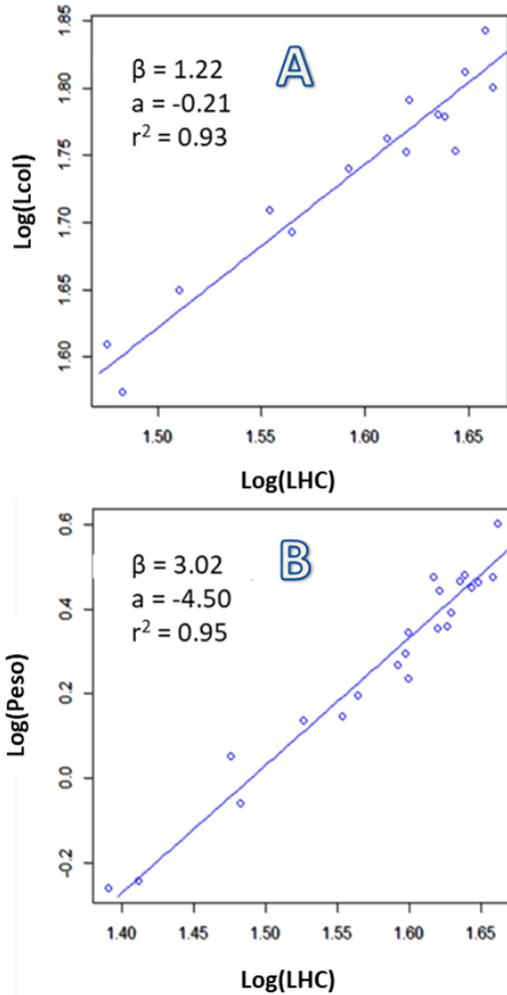


Figura 9. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las dos últimas variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para jóvenes de *S. variabilis*. A) Largo de la cola (Lcol), B) Peso corporal (Peso).

Adultos

Las rectas de regresión obtenidas para cada sexo en los adultos variaron ampliamente en el porcentaje que explican la variación de los datos, el menor porcentaje correspondió a la variable longitud de la cola de las hembras (40%), mientras que el mayor fue reportado para la variable peso corporal de los machos (92%), por otro lado, la relación lineal entre las variables fue altamente significativa (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resultados de las regresiones lineales por ejes mayores reducidos en machos y hembras adultos de *Sceloporus variabilis*. LHC como variable independiente, Lcab, Acab, Lfem, Ltib, Lbzo, Labzo, Ltrnc, Acol, Lcol y Peso como variables dependientes. Entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza del 95%. R^2 = coeficiente de determinación, p = probabilidad de obtener una F como la calculada dado que las variables involucradas no están linealmente relacionadas. Alometría, se considera hipoalometría si el intervalo de confianza del 95% contiene valores

menores a 1, se considera isometría si el intervalo de confianza del 95% contiene el valor de 1, hiperalometría si el intervalo de confianza contiene valores mayores a 1. En el caso del Peso se considera isometría si el intervalo de confianza contiene el valor de 3.

Variable dependiente	Pendiente (β)	R ²	P	Alometría
Lcab M	0.748 (0.669±0.837)	0.907	2.22e-16	Hipoalometría
Lcab H	0.646 (0.545±0.766)	0.706	1.886e-12	Hipoalometría
Acab M	0.951 (0.841±1.075)	0.887	3.01e-16	Isometría
Acab H	0.845 (0.707±1.011)	0.676	1.393e-11	Isometría
Lfem M	0.867 (0.737±1.021)	0.80	2.293e-12	Isometría
Lfem H	0.871 (0.695±1.092)	0.477	2.962e-07	Isometría
Ltib M	0.874 (0.773±0.988)	0.888	2.764e-16	Hipoalometría
Ltib H	0.882 (0.731±1.063)	0.644	1.0e-10	Isometría
Lbzo M	0.912 (0.724±1.148)	0.596	1.421e-07	Isometría
Lbzo H	1.024 (0.816±1.285)	0.472	3.624e-07	Isometría
Labzo M	0.879 (0.739±1.046)	0.772	1.753e-11	Isometría
Labzo H	1.008 (0.823±1.235)	0.580	3.01e-09	Isometría
Ltrnc M	1.047 (0.872±1.257)	0.749	7.914e-11	Isometría
Ltrnc H	1.30 (1.125±1.501)	0.79	1.777e-15	Hiperálometría
Acol M	1.30 (1.081±1.563)	0.743	1.152e-10	Hiperálometría
Acol H	1.784 (1.455±2.188)	0.576	3.666e-09	Hiperálometría
Lcol M	1.127 (0.921±1.379)	0.842	3.165e-08	Isometría
Lcol H	0.841 (0.618±1.143)	0.399	3.152e-04	Isometría
Peso M	3.034 (2.739±3.360)	0.922	2.22e-16	Isometría
Peso H	3.249 (2.867±3.681)	0.842	2.22e-16	Isometría

En ambos sexos existe un crecimiento hipoalométrico del largo de la cabeza (Cuadro 8, Fig. 10A), en concordancia con esto, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias sexuales estadísticamente significativas (cociente = 2.07, $gl = 1$, $p = 0.15025$). Para el ancho de la cabeza existe un crecimiento isométrico en ambos sexos (Cuadro 8, Fig. 10B), de la misma forma, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 1.179, $gl = 1$, $p = 0.27766$).

En ambos sexos el crecimiento de la longitud del fémur fue isométrico (Cuadro 8, Fig. 10C), en concordancia, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 0.001412, $gl = 1$, $p = 0.97003$). Para la longitud de la tibia los machos presentaron hipoalometría, mientras que en las hembras el crecimiento fue isométrico (Cuadro 8, Fig. 10D); a pesar de lo anterior, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias significativas (cociente = 0.5088, $gl = 1$, $p = 0.47564$).

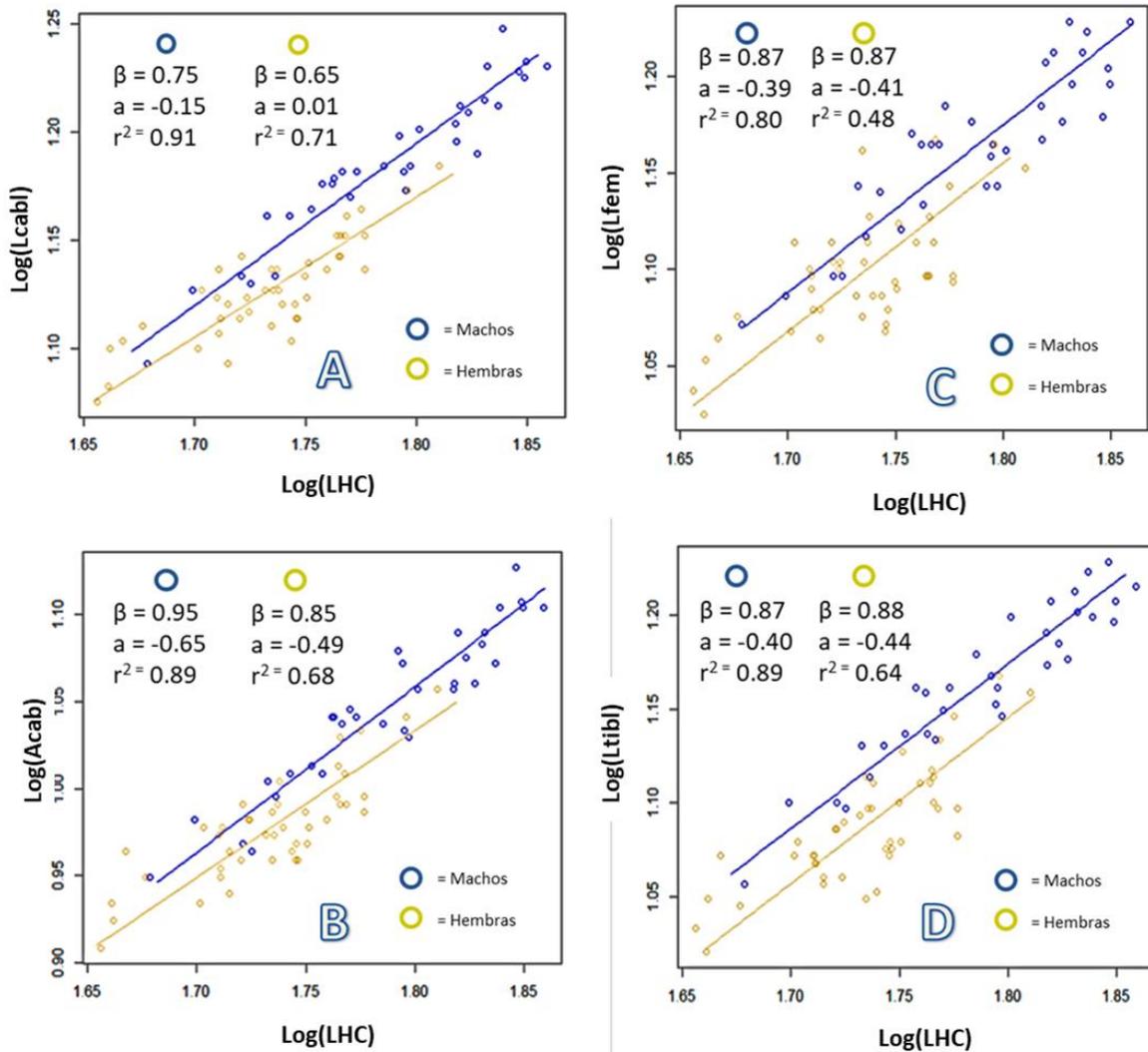


Figura 10. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las cuatro primeras variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para machos (círculos azules) y hembras (círculos amarillos) adultos de *S. variabilis*. A) Largo de la cabeza (Lcab), B) ancho de la cabeza (Acab), C) longitud del fémur (Lfem) y D) longitud de la tibia (Ltib).

El crecimiento de la longitud del brazo fue isométrico en ambos sexos (Cuadro 8, Fig. 11A), asimismo, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas en las pendientes alométricas involucradas (cociente = 0.5088, $gl = 1$, $p = 0.47564$). La longitud del antebrazo tampoco mostró alometría en ambos sexos (Cuadro 8, Fig. 11B), y en consistencia, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 1.037, $gl = 1$, $p = 0.30843$).

En los machos, el crecimiento relativo de la longitud del tronco fue isométrico, mientras que en las hembras escaló positivamente con la longitud hocico-cloaca (Cuadro 8, Fig. 11C); a pesar de lo anterior, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 3.409, $gl = 1$, $p = 0.064831$). Para el ancho de la cola de ambos sexos

existe un crecimiento hiperalométrico, sin embargo, el análisis de igualdad de pendientes mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 5.161, $gl = 1$, $p = 0.023103$); a pesar de que ocurren diferencias sexuales significativas entre las trayectorias del crecimiento de esta estructura, contrario al dimorfismo expresado, en el que los machos tienen colas más anchas, son las hembras las que poseen una pendiente alométrica más pronunciada (Cuadro 8, Fig. 11D).

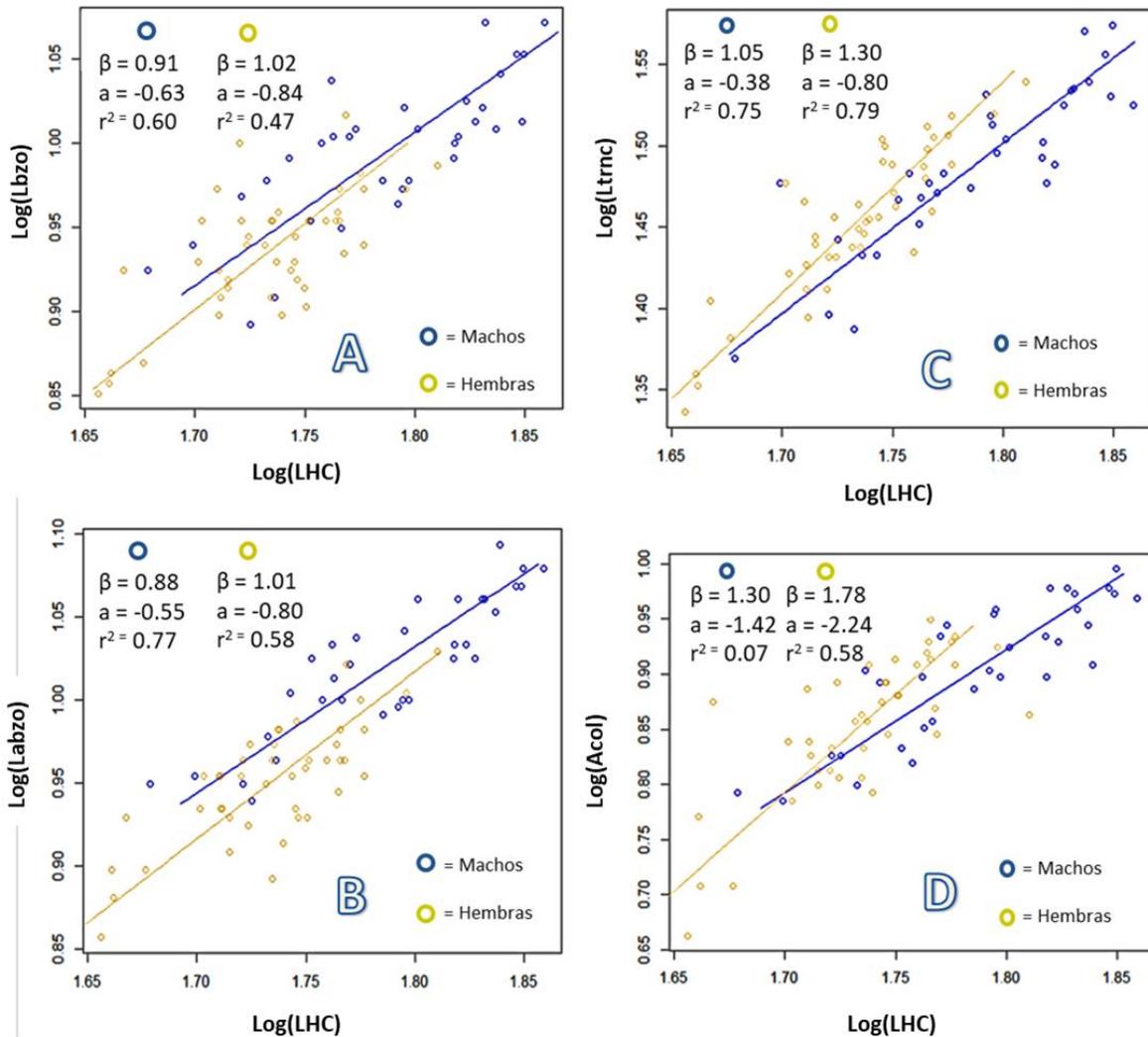


Figura 11. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las siguientes cuatro variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para machos (círculos azules) y hembras (círculos amarillos) adultos de *S. variabilis*. A) Longitud del brazo (Lbzo), B) longitud del antebrazo (Labzo), C) longitud del tronco (Ltrnc) y D) ancho de la cola (Acol).

En ambos sexos el crecimiento del largo de la cola fue isométrico (Cuadro 8, Fig. 12A), así mismo, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 2.538, $gl = 1$, $p = 0.1111$). Con respecto al peso corporal, ninguno de los sexos presentó

alometría (Cuadro 8, Fig. 12B), de la misma manera, el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente significativas (cociente = 0.7201, $gl = 1$, $p = 0.39613$).

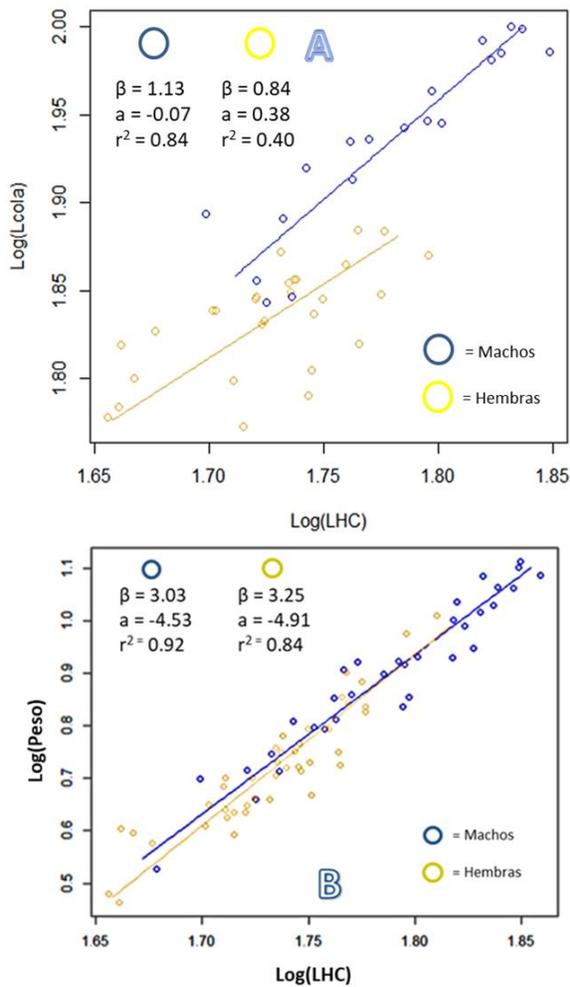


Figura 12. Regresiones lineales por ejes mayores reducidos entre las dos últimas variables dependientes examinadas y la longitud hocico-cloaca (LHC) para machos (círculos azules) y hembras (círculos amarillos) adultos de *S. variabilis*. A) Largo de la cola (Lcol), B) Peso corporal (Peso).

Discusión

Dimorfismo sexual en tamaño y forma

Al igual que en los estudios previos que han analizado el dimorfismo sexual en diferentes poblaciones de *Sceloporus variabilis*, la población de Orizaba, Veracruz presentó dimorfismo sexual en tamaño (DST); en el cual los machos son el sexo más grande, además de ser más pesados que las hembras. No es raro que esta especie presente dicha dirección del DST, considerando que en la mayoría de las familias de lagartos predominan especies en las que los machos son el sexo más grande (Cox *et al.*, 2007; Cox *et al.*, 2009) y la familia Phrynosomatidae no es la excepción, ya

que aproximadamente más de la mitad de las especies que la conforman exhiben esta dirección en el DST (Cox *et al.*, 2007; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017). El mayor tamaño corporal de los machos en comparación con el de las hembras es común en especies territoriales o agresivas, debido a que el tamaño corporal grande representa una ventaja en los encuentros agonísticos entre machos por la defensa del territorio (Cox *et al.* 2003). Dada la preponderancia de la dirección del DST antes mencionada dentro la familia Phrynosomatidae y dentro el género *Sceloporus* en particular (Fitch, 1978; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), y a que se ha sugerido que el ancestro común de las especies de *Sceloporus* era territorial y defendía la mayor parte de su ámbito hogareño (Sheldahl y Martins, 2000), la presencia de DST, en el cual los machos son el sexo más grande, dentro del grupo *variabilis*, el cual ha perdido gran parte de su comportamiento agresivo (Sheldahl y Martins, 2000), puede ser en parte filogenéticamente heredado.

Además de presentarse variación en la dirección en que ocurre el DST entre las especies de lagartos, también hay una variación notable en el grado en que este se presenta (Cruz-Elizalde *et al.*, 2020). En particular en aquellas especies en las que los machos son el sexo de mayor talla, el grado de dimorfismo varía desde diferencias apenas perceptibles, hasta casos en los que índice de Lovich y Gibbons alcanza valores por arriba de -0.5 a -0.6 (Cox *et al.*, 2007), esto quiere decir que los machos son hasta 1.5 veces más grandes que las hembras. En la población de la localidad de Orizaba, Veracruz el índice obtenido es de -0.134 , lo cual la ubica entre las especies con dimorfismo sexual poco pronunciado. En particular en las lagartijas del género *Sceloporus* los índices más grandes son de alrededor de -0.39 , si bien en muchas especies el valor es marcadamente bajo (>-0.1) (Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), de este modo, se puede considerar que la población de *S. variabilis* estudiada presenta un DST moderado. Las diferencias en el grado del DST entre las especies de dicho género pueden atribuirse a diferencias del hábitat, variación en la presión de depredación y falta de territorialidad o competencia interespecífica (Cruz-Elizalde *et al.*, 2017). Por otro lado, el grado de dimorfismo obtenido en la población estudiada sugiere que debe haber presiones selectivas, sexuales y/o naturales, que favorezcan su expresión.

Aunque existe un patrón generalizado en el DST de *Sceloporus variabilis*, en el que los machos son el sexo más grande, el grado en que éste se presenta entre las poblaciones es variable. Lo anterior se ve evidenciado en el trabajo de Cruz Elizalde *et al.* (2017), quienes estudiaron el dimorfismo sexual de esta especie en dos poblaciones del estado de Veracruz y una del estado de Hidalgo, obteniendo los siguientes valores del índice de Lovich y Gibbons por población: -0.161 en Cerro azul, Veracruz, -0.173 en Alvarado, Veracruz y -0.074 en Metztitlán, Hidalgo. No es raro que exista variación en el grado de DST entre las poblaciones del estudio antes mencionado, así como entre éstas y la población de Orizaba, Veracruz, ya que las especies con amplio rango de distribución pueden mostrar variaciones en los patrones de DST, tanto en dirección, como en el grado en que este se presenta (Cruz Elizalde *et al.*, 2020).

Como demuestran los estudios de la biología reproductiva y de dimorfismo sexual de *Sceloporus variabilis*, los individuos de las poblaciones estudiadas alcanzan la madurez sexual a diferentes tallas, así como también se presentan diferencias en las tallas máximas a las que crecen. Estos rasgos pueden influir en las diferencias en el grado en que se presenta el DST, con los machos

siendo el sexo más grande, ya que factores próximos en la expresión del DST como lo son las diferencias en las tasas de crecimiento y las diferencias en el momento de la madurez sexual, en especies con crecimiento continuo después de alcanzar la madurez, son responsables del grado y la dirección del DST exhibido (Gibbons y Lovich, 1990; Stamps, 1993), así como también lo son variaciones en la distribución de la edad adulta de los sexos (Stamps, 1993) y diferencias en las tasas de depredación entre poblaciones (Gibbons y Lovich, 1990).

En esta población de *Sceloporus variabilis* no solo los machos son el sexo con mayor tamaño corporal y peso, sino que también todas sus estructuras morfométricas son más grandes que las de las hembras. Resultados similares se han encontrado en otras especies del mismo género, por ejemplo en *S. aeneus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2016) y *S. palaciosi* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2019). Así como en otras poblaciones de *S. variabilis*, donde los machos poseen la mayoría de las estructuras evaluadas de mayor tamaño que las de las hembras (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Cruz-Elizalde *et al.*, 2017).

La cabeza es una de las estructuras que con mayor frecuencia presenta diferencias sexuales entre los lagartos (Olsson *et al.*, 2002). En la población de estudio se encontró que los machos poseen la cabeza más larga y más ancha en comparación con la de las hembras y concuerda con lo observado en algunas poblaciones de la misma especie, en las que se han encontrado diferencias en el largo y ancho de esta estructura (Cruz-Elizalde *et al.*, 2017) o solo en el ancho (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). Dichas diferencias en el tamaño de la cabeza pueden deberse de manera indirecta a la selección intrasexual, ya que a pesar de que no se detectó comportamiento territorial en la población de estudio, se ha sugerido que el ancestro común de las especies de *Sceloporus* era territorial (Sheldahl y Martins, 2000) y la estructura en mención está involucrada de manera directa durante los combates, de modo que los machos con cabezas más grandes tienen mayor acceso a las hembras (Vitt y Cooper, 1985; Schwarzkopf, 2005); por lo tanto, la cabeza más grande de los machos puede ser en parte filogenéticamente heredada. Otra posibilidad es que este rasgo haya evolucionado para facilitar el agarre de las hembras por parte de los machos durante el apareamiento (Fairbairn, 2016), ya que durante las salidas de campo se pudo observar en varias ocasiones que los machos sujetaban a las hembras de la base de la cabeza y forcejeaban con ellas durante dicha actividad.

La mayor longitud por parte de los machos en todas las estructuras analizadas que conforman las extremidades concuerda parcialmente con lo reportado para otras especies del género (Ramírez-Bautista *et al.*, 2016; Ramírez-Bautista *et al.*, 2019) y para otras poblaciones de la misma especie, donde únicamente se encontraron diferencias en el largo de la tibia (Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Cruz-Elizalde *et al.*, 2017) o en el antebrazo y las extremidades posteriores (Cruz-Elizalde *et al.*, 2020). Y puede haber evolucionado para brindarles mayor velocidad en comparación con las hembras, ya que el tamaño de las extremidades posteriores está directamente relacionado con la velocidad de los organismos (Losos, 1990), y los machos pueden requerir de mayor velocidad durante la persecución de las hembras para el apareamiento y en el escape de los depredadores; dado que son los machos quienes están más expuestos a la depredación mientras defienden su territorio de otros congéneres (Butler y Losos, 2002). Otra causa por la que el dimorfismo de estas

estructuras pudo haber evolucionado, es para el combate por la defensa del territorio, ya que las extremidades anteriores y posteriores más grandes incrementan la capacidad de esfuerzo de los lagartos (Brandt *et al.*, 2016) y dichas estructuras están involucradas en los combates (Butler y Losos, 2002).

El tronco es una de las dos estructuras que presenta diferencias sexuales con mayor recurrencia entre los lagartos, generalmente las hembras son las que poseen mayor tamaño relativo de dicha estructura (Olsson *et al.*, 2002) y su presencia se asocia a la selección natural favoreciendo el tamaño grande del tronco de las hembras para poder almacenar un mayor número de crías (Kuo *et al.*, 2009). Aunque en otras especies del mismo género (ej. *S. grammicus*, Díaz-Ortega, 2016; *S. megalepidorus*, González-Ruíz, 2014) y en una de las tres poblaciones de la misma especie en donde se evaluaron las diferencias sexuales de dicha estructura (Cruz-Elizalde *et al.*, 2020), las hembras tuvieron mayor tamaño relativo del tronco en comparación con los machos, en la población de estudio ocurre lo contrario; esto puede deberse quizá a que otra presión selectiva ejerce una fuerza mayor en el tronco de los machos, por lo que el efecto de la selección natural favoreciendo el tronco más grande en las hembras se ve opacado.

Otra estructura que con frecuencia presenta diferencias sexuales en los lagartos es la cola y generalmente los machos son quienes poseen mayor longitud relativa de esta estructura (Barbadillo y Bauwens, 1997; Kratochvil *et al.*, 2003). Aunque en esta especie no existen estudios previos donde se evalúen las diferencias sexuales en dicha estructura, los estudios realizados en otras especies del mismo género han encontrado que los machos poseen mayor longitud relativa de la cola (Arriaga-Nava, 2013; García-Reyes, 2014; González-Ruíz, 2014), además de ser más ancha en su base (Arriaga-Nava, 2013). La mayor longitud y ancho de la cola por parte de los machos de la población estudiada puede deberse a que como se mencionó anteriormente, los machos están más expuestos a la depredación y las colas más largas pueden mejorar sus habilidades de escape (Barbadillo y Bauwens, 1997); la mayor proporción de colas regeneradas por parte de los machos adultos en esta población (33.4%) en comparación con las hembras (23.3%) puede proporcionar evidencia indirecta de la mayor depredación por parte de los machos (Vitt *et al.*, 1977; Vitt y Cooper, 1983). Otra causa posible del dimorfismo encontrado en la estructura en mención puede deberse a que los órganos copuladores masculinos limitan la autotomía en la base de la cola, por lo que la parte autotómica de los machos es más grande para compensar la limitante impuesta por dichos órganos (Barbadillo *et al.*, 1995) o debido a que los machos del presente estudio poseen todas estructuras corporales más grandes en comparación con las hembras, la mayor longitud de la cola podría ser un requisito biomecánico como contrapeso eficiente durante la locomoción (Barbadillo *et al.*, 1995).

A pesar de que los sexos se separan claramente al graficar los dos primeros componentes principales (fundamentalmente porque los machos presentan valores más grandes a través del cp1), existe superposición entre los sexos; lo cual indica que en la población estudiada se pueden encontrar machos y hembras con características similares. Esto es de esperarse debido a que los sexos comparten gran proporción de su genoma y a que los factores ecológicas y fisiológicas pueden generar restricciones en la evolución del DS (Cox y Calsbeek, 2009).

Se conoce poco acerca de la biología de *S. variabilis*, y en particular no se sabe nada de la población de Orizaba, Veracruz. Los machos de esta especie exhiben parches ventrales de color rosa en lugar de azules como en otras especies territoriales del género (ej. *S. jarrovi*, Ruby y Baird, 1994; *S. minor*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2014) y no es claro si hay competencia intraespecífica de los machos por el acceso a las hembras. Evidentemente, es necesario realizar estudios dirigidos sobre su comportamiento social y reproductivo, y analizar su relación con el DS antes de juzgar el papel de la selección natural o sexual en la manutención de las diferencias en el tamaño y forma corporal de los machos y hembras de esta y otras poblaciones estudiadas previamente.

Diferencias sexuales en las relaciones alométricas de las estructuras dimórficas

La ocurrencia de diferencias entre los patrones de crecimiento alométricos de machos y hembras, en una o más estructuras corporales, es el factor próximo que origina el dimorfismo sexual en la forma del cuerpo (Buttler y Losos, 2002). Sin embargo, aunque en el presente estudio se encontraron diferencias sexuales estadísticamente significativas en las trayectorias de crecimiento del ancho de la cola, éstas no parecen tener relación con el dimorfismo sexual exhibido en dicha estructura, pues en base a las pendientes alométricas, se esperaría que las hembras tuvieran colas más anchas y son los machos quienes poseen mayor longitud de dicha variable corporal, lo que sugiere que el dimorfismo sexual de esta estructura (y por lo tanto de la forma del cuerpo) puede estar presente desde estadios anteriores del desarrollo (Leal-Villanueva, 2016).

En el caso de las estructuras en las que ambos sexos mostraron crecimiento alométrico, el dimorfismo sexual en la forma del cuerpo puede surgir debido a que los dos sexos crecen hasta tallas asintóticas diferentes (Kuo *et al.*, 2009). Esta parece ser la causa del dimorfismo sexual en la única estructura que presentó hiperalometría en ambos sexos (Acol), pues de acuerdo con lo mencionado por los autores anteriores, las hembras, que son el sexo más pequeño, presentaron dichas estructuras de menor tamaño relativo. Por otro lado, contrario a lo esperado para la única estructura que presentó hipoalometría en ambos sexos (Lcab), los machos, que son el sexo de mayor talla, presentaron mayor longitud relativa de ésta, lo cual indica que otros factores están presentes en el desarrollo del dimorfismo sexual exhibido en la estructura en mención.

No existen estudios previos en *Sceloporus variabilis* donde se evalúen las diferencias sexuales en las trayectorias de crecimiento de las estructuras corporales sexualmente dimórficas. Sin embargo existen estudios en otras especies del mismo género en las que se han evaluado estas diferencias, por ejemplo en *S. anahuacus* (Arriaga-Nava, 2013), *S. gadoviae* y *S. torquatus* (García-Reyes, 2014), *S. megalepidurus* (González-Ruíz, 2014) y *S. grammicus* (Díaz-Ortega, 2016), los cuales han demostrado que la ocurrencia de diferencias entre las trayectorias de crecimiento de las estructuras dimórficas solo explica en algunas ocasiones el desarrollo de dicho dimorfismo.

Las trayectorias de crecimiento entre jóvenes y adultos no variaron en la mayoría de las estructuras corporales, sin embargo, se presentó un incremento en las trayectorias del ancho de la cabeza y del ancho de la cola en los adultos de ambos sexos, así como en la trayectoria de la longitud del tronco de las hembras. Por otro lado, los jóvenes presentaron un crecimiento más rápido de la longitud del fémur y del largo de la cola (estructuras involucradas directamente en el

escape de los depredadores) en comparación con ambos sexos, así como de la longitud de la tibia únicamente en comparación con los machos. Las diferencias presentes en las trayectorias de crecimiento de adultos y jóvenes posiblemente se deban a la variación en los requerimientos de los organismos en diferentes etapas del desarrollo (ej. Pough, 1973; Vitt, 2000).

Ambos sexos mostraron hipoalometría en el largo de la cabeza e indica que el incremento de dicha estructura es lento en comparación con el aumento del tamaño corporal. Este patrón en el incremento del largo de la cabeza en ambos sexos se ha observado en otras especies del género (ej. *Sceloporus anahuacus*, Arriaga-Nava, 2013; *Sceloporus torquatus*, García-Reyes, 2014; *Sceloporus megalepidurus*, González-Ruíz, 2014; *Sceloporus grammicus*, Díaz-Ortega, 2016). Los jóvenes también presentaron crecimiento hipoalométrico en dicha estructura, por lo tanto, no parece que diferentes trayectorias de crecimiento del largo de la cabeza en distintas etapas del desarrollo, ni entre los sexos, jueguen un papel en la expresión del dimorfismo sexual, posiblemente las diferencias sexuales en esta estructura estén dadas desde el nacimiento o se deban a diferentes trayectorias de crecimiento entre organismos jóvenes (Anzelmo *et al.*, 2012).

El ancho de la cabeza mostró crecimiento isométrico para ambos sexos, este patrón de crecimiento del ancho de la cabeza en ambos sexos no se ha observado en otras especies del mismo género, únicamente se ha observado isometría de esta estructura en los machos de una población de *Sceloporus grammicus* localizada en el estado de Morelos (Díaz-Ortega, 2016), los jóvenes por otro lado mostraron hipoalometría. El incremento en la velocidad de crecimiento de esta estructura durante la etapa adulta, puede resultar en parte, debido a que los machos necesitan cabezas más grandes para el combate durante la defensa del territorio de otros congéneres (Vitt y Cooper, 1985); esta idea es apoyada por la hipótesis de alometría funcional, la cual menciona que en las estructuras corporales usadas de manera directa en combate se espera que se presente este tipo de crecimiento (Rodríguez y Eberhard, 2019). Por otro lado, un cambio en la dieta entre diferentes etapas de desarrollo también puede ser responsable del incremento en la velocidad de crecimiento del ancho de la cabeza (ej. Pough, 1973; Paulissen, 1987; Durstche, 2004), un estudio de la dieta de la población analizada ayudaría a dilucidar esta cuestión. A pesar de ocurrir un incremento de la velocidad en las trayectorias de crecimiento de los adultos, estas no mostraron diferencias entre los sexos, por lo que se recomienda analizar un mayor número de organismos jóvenes, para poder determinar si el dimorfismo sexual en esta estructura ocurre debido a diferencias en las trayectorias de crecimiento durante esta etapa del desarrollo o está dado desde el nacimiento.

El patrón de crecimiento isométrico del largo del fémur mostrado por ambos sexos no se ha observado en otras especies del mismo género, sin embargo, sí se ha observado este tipo de crecimiento en dicha estructura en los machos de *Sceloporus grammicus* (Díaz-Ortega, 2016) y *Sceloporus gadoviae* (García-Reyes, 2014). Los jóvenes presentaron hiperalometría en esta estructura, lo que indica que el crecimiento más rápido de la estructura en mención en los organismos jóvenes puede estar asociado a una mayor tasa de depredación durante dicha etapa del desarrollo, de modo que el incremento más rápido de la longitud del fémur representaría una ventaja al momento de escapar de los depredadores, al menos hasta llegar a la edad adulta, donde

posiblemente la depredación sea menor como en otras especies de lagartos (ej. Polis y Myers, 1985; James, 1991). Ya que no se presentaron diferencias significativas entre las trayectorias de crecimiento de esta estructura entre machos y hembras adultas, éstas no juegan un papel en la expresión del dimorfismo sexual; por lo que se recomienda analizar un mayor número de organismos jóvenes en estudios posteriores para determinar si la expresión del DS de esta estructura se debe a diferentes trayectorias de crecimiento entre los sexos en esta etapa del desarrollo o si dichas diferencias son de origen prenatal.

Los machos presentaron crecimiento hipoalométrico para longitud de la tibia, mientras que las hembras mostraron isometría. Este patrón no había sido registrado en otras especies del mismo género, por otro lado, los jóvenes presentaron crecimiento isométrico al igual que las hembras. Esto parece contradecir la idea de que los machos desarrollarán tibias más largas, teniendo en cuenta que esta estructura se relaciona directamente con la velocidad de los organismos (Losos, 1990) y los machos requieren mayor velocidad que las hembras para la persecución de las últimas o para escapar de los depredadores, debido a que son más susceptibles a la depredación (Butler y Losos, 2002). A pesar de encontrarse diferencias sexuales en las tasas de crecimiento del largo de la tibia, éstas no son estadísticamente significativas ($p = 0.476$), por lo que se espera que el dimorfismo sexual en dicha estructura se deba a diferentes trayectorias de crecimiento de los jóvenes o estén presentes desde el nacimiento (Anzelmo *et al.*, 2012).

El crecimiento isométrico mostrado por ambos sexos en la longitud del brazo y la longitud del antebrazo indica que las estructuras mencionadas aumentan a velocidades similares que el tamaño corporal. El patrón de crecimiento isométrico de cada una de estas estructuras para ambos sexos, no ha sido encontrado en otras especies del mismo género, solo se había observado isometría en el largo del antebrazo de los machos de *Sceloporus gadoviae* (García-Reyes, 2014). Los organismos jóvenes también presentaron crecimiento isométrico para cada una de las estructuras mencionadas anteriormente, por lo que no parece que diferentes trayectorias de crecimiento de dichas estructuras en distintas etapas del desarrollo, ni entre los sexos, sean responsables de la expresión del dimorfismo sexual. Posiblemente las diferencias sexuales en estas estructuras estén dadas desde el nacimiento o se deban a diferentes trayectorias de crecimiento entre los sexos en etapa juvenil.

Los machos mostraron crecimiento isométrico en la longitud del tronco, mientras que las hembras exhibieron hiperalometría en dicha estructura, este patrón también se reportó en una población de *Sceloporus megalepidorus* localizada en el estado de Puebla (González-Ruíz, 2014). Los jóvenes por su parte presentaron crecimiento isométrico en dicha estructura, por lo que el cambio aparente en las trayectorias de crecimiento de esta estructura (que solo ocurre en las hembras) puede deberse a que éstas requieran un mayor volumen abdominal para almacenar mayor número de crías (Kuo *et al.*, 2009). Dado que el análisis de igualdad de pendientes no mostró diferencias estadísticamente entre los sexos ($p = 0.065$), se recomienda analizar un mayor número de jóvenes para determinar si diferentes trayectorias de crecimiento en esta etapa son responsables de la expresión del dimorfismo sexual o si éste es de origen prenatal.

Aunque ambos sexos mostraron hiperalometría en el ancho de la cola (patrón que no ha sido observado en otras especies del mismo género), existen diferencias estadísticamente significativas entre sus pendientes ($p = 0.023$); para las cuales, las hembras presentan una pendiente más pronunciada. Por otro lado, los jóvenes presentaron crecimiento isométrico en dicha estructura, por lo que el cambio de las tasas de crecimiento entre la etapa juvenil y adulta, se debe quizá al incremento del tamaño de los órganos reproductores que ocurre al alcanzar la madurez sexual (ej. Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014; Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016). A pesar de que ocurren diferencias sexuales estadísticamente significativas en las trayectorias de crecimiento del ancho de la cola, éstas no parecen jugar un papel en la expresión del DS, ya que de acuerdo con las pendientes alométricas, se esperaría que las hembras tuvieran colas más anchas que los machos y en la población de estudio los machos presentaron mayor longitud de dicha estructura. Por lo tanto, se recomienda analizar un mayor número de organismos jóvenes en estudios posteriores para determinar si el dimorfismo sexual del ancho de la cola surge debido a que machos y hembras poseen trayectorias de crecimiento diferentes en esta etapa del desarrollo o si es de origen prenatal.

Ambos sexos presentaron crecimiento isométrico en el largo de la cola, patrón que había sido reportado previamente en una población de *Sceloporus gadoviae* del estado de Puebla (García-Reyes, 2014). El patrón observado en este estudio parece no guardar relación con la hipótesis de compensación del largo de la cola de los machos, debido a la limitación autotómica impuesta por los órganos copuladores (Barbadillo *et al.*, 1995); ya que bajo dicha hipótesis se esperaría que los machos tuvieran mayores tasas de crecimiento de esta estructura. Por otro lado los jóvenes presentaron crecimiento hiperalométrico; lo cual es de esperarse, ya que durante esta etapa los lagartos son más susceptibles a la depredación (ej. Polis y Myers, 1985; James, 1991) y la mayor longitud de esta estructura puede mejorar las habilidades de escape de los lagartos (Barbadillo y Bauwens, 1997). Se recomienda analizar un mayor número de organismos jóvenes en estudios posteriores para determinar si el dimorfismo sexual de esta estructura surge debido a diferencias sexuales en las trayectorias de crecimiento durante dicha etapa o si es de origen prenatal.

A pesar de que el intervalo de confianza del 95% correspondiente al análisis de ejes mayores reducidos del peso corporal contiene valores mayores a 1, en relaciones de longitud-peso el valor de referencia isométrica es el 3 (Cifuentes *et al.*, 2012). Por lo tanto el crecimiento isométrico mostrado por ambos sexos en el peso corporal indica que este último aumenta a la misma velocidad que el tamaño corporal tanto en machos como hembras; este patrón también se reportó en una población de *Sceloporus torquatus* encontrada en la Ciudad de México (García-Reyes, 2014). Los jóvenes también presentaron isometría en dicha estructura, por lo que no parece que las diferencias en las trayectorias de crecimiento de dichas estructuras entre jóvenes y adultos, ni entre los sexos sean responsables de la expresión del dimorfismo sexual, posiblemente las diferencias sexuales en esta estructura estén dadas desde el nacimiento o se deben a diferentes trayectorias de crecimiento entre organismos jóvenes.

Conclusiones

En consistencia con los estudios previos que han analizado el dimorfismo sexual de *Sceloporus variabilis*, la población de Orizaba, Veracruz mostró dimorfismo sexual en tamaño, en el cual los machos fueron el sexo más grande; así como también dimorfismo sexual en la forma del cuerpo. Para este último, en todas las estructuras que se había encontrado una longitud mayor de los machos en comparación con las hembras en estudios previos, también se encontró dicho patrón en el presente estudio, pero difirió en la longitud del tronco, pues contrario a lo reportado con anterioridad, los machos también presentaron mayor longitud en dicha estructura.

Adicionalmente también se encontraron diferencias sexuales en el largo y ancho de la cola, estructura para la cual los machos presentaron mayor talla y de la que ninguno de los estudios previos había analizado. Los patrones del dimorfismo sexual encontrados en este estudio pueden ser explicados por la selección sexual, ya que el tamaño corporal grande al igual que el de las estructuras corporales de los machos puede proporcionar una ventaja en encuentros agonísticos o puede ser consecuencia de mayores requerimientos de velocidad considerando la historia de vida de los machos, ya que la búsqueda activa de las hembras los hace más vulnerables a la depredación.

El dimorfismo sexual en la forma del cuerpo en la población estudiada no parece desarrollarse debido a diferentes relaciones alométricas de las estructuras corporales entre los sexos durante la edad adulta, ya que aunque se encontraron diferencias significativas en el ancho de la cola, éstas no parecen guardar relación con el dimorfismo sexual exhibido, debido a que en base a las relaciones alométricas se esperaría que las hembras presentaran mayor longitud de la estructura mencionada; por lo tanto, se espera que el dimorfismo sexual surja debido a diferentes patrones de crecimiento entre los sexos antes de la madurez sexual o sea de origen prenatal. Existen cambios en las tasas de crecimiento de algunas estructuras entre los jóvenes y adultos, estos cambios incluyen incrementos en las velocidades de crecimiento de los adultos en algunas estructuras, pero también se presentan mayores tasas de crecimiento en los organismos jóvenes para otras; estas diferencias presumiblemente ocurren debido a diferencias en los requerimientos de los organismos durante distintas etapas del desarrollo.

Referencias

Azelmo M., M. L. Sardi, J. Barbeito-Andrés y H. M. Pucciarelli. 2012. Alometrías ontogenéticas y dimorfismo sexual facial en dos poblaciones humanas modernas. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 14: 89-100.

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.

Barbadillo L. J., D. Bauwens, F. Barahona y M. J. Sánchez-Herráiz. 1995. Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. *Journal Zoology of London* 236: 83-93.

- Barbadillo L. J. y D. Bauwens. 1997. Sexual dimorphism of tail length in lacertid lizards: test of morphological constraint hypothesis. *Journal of Zoology*: 242:473-482.
- Benabib M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8:160-180.
- Berenson M. L. y D. M. Levine. 1996. Estadística básica en administración, conceptos y aplicaciones. Sexta edición. Pearson Educación. México.
- Brambila-Navarrete J. 2006. Métodos y técnicas de manejo y conservación para anfibios y reptiles en campo: análisis, evaluación y aprovechamiento sustentable en México. Consultado en: http://aplicaciones.semarnat.gob.mx/SicoseIntranet/ProductosEsperados/2943_2006_Manual_de_anfibios_y_reptiles.pdf. Citado el 20 de noviembre de 2019.
- Brandt R., F. C. De-Barros, C. Noronha, M. J. Tulli, T. Kohlsdorf. 2016. Sexual differences in locomotor performance in *Tropidurus catalinensis* lizards (Squamata: Tropiduridae) – body shape, size and limb musculature explain variation between males and females. *Biological Journal of the Linnean Society* 118: 598-609.
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511-523.
- Butler M. A., T. W. Schoener y J. B. Losos. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in greater antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54: 259-272.
- 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.
- Cifuentes R., J. González, G. Montoya, A. Jara, N. Ortíz, P. Piedra y E. Habit. 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del Río San Pedro (Cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana (Concepción)* 76: 101-110.
- CONABIO. 2011. GT002 Catálogo de especies encontradas en campo. Editorial CONABIO. México. 27pp.
- Cox R. M., S. L. Skelly y H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptative hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- Cox R. M. y H. B. John-Alder. 2007. Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphism in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica* 63: 245-257.
- Cox R. M., S. L. Skelly y H. B. John-Alder. 2007. The Evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Pp. 38-49. En: Fairbairn D. J., W. U. Blackenhorn y T. Székeley. Eds: Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press. Reino Unido.

- Cox R. M. y R. Caalsbeek. 2009. Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the resolution of intralocust sexual conflict. *The American Naturalist* 173: 176-187.
- Cox R. M., D. S. Stenquist y R. Caalsbeek. 2009. Testosterone, growth and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1586-1598.
- Cox R. M. y R. Calsbeek. 2010. Sex-specific selection and intraspecific variation in sexual size dimorphism. *Evolution* 64: 798-809.
- Cruz-Elizalde R. y A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies amounts populations of the Rose-bellied Lizards *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatydae) from central México. *Ecology and Evolution* 6: 1753-1768.
- Cruz-Elizalde R., A. Ramírez-Bautista y A. Lozano. 2017. Sexual size dimorphism among populations of the rose-bellied lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from high and low elevations in Mexico. *Herpetological Journal* 27: 252-257.
- Cruz-Elizalde R., A. Ramírez-Bautista, L. F. Rosas-Pacheco, A. Lozano y F. de J. Rodríguez-Romero. 2020. Sexual dimorphism in size and shape among populations of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae). *Zoology* 140: 125781.
- Darroch J. N. y J. E. Mosimann. 1985. Canonical and principal components of shape. *Biometrika* 72: 241-252.
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray. Reino Unido.
- Díaz-Ortega, 2016. Variación geográfica en el dimorfismo sexual de tres poblaciones de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dubey S., M. Chevalley y R. Shine. 2011. Sexual dimorphism and sexual selection in a montane scincid lizard (*Eulamprus leuraensis*). *Austral Ecology* 36: 68-75.
- Durstche R. D. 2004. Ontogenetic variation in digestión by the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Physiological and Biochemistry Zoology* 77: 459-470.
- Fairbairn D. J. 2016. Sexual dimorphism. Pp. 105-113. En: Reference Module in Life Sciences. Ed: Encyclopedia of Evolutionary Biology. Elsevier.
- Fitch H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin (USA)* 51: 441-461.
- 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.

Gibbons J. W. y J. E. Lovich. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). Herpetological Monographs 4: 1-29.

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.

Hierlihy C. A., R. García-Collazo, C. B. Chávez-Tapia y F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus spiniferus*: Support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. Salamandra 49: 1-6.

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Orizaba, Veracruz de Ignacio de la Llave. Clave geoestadística 30118.

James C. D. 1991. Population dynamics, demography, and life history of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in central Australia. Herpetologica 47: 194-210.

Jiménez-Arcoz V. H., S. Sanabria-Urbán y R. Cueva-Del Castillo. 2017. The interplay between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Sceloporus* lizards (Squamata:Phrynosomatidae). Ecology and Evolution 7: 905-917.

John-Alder H. B., R. M. Cox y E. M. Taylor. 2007. Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. Integrative and Comparative Biology 47: 258-271.

Johnston G. 2011. Growth and survivorship as proximate causes of sexual size dimorphism in peninsula dragon lizards *Ctenophorus fionni*. Austral Ecology 36: 117-125.

Katsikaros K. y R. Shine. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): The roles of natural and sexual selection. Biological Journal of Linnean Society 60: 39-51.

Kratochvil L., F. Michael, I. Rehark y D. Frynta. 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. Canadian Journal of Zoology 81: 1112-1117.

Krüger O. 2005. The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks, falcons and owls: a comparative study. Evolutionary Ecology 19: 467-486.

Kuo C., Y. Lin y Y. Lin. 2009. Sexual Size Dimorphism in an Agamid Lizard, *Japalura swinhonis* (Squamata: Lacertilia: Agamidae). Zoological Studies 48: 351-361.

Leal-Villanueva I. F. 2016. Dimorfismo sexual en *Plestiodon lynxe* (Squamata: Scincidae), en el municipio de Ixtacamaxitlán, Puebla. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Losos J. B. 1990. The evolution of form and function morphology and locomotor performance in western indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 1189-1203.
- Lovich J. E. y J. W. Gibbons. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Development Aging* 56: 269-281.
- Merkel A. 20 de Octubre de 2019. Climate-data. Recuperado de: <https://es.climate-data.org/location/4698/>
- 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.
- Nali R. C., K. R. Zamudio, C. F. B. Haddad y C. P. A. Prado. 2014. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*: 184-727-740.
- Olsson M., R. Shine, E. Wapstra, B. Uviral y T. Madsen. 2002. Sexual Dimorphism in lizard body shape: The roles of sexual selection and fecundity. *Evolution* 57: 1538 – 1542.
- Paulissen M. A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Chemidophorus sexlineatus*. *Oecologica* 71: 439-446.
- Polis G. A. y C. A. Myers. 1985. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology* 19: 99-107.
- Pough F. H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54: 837-844.
- Ramírez-Bautista A., R. García-Collazo y L. J. Guillette Jr. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female rose-bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal áreas of southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 51: 163-171.
- Ramírez-Bautista A., B. P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde y U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zool. (Stockh)* 95, 397–408.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, R. Cruz-Elizalde, A. Lozano y F. de J. Rodríguez-Romero. 2016. Sexual dimorphism and reproductive traits over time in *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae), based on a population in the Transmexican Volcanic Belt, México. *Salamandra* 52: 197–203.
- Ramírez-Bautista, A., J. W. Sites Jr, J. C. Marshall, R. Cruz-Elizalde, C. A. Díaz-Marín, U. Hernández-Salinas, C. Berriozabal-Islas y A. García-Rosales. 2019. Reproduction and sexual dimorphism in the viviparous lizard *Sceloporus palaciosi* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Trans-Mexican Volcanic Belt, Mexico. *Acta Zoologica* 100: 1-14.

- Ramírez-Morales E. A. 2019. Ecología térmica de una población de lagartija de vientre rosa *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) ubicada en los alrededores de Paso Canoa al norte de Oaxaca. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Rial-Boureta A. y J. Varela-Mallou. 2008. Estadística práctica para la investigación en ciencias de la salud: Ejercicios resueltos con G-Stat. Netbiblo. España 352pp.
- Rodríguez R. L. y W. G. Eberhard. 2019. Why the static allometry of sexually-selected traits is so variable; the importance of function. Integrative and Comparative Biology Symposium: 1-13.
- Ruby D. E. y D. I. Baird. 1994. Intraspecific variation in behaviour: comparison between populations at different altitudes of the lizard *Sceloporus jarrovi*. Journal of Herpetology 28: 70-78.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. F.E.S. Zaragoza y DGAPA (PAPIIT IN217596), 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 (PAPIME PE205407), 307p. (14 capítulos, 2 apéndices). I.S.B.N. 978-607-02-3590-0.
- Schwarzkopf L. 2005. Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). Herpetologica 61: 116-123.
- Sheldahl L. A. y E. P. Martins. 2000. The territorial behavior of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. Herpetologica 56: 469-479.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. Quarterly review of Biology 64: 419 – 461.
- Solís-Zurita C., E. De Luna y González D. 2019. Phylogenetic relationship in the *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) complex based on three molecular markers, continuous characters and geometric morphometric data. Zoologica Scripta 48: 419-439.
- Stamps J. A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. Biological Journal of the Linnean Society 50: 123-145.
- Vitt L. J. 2000. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. Herpetological Monographs 14: 388-400.
- Vitt L. J. y W. E. Cooper Jr. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. Canadian Journal of Zoology 63: 995-1002.
- Vitt L. J. y W. E. Cooper Jr. 1986. Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age-specific differences in costs and benefits. Canadian Journal of Zoology 64: 583–592.

Vitt L. J., J. D. Congdon y N. A. Dickson. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326–337.

Warton D. I., R. A. Duursma, D. S. Falster y S. Taskinen. 2012. SMATR 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257-259.