



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

DIMORFISMO SEXUAL DE UNA POBLACIÓN DE *Sceloporus spinosus* (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE) QUE HABITA EN EL MUNICIPIO DE TEPEYAHUALCO, PUEBLA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G O
P R E S E N T A :
VÍCTOR JESÚS MARTÍNEZ CONTRERAS

DIRECTOR: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
ASESOR: DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO HUGARTE
ASESOR: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
SINODAL: DR. URI OMAR GARCÍA VAZQUEZ
SINODAL: MTRA. GUADALUPE BRIBIESCA ESCUTIA



CIUDAD DE MÉXICO, 2022



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

A la Universidad Nacional Autónoma de México y, particularmente, a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, el haberme brindado la oportunidad de formarme tanto en el ámbito académico, como cultural y social, a través de los años en que acudí a sus aulas desde la educación media superior y superior. Mis experiencias, amistades y conocimientos fueron nutridos en gran medida gracias a la labor que realizan todos los involucrados en dar vida a esta máxima casa de estudios, por tanto, quedo profundamente agradecido por la valiosa oportunidad de formar parte de ella.

Al Dr. Manuel Feria Ortiz, que desde que le conozco se ha mostrado con paciencia para explicar temas académicos y además me ha brindado su confianza, apoyo y amistad los cuales me han permitido comprender más la biología y la vida en general.

A mis sinodales: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández, Dr. Uri Omar García Vázquez y M. en C. Guadalupe Bribiesca Escutia por su tiempo, comprensión y observaciones, elementos que permitieron continuar y enriquecer más este proyecto.

A mi familia, que sin su cariño, apoyo, comprensión, recursos y consejos brindados a lo largo de este gran camino no hubiese sido posible concebir este sueño que parecía tan lejano.

A mi amigo José Cabrera, por siempre estar en las buenas y en las malas.

A Zamy, Christopher, Consu, Dan, Miguel, Lalo, Joshua, Martin, Homs, Azore, Denisse, Casar, Inop, Eliosa, Ale (Cainalito), Robert Noyola, Rox, Jarib, Eder (Ether), Cristian, Aaron, Jorge (Orgullo), Uriel, Mabel, Marianita, Robert (Motorama), Marlene, Dana, Juan, Gaby, Abi, Titch, Sofi, Dylan, Fany, Leslie, Naomi, Carlos-Tzontecomani, Aida, Paloma, Guadalupe, Vane y Javi por los buenos momentos, por su amistad, su apoyo, las salidas, las bromas, las pláticas, las anécdotas, los trabajos en equipo, expos, las prácticas de lab y de campo, por la música, los conciertos y por hacer más divertida y amena mi vida.

A las distintas generaciones de la herpetoband: Yolo, Ariel, Uri, Perry, Issac, Jael, Abel, Alex, Rafa, Omar (Rasta), Itzcóatl, Brenda, Ana, Karina, Damián, Melissa, Jessica y Arantxa por compartir su conocimiento, por brindarme su apoyo cuando no sabía nada, por su ayuda en campo y en el lab, por transmitirme su amor por la biología y sobre todo por su amistad.

A la brigada Cardelinas del Bosque: Azareth, Nat, Shaddai, Lau y Abi por su paciencia, apoyo, compromiso, fraternidad y por permitirme formar parte de su equipo.

DEDICATORIA

Quisiera dedicar este trabajo al niño que en el pasado jugaba con dinosaurios, veía Jurassic Park, leía sci-fi y escuchaba un programa de radio sobre ciencia. Al adolescente que dedicó tiempo de ocio a jugar en el laboratorio y a probar sus habilidades científicas, sé que ambos estarían orgullosos de lo que hemos logrado y también sé que aún falta camino por recorrer.

Así mismo, a todos los docentes que, desde pequeño, en la pubertad y aún en la carrera, creyeron en mí, pusieron su esfuerzo en que entendiera y asimilara las cosas y me brindaron su apoyo moral en los problemas cotidianos de la vida, muchas gracias.

De igual manera, a mi familia, quien ha sido y será un pilar muy importante en mi vida pues me ha concedido el amor, la comprensión, las lecciones y el apoyo necesarios en cada una de las etapas de mi existencia.

A mi mamá: Magdalena Contreras Miranda, quién me ha procurado, me ha consentido y me ha aconsejado de la mejor manera, lo cual agradezco infinitamente pues su ayuda y su amor han sido la semilla para que sea el fruto de su esfuerzo contenido en mi persona hasta lo que soy actualmente, te amo mamá.

A mi papá: Víctor Martínez Zúñiga, quién con su sentido del humor, sus consejos, su apoyo, comprensión y paciencia, ha aportado para convertirme en quién soy y me ha enseñado que con disciplina y esfuerzo todo se puede lograr en la vida, te amo papá.

A mi hermana: Magdalena Michel Martínez Contreras, por todos los momentos que hemos pasado en la vida, los felices, los difíciles y los tristes, agradezco tu paciencia, tu forma de ser y de decir las cosas, me permitieron poner los pies en la Tierra, por explicarme tantos temas académicos y por tu comprensión, gracias Michi.

A mis primos: Rigo, Tayde y Micky quiénes me han apoyado en múltiples etapas de mi vida, muchas gracias.

CONTENIDO

RESUMEN.

INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS.....	4
ANTECEDENTES.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	7
HIPÓTESIS.....	8
MÉTODO.....	8
Zona de estudio.....	8
Especie bajo estudio.....	10
Trabajo de campo.....	11
Trabajo de laboratorio.....	13
Análisis estadístico.....	14
RESULTADOS.....	16
Dimorfismo sexual en tamaño corporal.....	16
Dimorfismo sexual en forma corporal.....	16
Análisis de Componentes Principales.....	17
Diferencias sexuales alométricas.....	20
Ejes Mayores Estandarizados (SMA).....	22
DISCUSIÓN.....	31
Dimorfismo sexual en tamaño.....	31
Dimorfismo sexual en la forma corporal.....	39
Alometría.....	43
CONCLUSIÓN.....	44
REFERENCIAS.....	45

RESUMEN

El dimorfismo sexual abarca aquellas variaciones en los rasgos morfológicos entre machos y hembras de una misma especie. Además, se encuentra ampliamente distribuido en la mayoría de las especies de lagartijas, manifestándose de diversas maneras, como son el dimorfismo sexual en tamaño (DST) y de forma corporal, los cuales surgen tanto por causas próximas (tasas de crecimiento o natalidad) y causas últimas (resultados evolutivos). En el presente estudio se comparó el tamaño y la forma corporal entre hembras y machos de una población de lagartija espinosa endémica de México, *Sceloporus spinosus*, localizada en un área de pastizal y matorral xerófilo, en Tepeyahualco, Puebla. El objetivo fue determinar y describir el dimorfismo sexual tanto en el tamaño como en la forma corporal de una población de *S. spinosus*, así como discutir las causas evolutivas y ontogenéticas que lo originan. Se examinaron 99 organismos adultos, 45 machos y 54 hembras. A cada organismo se le registro su peso y ocho medidas morfométricas: longitud hocico-cloaca (LHC), largo de la cabeza (LCA), ancho de la cabeza (ACA), longitud del fémur derecho (LFED), longitud del brazo derecho (LBRD), largo de la cola (LCO), longitud del tronco (LTR), y longitud de la base de la cola (BCO). De esta manera, se encontró un dimorfismo sexual sesgado significativamente hacia los machos en la población examinada, tanto en el tamaño corporal como en el LCA, el ACA, la LFED, la LBRD, el LCO y la LTR, a excepción de la BCO. Asimismo, los caracteres relevantes en la exhibición de dimorfismo sexual fueron la LHC, PESO, LFED, ACA, LTR y LBRD ya que permitieron una diferenciación entre hembras y machos de acuerdo al Análisis de Componentes Principales. Por otro lado, la mayoría de las relaciones entre las variables morfométricas y el tamaño corporal fueron de tipo isométrico para ambos sexos, únicamente aquellas variables que presentaron una hiperalometría fueron el LCA en machos, la LTR y el PESO en ambos sexos. Asimismo, es común que en lagartijas se encuentre un DST con sesgo masculino, como el exhibido en *S. spinosus*. Debido a que *S. spinosus* exhibe una probable poliginia y territorialidad, así como una coloración conspicua en los machos durante el periodo reproductivo, se propone a la selección sexual como posible causa del DST con sesgo masculino, sin embargo, se requieren de estudios posteriores para evaluar las ventajas de un mayor tamaño corporal en los machos durante la competencia intrasexual, así como la evaluación de hipótesis evolutivas alternativas (selección de fecundidad y de divergencia de nicho trófico intersexual), y ontogenéticas (factores genéticos u hormonales y tasas de crecimiento) que también podrían explicarlo. Por otro lado, la selección sexual también podría actuar favoreciendo en los machos una cabeza más grande como una ventaja durante la

competencia por pareja o el territorio, además, podría actuar para que desarrollen extremidades más alargadas lo cual le permite al macho escapar de sus depredadores si su comportamiento de cortejo los vuelve vulnerables. Otro rasgo de mayor tamaño en machos fue el tronco, el cual posiblemente sea ventajoso para el rendimiento en el desplazamiento, como en aquellas especies que viven en el suelo o en hojarasca. Por otra parte, una mayor longitud de la cola puede ser debida a la selección de fecundidad dado que las hembras asignen más energía a los huevos y no al desarrollo de este rasgo. Por último, las trayectorias alométricas de la LCA, LTR y PESO, fueron importantes en la expresión del dimorfismo sexual en la forma corporal, donde la hiperalometría en la LCA y PESO es interpretada como una consecuencia de la selección sexual y la hiperalometría en la LTR como consecuencia de la selección de fecundidad.

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual concierne a toda aquella diferencia sistemática presente en cualquier rasgo del aspecto físico (ya sea en forma, tamaño u ornamentación) entre machos y hembras de una misma especie. De esta manera, se relaciona exclusivamente con caracteres sexuales secundarios, o también conocidos como rasgos no asociados directamente con la reproducción. Siendo el dimorfismo de carácter morfológico, es posible que éste se encuentre relacionado igualmente con las diferencias sexuales en el comportamiento, la fisiología y de historia de vida (Cox, 2010). A su vez, se halla ampliamente distribuido en la mayoría de las especies de lagartijas (Pinto *et al.*, 2005; Ribeiro *et al.*, 2010) manifestándose en una gran diversidad de maneras, las cuales han sido categorizadas dentro de cinco clases principales (Fairbairn, 2013): dimorfismo de tamaño, de forma corporal, de tamaño y forma en extremidades, de atributos tegumentarios y de coloración. Particularmente, de acuerdo con Cox *et al.* (2003) el dimorfismo sexual en tamaño (DST) es un fenómeno biológico fundamental y ampliamente extendido, donde los individuos de un sexo son de mayor tamaño en comparación con el sexo opuesto para una población o especie definida. Además, su estudio es especialmente importante ya que puede surgir a partir de y promover, a su vez, diferencias en el comportamiento, demografía, historia de vida, fisiología, ecología y evolución de los sexos dentro de una población. Así lo reflejan una gran cantidad de investigaciones realizadas sobre DST con el objetivo de evaluar las hipótesis evolucionistas y de ontogenia que lo originan (Darwin, 1871; Rensch, 1950, 1960; Andersson, 1994; Fairbairn, 1997, 2013; Fairbairn *et al.*, 2007).

Ciertamente, los reptiles se encuentran dentro de los vertebrados en los cuales se ha realizado una nutrida investigación sobre dimorfismo sexual en tamaño, tanto en el pasado como en la actualidad, donde los escamosos, particularmente, figuran como un modelo importante ya que se ha documentado una variación considerable tanto en la dirección como en la magnitud de DST examinada en este grupo (Cox *et al.*, 2007a; Cox *et al.*, 2003). Los primeros estudios de dimorfismo sexual en tamaño sobre reptiles se centraron en el tamaño corporal general y usaron rasgos individuales (peso corporal o longitud hocico-cloaca en la mayoría de los casos) para representar el tamaño corporal total (Stamps, 1993), con un menor énfasis en las extremidades del cuerpo que también poseen importancia ecológica (Kuo *et al.*, 2009). Debido a esto, el dimorfismo sexual de la forma corporal no se estudió extensamente sino hasta la última década del siglo XX y principios del siglo XXI (Malhotra y Thorpe, 1997; Butler y Losos, 2002; Irschick *et al.*, 2005;

Schwarzkopf, 2005), aunque no existe ninguna razón para considerar que sea menos importante que el dimorfismo en tamaño corporal (Butler y Losos, 2002).

Por otra parte, con respecto a las causas que originan el dimorfismo sexual estas pueden ser tanto próximas u ontogenéticas (por ejemplo, diferencias sexuales en tasas de crecimiento o en tasas de natalidad) como últimas (resultados evolutivos) (Stamps, 1993; Cox *et al.*, 2003), sin embargo, es necesario integrar ambas causas para poder explicarlo de una manera más completa (Watkins, 1996; Duvall y Beaupre, 1998; Butler y Losos, 2002). En particular, para el dimorfismo sexual en tamaño, la causa próxima se relaciona con el factor que produce diferencias intersexuales en la tasa de crecimiento, así como las diferencias en las concentraciones de la hormona de crecimiento o las compensaciones en la asignación de energía entre crecimiento y reproducción (John-Alder *et al.*, 2007). Asimismo, la causa próxima que explica el dimorfismo en la forma corporal, es la diferencia intersexual en las trayectorias de crecimiento, analizadas por separado para cada parte del cuerpo, lo cual conduce a diferencias en la apariencia final del individuo adulto (Butler y Losos, 2002).

Ahora bien, desde la perspectiva de las causas últimas existen tres hipótesis, las cuales no son excluyentes entre sí, que explican la evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal (Katsikaros y Shine, 1997). La primera es la selección de fecundidad, la cual es un tipo de selección direccional. De acuerdo a esta hipótesis la selección favorece a las hembras más grandes debido a que tienen un mayor número de descendientes a comparación de las hembras con un menor tamaño. El resultado, en el transcurso de las generaciones, será dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia las hembras, esto es, donde las hembras son el sexo de mayor tamaño. En segundo lugar, el DST puede evolucionar como resultado de la división de recursos alimentarios para evitar la competencia intersexual. En esta hipótesis, debe ocurrir una diferenciación en la morfología de las partes del cuerpo involucradas en la utilización de estos recursos y también debe observarse la partición de los mismos entre los sexos. Por último, el dimorfismo sexual en tamaño puede originarse a consecuencia de la selección sexual ya sea a través de la competencia por parejas o por la elección de pareja; donde los machos evolucionan características morfológicas que mejoran el éxito del apareamiento, mediante una mejor capacidad de lucha contra otros machos o mayores posibilidades de atraer a las hembras (Cooper y Vitt, 1993; Censky, 1997).

De acuerdo a Schwarzkopf (2005) el dimorfismo sexual en tamaño se encuentra a menudo acompañado por la expresión de dimorfismo en la forma corporal. A su vez, el dimorfismo sexual en la forma puede que sea seleccionado de manera directa o indirectamente, como resultado de la distinción que da origen al DST. Así mismo, Schwarzkopf (2005) detectó en *Eulamprus quoyii*, una especie de escíncido sin DST, que a una determinada longitud corporal los machos exhiben una cabeza más ancha que las hembras, extremidades más alargadas, así como una longitud del tronco más corta y mayor masa corporal. Schwarzkopf (2005) concluye que las diferencias intersexuales en la forma de los adultos de *E. quoyii* son similares para las especies que reportan dimorfismo sexual en tamaño, lo cual posiblemente sea explicado debido a que las fuerzas selectivas influyeron en la forma corporal de la misma manera como en aquellas especies que si presentan DST, pudiendo no ser las relaciones alométricas por si solas las responsables del dimorfismo en la morfología en especies con DST.

Por consiguiente, para poder comprender la exhibición del dimorfismo sexual en la forma corporal se han propuesto diversas hipótesis evolutivas para cada uno de los rasgos que exhiben una diferencia intersexual, de esta manera el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza, en el cual los machos exhiben una cabeza más grande en comparación con las hembras puede ser explicado a partir de (i) selección sexual donde los machos se enfrentan, usando su cabeza, en la época de apareamiento para asegurar su éxito reproductivo; (ii) selección para asegurar el éxito de apareamiento, donde los machos someten a las hembras con ayuda de su mandíbula (Andersson, 1994). Otro tipo de expresión del dimorfismo sexual de la forma en reptiles esta dado en una mayor longitud del tronco en las hembras, debido a la selección por un mayor espacio para acomodar a las crías que están en desarrollo (Olsson *et al.*, 2002) aunque también puede ser causado por un incremento en el rendimiento locomotor para desplazarse sobre o alrededor de la camada (Greer, 1989). Por otra parte, el dimorfismo sexual relacionado a las extremidades posteriores (por ejemplo, la longitud de la pierna) es mencionado con menos frecuencia cuando se comparan reptiles machos y hembras que poseen un DST significativo (Butler y Losos, 2002; Malhotra y Thorpe, 1997; Powell y Russell, 1992), sin embargo, los machos tienden a exhibir mayor longitud a comparación de las hembras. De este modo, extremidades más largas tienden a mejorar el desempeño y la velocidad de carrera (Irschick y Losos, 1998; Vitt y Zani, 1996), y las piernas más alargadas permiten que los machos

persigan a las hembras de manera más efectiva durante la cópula. Como lo indican Butler y Losos (2002) patas más largas permiten a los machos evitar el riesgo de depredación si se ven expuestos por su comportamiento durante la época reproductiva. Así como también estas disimilitudes pueden deberse a diferencias ecológicas intersexuales, donde se involucra un uso distinto del hábitat.

Finalmente, y de manera particular, las lagartijas del género *Sceloporus* son notables por presentar un acentuado dimorfismo sexual; donde los machos generalmente tienden a ser más grandes que las hembras (Fitch, 1978), y en la época de reproducción desarrollan diversos patrones de coloración en la región gular, vientre y dorso, que regularmente se asocian con la madurez sexual y el estatus social (Carpenter, 1995; Lemos-Espinal *et al.*, 1996). Asimismo, la coloración también funciona como un signo confiable de la habilidad para obtener alimentos de buena calidad y componentes específicos para desarrollar el color, como carotenoides (Cooper y Greenberg, 1992). Además, esta característica se utiliza para enviar señales hacia machos rivales, desafiar a depredadores potenciales y atraer a las hembras (Whiting *et al.*, 2003).

OBJETIVOS

Objetivo General

- Contribuir al conocimiento del dimorfismo sexual en la población de *Sceloporus spinosus* asentada en la localidad poblana de San Juan de los Llanos.

Objetivos particulares

- Determinar y, en su caso, describir el dimorfismo sexual en el tamaño y forma corporal de una población de *Sceloporus spinosus* ubicada en el sitio de San Juan de los Llanos, Tepeyahualco, Puebla.
- Evaluar la importancia de las trayectorias de crecimiento alométrico en la manifestación de dimorfismo sexual.

ANTECEDENTES

Sceloporus spinosus ha sido estudiada a lo largo del tiempo en diferentes trabajos que abarcan aspectos evolutivos (Wiens *et al.*, 2013; Grummer *et al.*, 2015; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), ecológicos (Quintero-Díaz *et al.*, 2013; Hidalgo-Licona *et al.*, 2016; Torres-Barragán *et al.*, 2020), fisiológicos (Fenton *et al.*, 2014), reproductivos (Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002; Ramírez-Bautista *et al.*, 2012; Méndez de la Cruz *et al.*, 2013) y de dimorfismo sexual (Ramírez-Bautista *et al.*, 2013).

En un trabajo sobre dimorfismo sexual en tamaño corporal en el género *Sceloporus* Fitch (1978) reunió información para 53 poblaciones y encontró una notable variación en el grado de dimorfismo. En un extremo estuvo *S. undulatus elongatus* en donde el cociente “longitud hocico-cloaca de los machos/longitud hocico-cloaca de las hembras” fue 0.887 y en el otro *S. variabilis* cuyo cociente fue 1.239. Como parte de este trabajo midió la longitud hocico-cloaca de 35 ejemplares de *S. spinosus*, 17 machos y 18 hembras, procedentes del estado de Oaxaca que se encontraban alojados en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas. Fitch (1978) no especificó la o las localidades de procedencia de los ejemplares por lo que es posible que provinieran de más de un sitio. Los promedios (\pm desviación estándar) e intervalos de estas medidas fueron 88.29 ± 1.67 (82 – 99) mm y 87.22 ± 1.57 (77 – 96) mm, para machos y hembras respectivamente. Al final de su trabajo, Fitch (1978) concluyó que en 33 de las poblaciones los machos fueron más grandes que las hembras y que en las 20 poblaciones restantes ocurrió lo contrario. Esto indica que Fitch (1978) asumió que en *S. spinosus* los machos fueron más grandes que las hembras. Sin embargo, las longitudes hocico-cloaca promedio fueron similares en ambos sexos y, de acuerdo a la tabla 1 de su trabajo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

Varios años más tarde Valdéz-González y Ramírez-Bautista (2002) publicaron un artículo enfocado en aspectos reproductivos de *S. spinosus* donde proporcionaron datos sobre los tamaños corporales de ambos sexos. Las longitudes hocico-cloaca de machos y hembras fueron 90.4 ± 2.7 (65.7 – 110.5) mm y 87.0 ± 2.5 (60.0 – 112.0) mm, respectivamente. Como ocurrió en el caso de Fitch (1978) para los ejemplares de Oaxaca, las diferencias tampoco fueron significativas. Asimismo, los ejemplares examinados fueron de museo y estuvieron alojados en la Colección Nacional de Herpetología del Instituto de Biología, UNAM. De acuerdo a los autores procedieron de dos localidades distintas, Acajete, ubicada debajo del extremo este-sur del estado de Puebla ($19^{\circ} 7' N$ y $97^{\circ} 57' W$) y Las Minas, que según las coordenadas de los autores ($19^{\circ} 58' N$, $97^{\circ} 23' W$) se encuentra en el norte de Puebla. Estas localidades están en altitudes muy distintas (2254 y 537 m, respectivamente). De este modo, no es claro hasta qué punto la variación geográfica potencial pudo haber afectado sus resultados y lo mismo aplica en el caso del estudio de Fitch (1978).

En un trabajo más reciente, también con enfoque reproductivo, Méndez-de la Cruz *et al.* (2013) publicaron datos sobre el dimorfismo sexual en tamaño de *S. spinosus*. Esta vez los ejemplares fueron recolectados en campo en los alrededores de la laguna La Preciosa, también llamada Las Minas, ubicada en el municipio Guadalupe Victoria, en la parte este-centro del estado de Puebla ($19^{\circ} 22' N$ y $97^{\circ} 23' W$). Méndez-de la Cruz *et al.* (2013) recolectaron 43 machos y 52 hembras de *S. spinosus*. Sus longitudes hocico-cloaca promedio e intervalos de variación fueron 87.5 ± 1.53 (72 – 104) mm y 88.8 ± 1.03 (70 – 102) mm, respectivamente. Las diferencias nuevamente no fueron significativas.

Por otro lado, en un estudio contemporáneo sobre dimorfismo sexual, Ramírez-Bautista *et al.* (2013) examinaron la existencia de dimorfismo en tamaño y forma para una población de *Sceloporus spinosus* ubicada en el municipio Las Lagunas al noreste del estado, en la región de Guadalcázar, San Luis Potosí, ($22^{\circ} 30' N$ y $100^{\circ} 23' W$, con una elevación de 2230 msnm). Ramírez-Bautista *et al.* (2013) obtuvieron una muestra total de 148 ejemplares de *S. spinosus*, donde 85 fueron machos y 63 fueron hembras, con una longitud hocico-cloaca promedio de 94.7 ± 1.9 mm y de 97.2 ± 1.9 mm, respectivamente. Además, machos y hembras presentaron un promedio similar en la longitud de la cabeza (24.3 ± 0.4 mm y 23.9 ± 0.4 mm, respectivamente), ancho de la cabeza (20.0 ± 0.4 mm y 19.5 ± 0.4 mm), longitud del antebrazo (15.6 ± 0.3 mm y 15.7 ± 0.3 mm) y longitud de la

tibia (21.4 ± 0.4 mm y 21.6 ± 0.3 mm). Debido a estos resultados, se determinó que en esta población no existe dimorfismo sexual significativo en el tamaño corporal, en el tamaño de la cabeza y el tamaño de las extremidades posteriores o anteriores. Por lo tanto, los autores sugieren es posible exista una variación en el grado de dimorfismo sexual entre poblaciones de *S. spinosus* como así sucede para las especies del grupo *S. formosus*, grupo cercanamente relacionado al grupo *S. spinosus*.

JUSTIFICACIÓN

Los reptiles escamosos poseen historias de vida extremadamente diversas, las cuales pueden covariar en la misma dirección y magnitud que las fuerzas de selección (e.g. selección sexual), convirtiéndolos en modelos ideales para estudios comparativos (Friesen *et al.*, 2020).

Por consiguiente, dentro de la familia Phrynosomatidae y particularmente en el género *Sceloporus* se requieren de más estudios de contraste, ya que de conformidad con la perspectiva de Dunham y Miles (1985), para reptiles *Sceloporus* es posible que las conclusiones extraídas sobre los rasgos de historia de vida, basadas exclusivamente en los pocos trabajos hechos sobre limitadas especies bien estudiadas del género, podrían encontrarse sesgadas por aspectos de la ecología específica de las especies, sin permitir dilucidar los patrones más extensos característicos del género.

Asimismo, Ramírez-Bautista *et al.* (2012) proponen que el grupo *S. spinosus* podría servir como otro grupo modelo dentro de *Sceloporus* para explorar las causas ecológicas y evolutivas de la variación interpoblacional en los rasgos de historia de vida, y establecen se requieren de más estudios en poblaciones adicionales de *S. spinosus* y *S. horridus* (especie del grupo *S. spinosus*), los cuales son cruciales para determinar el grado de variación geográfica en los rasgos reproductivos, así como la evaluación de la importancia relativa de los factores ambientales y la historia evolutiva en las características de historia de vida dentro del mismo género.

De igual forma y de manera más concreta, Ramírez-Bautista *et al.* (2013), en un trabajo sobre dimorfismo sexual, sugieren que como resultado de su investigación, y en unión con otros estudios que abordan las diferencias intersexuales en *S. spinosus* y en especies de *Sceloporus* cercanamente emparentadas, es posible que exista una variación

en el DST dentro y entre las especies, por lo que se necesita información adicional acerca del DST manifestado en más especies del género y más poblaciones de *S. spinosus* que permita realizar descripciones de mayor amplitud sobre los patrones filogenéticos del dimorfismo sexual en el género *Sceloporus*.

Por último, con respecto a los patrones de variación geográfica en el DST entre poblaciones de una misma especie, obtener información de la población de *S. spinosus* de San Juan de los Llanos podría permitir, como lo indican Corl *et al.* (2010) el desarrollo de análisis comparativos entre poblaciones, los cuales poseen una importancia intrínseca ya que vinculan los procesos microevolutivos dentro de las poblaciones con los patrones de divergencia macroevolutiva entre especies, incluida la formación de especies y la evolución de la diversidad fenotípica.

HIPÓTESIS

Los estudios en *Sceloporus jarrovi* han propuesto que el contexto ambiental puede influir en la expresión del dimorfismo sexual de tamaño corporal (Cox *et al.*, 2006). Es por esto que, al tratarse de una especie cercanamente emparentada, se estima que las poblaciones de *Sceloporus spinosus* exhiban distintos patrones de dimorfismo sexual relacionados a las diferentes condiciones ambientales a las que son expuestas, por lo tanto, se espera que el dimorfismo de la población que se pretende estudiar difiera del encontrado en la población de San Luis Potosí, la única población para la cual se ha estudiado el dimorfismo en tamaño y forma corporal.

MÉTODO

Zona de estudio

Todos los ejemplares de *Sceloporus spinosus* se recolectaron en la localidad de San Juan de los Llanos ubicada en los alrededores del punto definido por las coordenadas 19° 29' 0.75" N y 97° 29' 05.1" W (**Figura 01**). El área de muestreo mide aproximadamente 1.4 km², la cual forma parte del municipio de Tepeyahualco, constituye una planicie de origen lacustre formada por una pequeña cuenca endorreica, al noroeste del estado de Puebla, con una altitud de 2328 msnm. El clima del área es semiseco templado con lluvias en verano (BS1kw), con una precipitación anual de 300 a 700 mm y una temperatura de entre 12 a 16

°C, donde en diciembre se registra la menor cantidad de lluvia en el año con 0.1 mm, mientras que en junio la precipitación promedio es de 3.2 mm, con una diferencia promedio de precipitación entre el mes más seco y el más húmedo de 3.1 mm. Además, la temperatura media mensual varía únicamente en promedio 0.9 °C (**Figura 02**). El tipo de suelo presente es denominado como Solonchak (INEGI, 2009).

La vegetación dominante consta de pastizal mezclado con matorral xerófilo (INEGI, 2009). Entre las especies que componen a la vegetación se encuentran *Opuntia robusta* y *Cylindropuntia imbricata*, ésta última formando cúmulos aislados en los cuales habita nuestra especie de estudio. Además, en el área *S. spinosus* convive con otras especies de reptiles como *Phrynosoma orbiculare*, *Sceloporus megalepidurus*, *Sceloporus scalaris*, *Barisia imbricata* y *Crotalus scutulatus*.

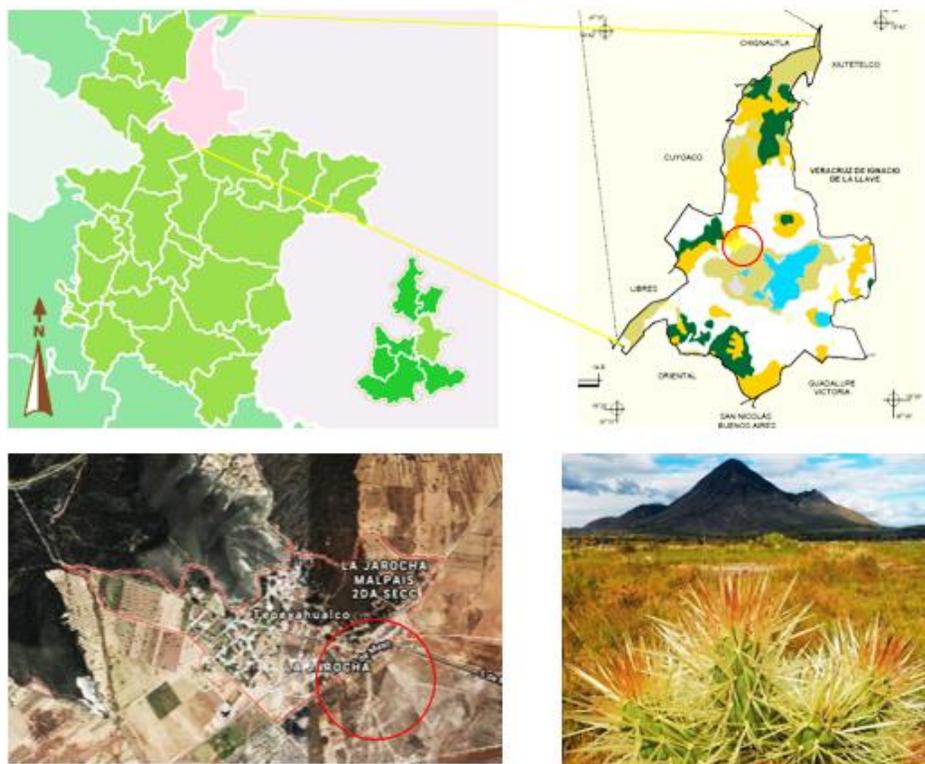


Figura 01. Ubicación geográfica de la zona de estudio. En la parte superior izquierda se puede observar la ubicación del municipio de Tepeyahualco en el estado de Puebla. El círculo rojo en ambos mapas, el de la parte superior derecha y el de la parte inferior izquierda, indica el área de estudio conocida como San Juan de los Llanos. En el costado inferior derecho se observa a *Cylindropuntia imbricata*, la cual sirve de hábitat para *Sceloporus spinosus*.

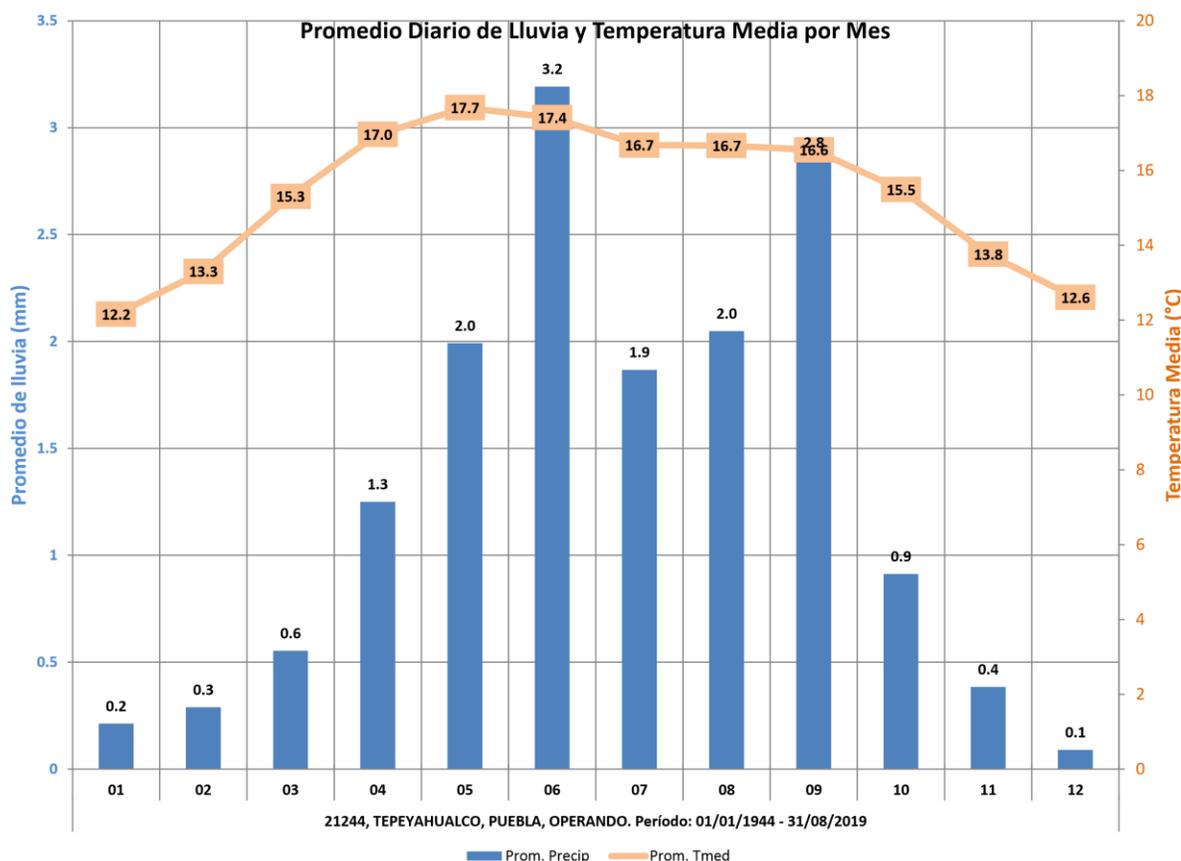


Figura 02. Climograma del municipio de Tepeyahualco, Puebla, donde el promedio mensual de precipitación es exhibido por las barras azules y el gradiente térmico por la línea de color durazno. Tomado de CONAGUA, 2020.

Especie bajo estudio

Sceloporus spinosus (Wiegmann, 1828) es una especie de cuerpo robusto y talla mediana, que puede alcanzar una LHC máxima de 95.0 mm (Hernández-Ibarra, 2005; Ramírez-Bautista *et al.*, 2012). Asimismo, el patrón de coloración de la región dorsal del cuerpo varía de gris a pardo, con líneas claras laterales definidas en los machos, pero poco conspicuas en las hembras; en la región gular los machos presentan barras de color azul, negro o rojo; mientras que, en la región ventral del cuerpo, los machos presentan dos parches de color azul, mezclado con otros colores ya sea verde o naranja a los costados del cuerpo. La región ventral de las hembras es crema, y en la garganta presentan barras de coloración oscura (**Figura 03**) (Hernández-Ibarra, 2005).

Es una especie endémica de México, que ocurre en un rango altitudinal de 1,570 a 2,300 msnm, en los estados de Aguascalientes, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Smith y Taylor, 1966; Hernández-Ibarra, 2005).

Sceloporus spinosus habita en zonas áridas y en pastizales, en los alrededores de bosque de pino, encino y matorral xerófilo. Particularmente en nuestra zona de estudio San Juan de los Llanos, Tepeyahualco, Puebla se le ha observado habitando cúmulos de *Cylindropuntia imbricata*, mismos sobre los cuales lleva actividades de termorregulación y de alimentación. Se alimenta de insectos y otros invertebrados (Hidalgo-Licona *et al.*, 2016), es una especie ovípara, donde el tamaño de la puesta va de 8 a 31 huevos con una media de 18.5 (Valdés-González y Ramírez-Bautista, 2002). Esta especie no está considerada bajo protección especial dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010.



Figura 03. *Sceloporus spinosus*. (a) Macho adulto y (b) Hembra adulta. Fotografía por Julio C. Huitzil M.

Trabajo de campo

Se realizaron un total de seis visitas a la localidad de San Juan de los Llanos en los meses que van de septiembre de 2018 a junio del 2019. Con el apoyo de 6 colectores, los organismos se buscaron en sitios o micro-hábitats dónde eran más frecuentes dentro del área de estudio, los machos y hembras adultas se localizaron habitando comúnmente dentro de pequeños y grandes cúmulos de vegetación compuesta por especies del género *Opuntia* y *Cylindropuntia*; mientras que los organismos jóvenes se hallaron en los límites del área de muestreo, en paredes, concentraciones de material de construcción o rocas (**Figura 04**). Debido a esto, se utilizaron ganchos herpetológicos para su localización, todos

los ejemplares fueron recolectados a mano y de forma sistemática, es decir, se empleó un día de muestreo en la localidad, siendo un total de 10 muestreos en tiempo y espacio (**Figura 05**). Cada uno de ellos se realizó en un intervalo que comprendió desde las 10 – 16 hrs, período de actividad más frecuente para estos reptiles, aunque si las condiciones del tiempo no eran favorables solo se redujo el muestreo en los momentos donde se presentó una mayor concentración de luz solar y temperatura favorable para los organismos. A su vez, estos fueron transportados en contenedores de plástico, con suficiente espacio y ventilación.

Con el fin de evitar registrar datos de organismos ya examinados, una vez capturado, cada ejemplar se diferenció de manera temporal, en la parte ventral del cuerpo, con una combinación de puntos de tres distintos colores, utilizando laca coloreada, o en su defecto con una numeración consecutiva, utilizando un marcador, para poder identificarlos posteriormente en la toma de datos morfométricos. Se registró la fecha, hora, el número de ejemplar, sexo, siempre que fuera posible determinar, y si presentaba cola o no. Cada ejemplar fue devuelto al sitio de muestreo y en su micro-hábitat correspondiente sin ningún daño, una vez registrados los datos corporales.

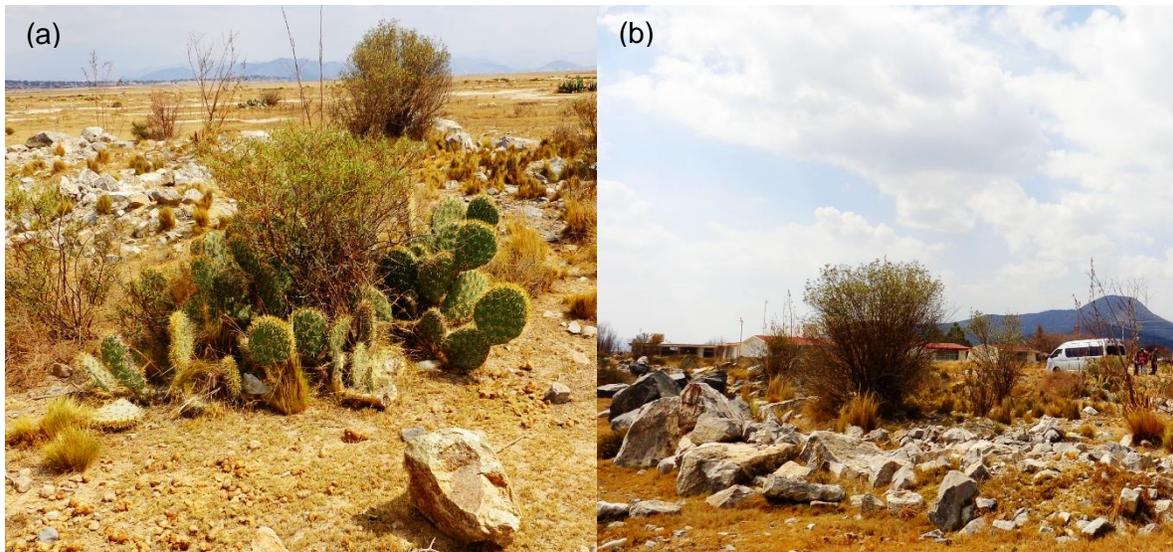


Figura 04. (a) Sitios preferidos por organismos adultos y (b) jóvenes de *S. spinosus*.

Fotografías por Víctor Martínez.



Figura 05. (a) Gancho herpetológico utilizado por Itzcóatl Monroy, colector de apoyo, para la localización de los ejemplares en el área de muestreo. (b) *S. spinosus* macho adulto colectado a mano, donde exhibe parches conspicuos de coloración azul. Fotografías por Víctor Martínez.

Trabajo de laboratorio

Con el propósito de estimar el grado de dimorfismo sexual en la población de San Juan de los Llanos de *Sceloporus spinosus*, para cada ejemplar se tomaron medidas corporales siguiendo a Velasco y Herrel (2007) como: 1) longitud hocico-cloaca (LHC); desde la escama mentoniana, hasta el borde anterior de la cloaca; 2) largo de la cabeza (LCA), desde la escama rostral hasta el occipital; 3) ancho de la cabeza (ACA), desde el borde supra ocular derecho al izquierdo; 4) longitud del fémur derecho, (LFED), desde la ingle a la rodilla; 5) longitud del brazo derecho (LBRD), desde la parte superior del húmero hasta el codo; 6) largo de la cola (LCO), desde el borde posterior de la cloaca hasta su extremo apical; 7) longitud del tronco (LTR), que va desde la parte superior del húmero hasta el fémur; y 8) longitud de la base de la cola (BCO), de extremo a extremo de la cloaca. Se usó un vernier digital Truper® de precisión 0.01 mm.

Por otra parte, para determinar la madurez sexual de los organismos muestreados, se utilizó como guía un trabajo realizado por Méndez-de la Cruz *et al.* (2013) donde se describió el ciclo reproductivo de una población de *S. spinosus*, la cual fue ubicada

aproximadamente a 100 km de San Juan de los Llanos, donde se encontró que machos y hembras alcanzan la madurez sexual a los 72 y 70 mm de LHC, respectivamente. En esa población los ejemplares tienen un tamaño corporal similar al exhibido por los organismos que habitan nuestra zona de estudio. De este modo, se consideró que el tamaño al que los ejemplares de San Juan de los Llanos alcanzan la madurez sexual fue el reportado por Méndez- de la Cruz *et al.* (2013). Por otra parte, su peso fue medido usando una balanza digital USE-ACE® con una precisión de 0.01 g; y se determinó el sexo de acuerdo a la presencia de escamas postcloacales agrandadas en machos y no agrandadas en hembras.

Análisis estadístico.

Para llevar a cabo las pruebas estadísticas, se formaron cuatro grupos: hembras adultas, machos adultos, hembras jóvenes y machos jóvenes. Con los datos de las medidas corporales ya organizados, estos se transformaron a valores logarítmicos base 10, con el fin de mejorar el ajuste a los requerimientos de normalidad y homocedasticidad de las pruebas paramétricas. Para cada grupo se obtuvieron resúmenes estadísticos: promedio, errores estándar e intervalos de variación utilizando el programa Microsoft Excel (2016).

Con el propósito de detectar si existía una diferencia sexual significativa en el tamaño corporal (dimorfismo sexual de tamaño) se realizó una prueba de t de student.

Por otra parte, se efectuó un análisis multivariado de covarianza (ANMUCOVA) para evaluar si existían diferencias sexuales en las dimensiones corporales registradas. Se consideró la LHC como covariada, el sexo como variable categórica y a las dimensiones corporales inspeccionadas como variables de respuesta.

Asimismo, para determinar en qué dimensiones corporales (dimorfismo sexual de forma) se presentaron diferencias sexuales significativas se utilizaron pruebas de contraste posteriores (post hoc) de Bonferroni.

También, se optó por un Análisis de Componentes Principales (ACP), para examinar los datos morfométricos desde una perspectiva multivariada, ya que de acuerdo a Pla (1986) éste análisis permite: 1) generar nuevas variables las cuales pueden expresar la información contenida en la agrupación original de datos; 2) reducir la dimensionalidad en la cual se expresa el conjunto original de variables (Peña, 2002); y 3) eliminar, siempre que sea posible, algunas de las variables originales si éstas aportan poca información. Debido

a esto, los *componentes principales*, o nuevas variables generadas, poseen como características estadísticas deseables el ser independientes (al asumirse multinormalidad) y no estar correlacionados (Pla, 1986). Además, el ACP permite generar planos en los cuales se puede apreciar la interacción entre las variables y entre éstas con los componentes (Hair *et al.*, 1999).

Además, de acuerdo con Restrepo *et al.* (2012) por medio del Análisis de Componentes Principales el investigador puede detectar qué variables explican de mejor forma ciertos fenómenos. Por lo cual, el análisis permite estudiar la relación entre individuos y la interacción que éstos tienen con las variables. Asimismo, la elevada correlación entre las variables le da sentido al análisis, ya que indica la existencia de información redundante y permite que pocos factores (o *componentes principales*) expliquen gran parte de la variabilidad total.

Por lo tanto, para poder determinar qué variables morfométricas influyeron en la exhibición de dimorfismo sexual en *Sceloporus spinosus* y averiguar cuáles son los patrones generales de tamaño y variación en la forma corporal, así como poder observar de forma gráfica el grado de dimorfismo sexual, se realizó un Análisis de Componentes Principales. Así, se construyó una gráfica dimensional con el CP1 y el CP2 para observar cómo es que influyeron los caracteres cuantificados en la separación de machos y hembras adultos.

Por otra parte, con el fin de linealizar las relaciones alométricas entre las dimensiones corporales registradas, los valores de cada variable se transformaron a valores logarítmicos. Y debido a que en la técnica de regresión lineal por mínimos cuadrados se asume que la variable predictora es medida sin error y la variable de respuesta con éste, se optó por el método de Regresión por Ejes Mayores Estandarizados o SMA, por sus siglas en inglés, para obtener las rectas correspondientes a las relaciones entre la LHC y cada de una de las variables registradas, ya que este método permite que ambas variables (predictora y de respuesta) sean medidas con algún margen de error, puesto que éstas son determinadas por el investigador, y en consecuencia poder evaluar las relaciones de escalación alométrica. Asimismo, las pendientes de las rectas obtenidas (m) se consideraron como coeficientes de alometría (β). Por lo tanto, si el valor de 1 se encontró dentro del intervalo de confianza del 95% para la pendiente se consideró como isometría.

En caso contrario se consideró hiperalometría o hipoalometría si los intervalos correspondientes incluyeron valores mayores o menores a 1, respectivamente.

Todos los análisis estadísticos (e.g. ACP) se llevaron a cabo en los programas STATISTICA 7.0 y STATA 11.0, con un nivel de significancia de 0.05. Además, para llevar a cabo el método de Ejes Mayores Estandarizados (SMA) se utilizó el programa R versión 3.6.2 (R Core Team, 2019) y también el paquete smatr versión 3.4-8 (Warton *et al.*, 2012).

RESULTADOS

Se analizaron en total 105 individuos de *Sceloporus spinosus*, 99 adultos (45 machos, 54 hembras) y 6 jóvenes (5 machos, 1 hembra).

Dimorfismo sexual en tamaño corporal

Se examinaron 99 organismos adultos de *Sceloporus spinosus*, 45 machos y 54 hembras. La LHC promedio en machos fue mayor a la exhibida en hembras; ($X \pm 1EE$) = 105.43 ± 1.34 (85.84 - 120.24) mm y 97.79 ± 1.41 (71.68 - 117.97) mm, respectivamente. La prueba de *t* detectó diferencias significativas en la longitud hocico-cloaca entre machos y hembras ($t = 3.8066$; *gl*: 97; $P < 0.0002$).

Dimorfismo sexual en forma corporal

El ANMUCOVA detectó diferencias significativas entre las variables morfométricas conjuntas asociadas a los sexos (Wilks: 0.505567; F: 4.02057; *gl*: 9, 37, $p < 0.001185$). Además, las pruebas de contraste posteriores de Bonferroni no detectaron diferencias significativas en la longitud de la base de la cola (BCO), sin embargo, en las variables restantes sí detectaron diferencias significativas, donde todas las dimensiones corporales cuantificadas fueron mayores en machos a comparación de las hembras (**Cuadro 01**).

Cuadro 01. Promedios (\pm EE) e intervalos de variación correspondientes a las variables morfométricas (incluyendo el peso) para hembras y machos adultos de *Sceloporus spinosus*. Se muestran los valores reales medidos en mm. Clave de abreviaciones: Largo de la cabeza (LCA); Ancho de la cabeza (ACA); Longitud del tronco (LTR); Longitud del fémur derecho (LFED); Longitud del brazo derecho (LBRD); Longitud de la base de la cola (BCO); Longitud de la cola (LCO). La columna de la derecha muestra el valor de la significancia de la prueba: n.s. = no significativo ($p \geq 0.10$); * = marginalmente significativo ($0.05 \leq p < 0.10$); ** = significativo ($0.01 \leq p < 0.05$) y *** = altamente significativo ($p < 0.01$).

Carácter	$X \pm EE$ (MIN-MAX)		Bonferroni
	♀	♂	Significancia
LCA	21.17 \pm 0.37 (16.12-26.2)	22.68\pm0.52 (15.22-29.78)	0.000000***
ACA	20.91 \pm 0.30 (16.1-26.25)	22.80\pm0.26 (18.06- 25.73)	0.000001***
LTR	47.58 \pm 0.87 (27.52- 59.18)	49.89\pm1.09 (36.35- 64.07)	0.001031***
LFED	17.51 \pm 0.29 (12.17- 24.24)	19.25\pm0.27 (15.37- 23.88)	0.000000***
LBRD	13.91 \pm 0.22 (9.26- 17.18)	14.79\pm0.22 (11.37- 18.06)	0.022593**
BCO	14.84 \pm 0.25 (10.32- 19.64)	15.84 \pm 0.23 (11.56-19.24)	0.124004 n.s.
PESO	42.40 \pm 1.54 (17.01- 66.246)	53.06\pm1.92 (24.802- 80.43)	0.000000***
LCO	116.05 \pm 1.34 (94.27- 131.59)	124.05\pm2.89 (103.54- 137.25)	0.009144***

Análisis de Componentes Principales

Mediante el Análisis multivariado por Componentes Principales se analizaron 8 variables (LHC, LCA, ACA, LTR, LFED, LBRD, BCO, PESO), detectándose en los dos primeros componentes una acumulación del 78.79% de la varianza total correspondiente a los datos obtenidos, donde en el primer componente principal se presentó el 64.21% de la variación total, como es mostrado en el **Cuadro 02**.

Las variables que fueron importantes en la manifestación del dimorfismo sexual se encuentran señaladas por los factores de carga o valores de correlación, donde la LHC y el PESO mostraron una asociación considerable con el primer componente principal, así como la LFED, el ACA, la LTR y la LBRD. Para el componente 2, el cual explica un 14.58% de la variación total, el efecto de las variables en separar a los grupos fue pequeño, donde únicamente se asociaron con este la LCA y BCO. Los valores de las correlaciones de las variables con cada componente principal se señalan en el **Cuadro 02**.

Cuadro 02. Factores de carga y porcentaje de variación explicados para los primeros dos componentes obtenidos a través del Análisis de Componentes Principales para las variables relacionadas a la forma y tamaño en adultos de *Sceloporus spinosus*. Las variables que influyeron en la diferenciación se encuentran resaltadas en negritas. Las abreviaciones son como en el Cuadro 01.

<i>Variable</i>	<i>CP1</i>	<i>CP2</i>
<i>LHC</i>	-0.963	0.113
<i>LCA</i>	-0.662	0.669
<i>ACA</i>	-0.821	-0.311
<i>LTR</i>	-0.780	0.499
<i>LFED</i>	-0.822	-0.053
<i>LBRD</i>	-0.753	-0.310
<i>BCO</i>	-0.628	-0.632
<i>PESO</i>	-0.933	0.034
<i>Autovalor</i>	5.779	1.312
<i>Varianza (%)</i>	64.214	14.585
<i>Varianza acumulada (%)</i>	64.214	78.799

Al graficar los primeros dos componentes, se reveló una separación entre sexos, aunque no de una manera notable, ya que se observó un traslape entre machos y hembras adultos en la parte inferior y superior izquierda del gráfico, indicando de este modo que ambos sexos pueden desarrollar características similares entre sí. Asimismo, el segundo componente principal presentó una influencia considerable en la agrupación de los machos, mientras que para las hembras el primer componente principal fue el mayor responsable de la agrupación (**Figura 06**).

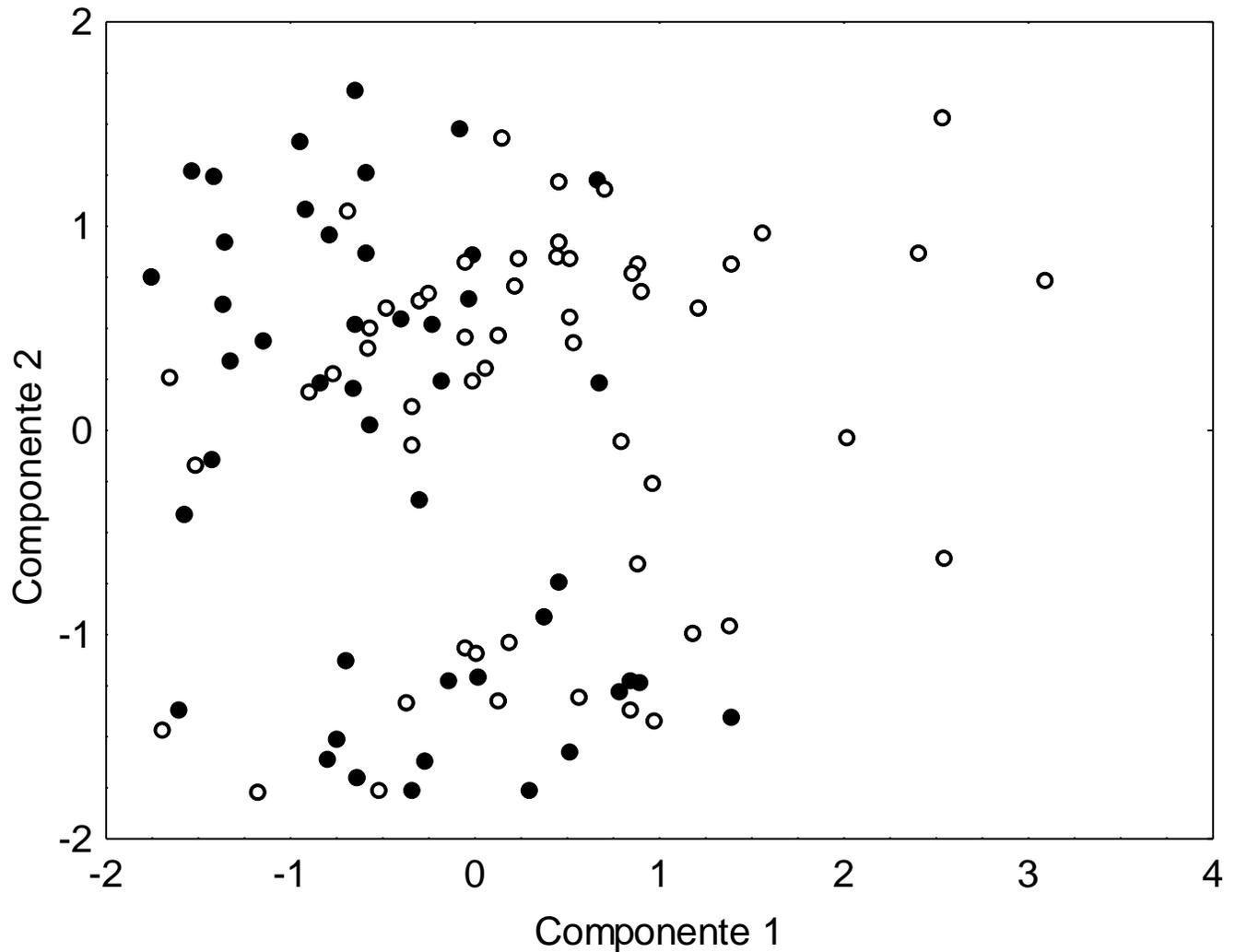


Figura 06. Gráfico realizado a partir de los dos primeros componentes principales donde se observa la separación de machos (círculos cerrados) y hembras (círculos abiertos) adultos de *Sceloporus spinosus* pertenecientes a la población de San Juan de los Llanos, Puebla.

Diferencias sexuales alométricas

Las pendientes obtenidas a partir del método por Ejes Mayores Estandarizados exhibieron que la mayoría de las relaciones entre las variables morfométricas y el tamaño corporal fueron de tipo isométrico para ambos sexos. Algunas de estas pendientes isométricas se encontraron cercanas a 1 (ACA en ambos sexos) y otras más no se consideraron como hiperalométricas ya que poseían un intervalo de confianza con valores menores a 1 (LCA en hembras; LFED, LBRD y BCO, en ambos sexos) (**Cuadro 03**). Aquellas variables que presentaron una hiperalometría fueron únicamente el LCA en machos, la LTR y el PESO en ambos sexos. Además, con excepción de la relación BCO-LHC, todas las demás relaciones alométricas fueron estadísticamente significativas. Asimismo, la influencia de las trayectorias alométricas en la morfología y en el dimorfismo sexual fue distinta entre los caracteres.

Cuadro 03. Resumen del método por Ejes Mayores Estandarizados, en donde se muestra la pendiente = β , el intervalo de confianza del 95% = IC, el coeficiente de determinación = r^2 , la probabilidad de la relación = p y las trayectorias alométricas para cada una de las variables morfométricas escaladas con la longitud hocico-cloaca (LHC) tanto para machos adultos como para hembras adultas de *Sceloporus spinosus*. Clave de abreviaciones: Largo de la cabeza (LCA); Ancho de la cabeza (ACA); Longitud del tronco (LTR); Longitud del fémur derecho (LFED); Longitud del brazo derecho (LBRD); Longitud de la base de la cola (BCO) y masa corporal (PESO).

<i>Variable</i>	<i>Pendiente (β)</i>	<i>r^2</i>	<i>p</i>	<i>Alometría</i>
LCA ♂	1.839 (1.525±2.218)	0.625	1.014e-10	Hiperálometría
LCA ♀	1.198 (0.960±1.495)	0.357	1.7862e-06	Isometría
ACA ♂	0.912 (0.723±1.151)	0.418	1.5506e-06	Isometría
ACA ♀	0.970 (0.814±1.156)	0.599	6.5118e-12	Isometría
LTR ♂	1.728 (1.439±2.074)	0.642	3.6936e-11	Hiperálometría
LTR ♀	1.309 (1.132±1.512)	0.727	2.6264e-16	Hiperálometría
LFED ♂	1.121 (0.911±1.378)	0.542	8.0472e-09	Isometría
LFED ♀	1.106 (0.916±1.337)	0.532	3.8259e-10	Isometría
LBRD ♂	1.196 (0.907±1.576)	0.174	0.004327	Isometría
LBRD ♀	1.142 (0.956±1.363)	0.591	1.1035e-11	Isometría
BCO ♂	1.165 (0.866±1.568)	0.041	0.17995	Isometría
BCO ♀	1.158 (0.946±1.417)	0.466	1.288e-08	Isometría
PESO ♂	3.043 (2.671±3.467)	0.819	< 2.22e-16	Hiperálometría
PESO ♀	2.716 (2.483±2.970)	0.896	< 2.22e-16	Hiperálometría

Ejes Mayores Estandarizados (SMA)

LCA

Al llevar a cabo el método por Ejes Mayores Estandarizados (SMA) se comprobó que los machos exhibieron una mayor tasa de crecimiento para el largo de la cabeza con relación a la longitud corporal total o LHC. Siendo una hiperalometría clara para este rasgo. Además, la pendiente correspondiente a los machos fue de 1.83 y el intervalo de confianza correspondiente del 95% para el valor del parámetro fue de 1.52 – 2.21.

En el caso de las hembras se encontró una relación isométrica entre el LCA y la LHC, donde la pendiente o coeficiente de alometría del 1.19 se encontró en el intervalo de confianza del 95% entre 0.96 – 1.49 (**Figura 07**).

La prueba de pendientes obtenida comprobó que ambos coeficientes de alometría (1.83 y 1.19) fueron significativamente diferentes, con un cociente de verosimilitud de 8.39 y $p= 0.003$ ($g| = 1$). De esta manera, la tasa a la que se alarga la cabeza con relación al cuerpo en machos es mayor a la de las hembras, y ya que éstas presentan un crecimiento proporcional entre el LCA y la longitud corporal, se espera que el dimorfismo sexual para el LCA en los adultos sea más acentuado hacia los organismos de una talla más grande, es decir, hacia los machos. Por último, las variables se encontraron correlacionadas, donde los machos tienen un coeficiente de determinación o r^2 de 0.62 y las hembras una r^2 de 0.35.

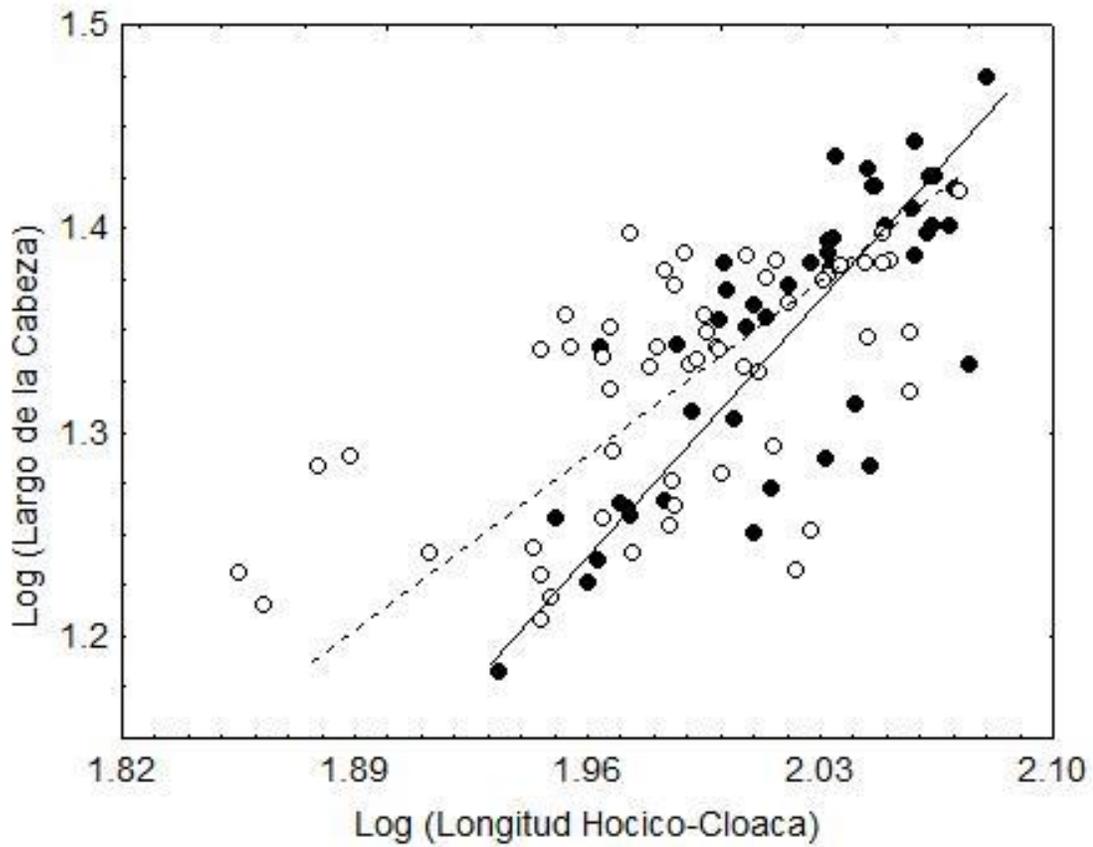


Figura 07. Gráfico donde se muestra la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y el largo de la cabeza (LCA). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -2.36$ y una pendiente $\beta = 1.83$. Para hembras una $\alpha = -1.06$ y $\beta = 1.19$.

ACA

En el ancho de la cabeza se halló una isometría con relación a la LHC para el sexo masculino, es decir que la tasa de crecimiento del ancho de la cabeza es de igual magnitud que la tasa a la que aumenta la longitud corporal (LHC). La pendiente fue de 0.91 y su intervalo de confianza respectivo del 95% fue de 0.72 - 1.15.

Mientras tanto, en hembras también se encontró una relación isométrica para éste rasgo. Donde la pendiente de 0.97 presentó un intervalo de confianza del 95% de 0.81 - 1.15 (**Figura 08**).

Sin embargo, en la prueba de pendientes que se obtuvo no se comprobó que los coeficientes de alometría 0.91 y 0.97 fueran distintos, ya que el cociente de verosimilitud fue de 0.17 y $p=0.672$ ($gl=1$). Por lo tanto, el dimorfismo en el carácter no está acentuado después de la madurez sexual y se encuentra sesgado hacia los machos dado que presentan una mayor elevación en la pendiente con relación a las hembras. Por otra parte, se encontró una correlación en las variables, donde los machos presentaron una $r^2=0.41$ y las hembras una $r^2=0.59$.

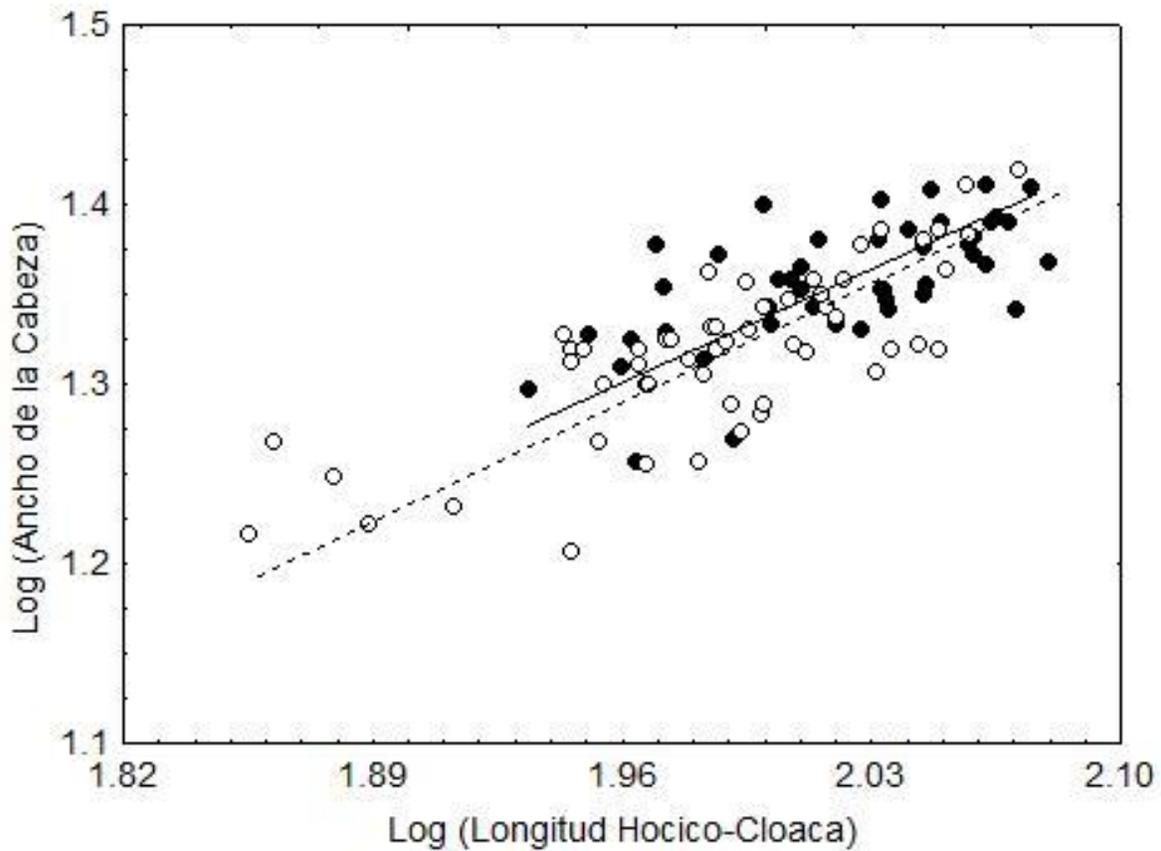


Figura 08. Gráfico en donde se muestra la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y el ancho de la cabeza (ACA). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -0.48$ y una pendiente $\beta = 0.91$. Para hembras una $\alpha = -0.61$ y $\beta = 0.97$.

LTR

En la LTR para el sexo masculino se detectó una alometría positiva, donde los machos presentan una tasa de crecimiento mucho mayor para este rasgo en contraste con la LHC. La pendiente fue de 1.72 donde el intervalo de confianza correspondiente del 95% se halló entre los valores de 1.43-2.07.

Para el sexo femenino, con una pendiente de 1.30 y un intervalo de confianza del 95% para el valor del factor de 1.13-1.51, se halló una relación hiperalométrica entre la LTR y la LHC (**Figura 09**).

Se encontró una diferencia significativa entre las pendientes (1.72 y 1.30) donde la prueba reveló un cociente de verosimilitud de 5.49 y $p=0.019$ ($gl=1$). En consecuencia, a pesar de que ambos sexos presenten hiperalometría en el rasgo de la LTR con relación a la LHC, la elevación en la recta de los machos es mayor a comparación de la que presentan las hembras y debido a esto el dimorfismo es acentuado en el sexo masculino conforme los organismos aumentan de tamaño y alcanzan la madurez sexual. Además, las variables estuvieron correlacionadas para los machos con $r^2=0.64$ y en hembras con $r^2=0.72$.

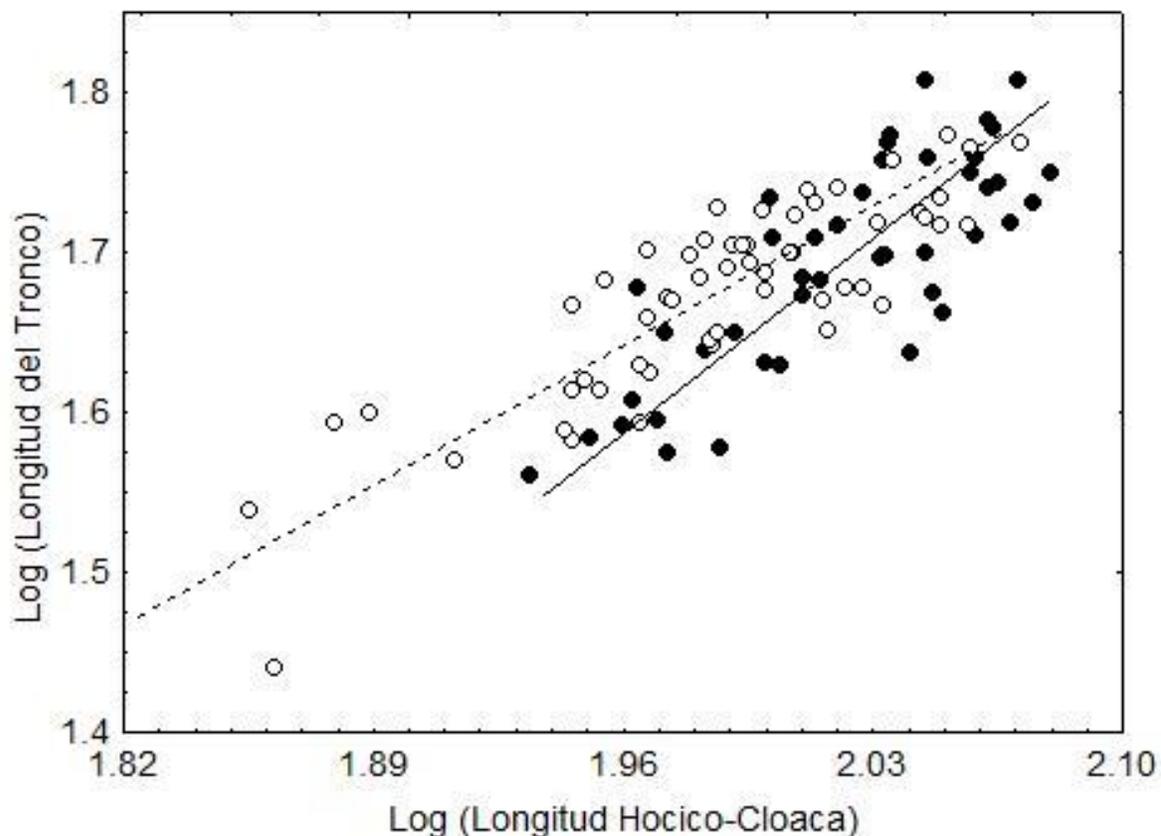


Figura 09. Gráfico donde se muestra la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y la longitud del tronco (LTR). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -1.80$ y una pendiente $\beta = 1.72$. Para hembras una $\alpha = -0.92$ y $\beta = 1.30$.

LFED

A través del análisis realizado para la longitud del fémur derecho en los machos, con una pendiente de 1.12 y un intervalo de confianza para el coeficiente de alometría del 95% ubicado entre 0.91-1.37, se encontró una relación isométrica entre la variable y la LHC. En donde los machos exhiben un crecimiento del fémur a una tasa proporcional con relación a la longitud corporal total.

De igual forma, en las hembras los valores del análisis demostraron que presentan un crecimiento análogo la LFED y la LHC. El valor de la pendiente fue de 1.10 y el intervalo de confianza del 95% para el parámetro fue de 0.91-1.33.

No obstante, en la prueba de pendientes no se manifestaron diferencias significativas entre ambas (1.12 y 1.10), donde el coeficiente de verosimilitud fue de 0.00 y $p=0.926$ ($gl=1$). Por lo tanto, el dimorfismo sexual sesgado hacia los machos para la LFED en la edad adulta no se acentúa en ésta y es apenas perceptible dada una diferencia menor (no significativa) en la inclinación de las rectas que manifiestan la relación isométrica entre la LFED y la LHC (**Figura 10**). Donde machos mantienen una mayor longitud en el rasgo debido a que son los organismos de mayor tamaño. Por último, para machos y hembras se encontró una correlación entre las variables con una $r^2 = 0.54$ y $r^2 = 0.53$, respectivamente.

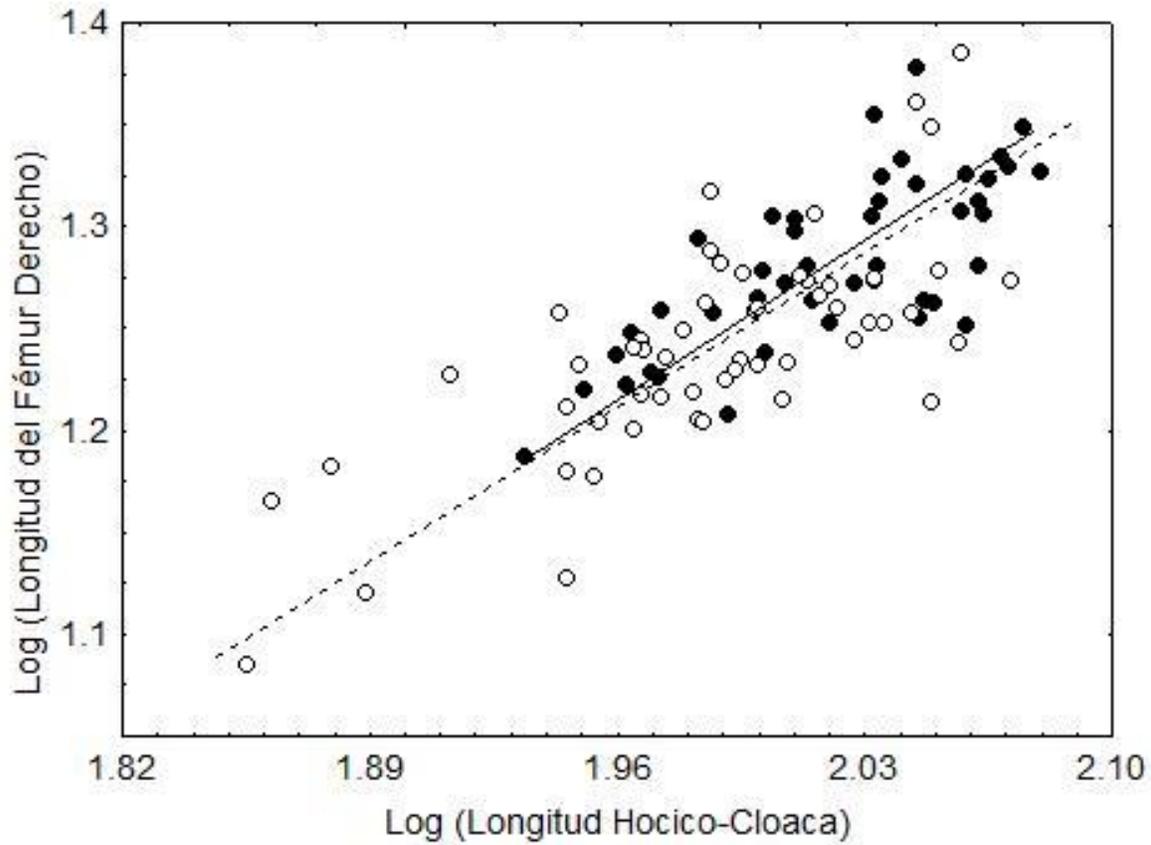


Figura 10. Gráfico donde se observa la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y la longitud del fémur derecho (LFED). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -0.98$ y una pendiente $\beta = 1.12$. Para hembras una $\alpha = -0.95$ y $\beta = 1.10$.

LBRD

La longitud del brazo derecho en los machos presenta una tasa de crecimiento semejante a la LHC, por consiguiente, se determinó para este rasgo que la relación es de carácter isométrico. La pendiente calculada en machos fue de 1.19 con un intervalo de confianza del 95% entre 0.90 y 1.57.

Con relación a las hembras, la pendiente o coeficiente de alometría fue de 1.14 y su intervalo de confianza correspondiente del 95% se halló entre 0.95-1.36. Demostrando así

que, de igual manera que para los machos, en hembras la relación entre ambas variables (LBRD y LHC) fue isométrica (**Figura 11**).

Asimismo, la prueba de pendientes no demostró diferencias significativas entre estas, ya que el cociente de verosimilitud fue de 0.07 y un valor de $p=0.778$ ($gl=1$). Por lo cual, las relaciones isométricas obtenidas manifiestan que el dimorfismo sexual para la LBRD no es remarcado durante la madurez sexual y se encuentra sesgado hacia los machos por ser los organismos que exhiben una mayor dimensión corporal. Conjuntamente, los machos presentaron poca correlación en las variables con un valor de $r^2 = 0.17$ y las hembras una $r^2 = 0.59$, valor que explica de mejor manera la naturaleza de la relación entre las variables para hembras.

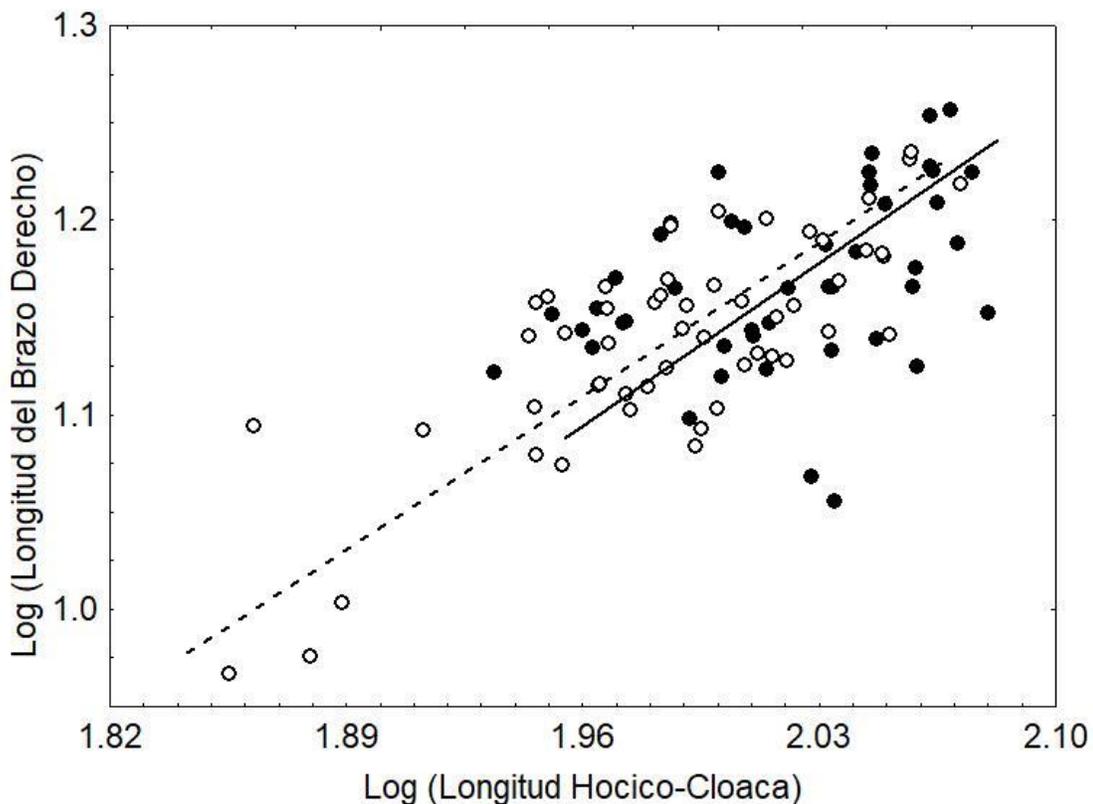


Figura 11. Gráfico donde se indica la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y la longitud del brazo derecho (LBRD). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -1.25$ y una pendiente $\beta = 1.19$. Para hembras una $\alpha = -1.13$ y $\beta = 1.14$.

BCO

La base de la cola en machos no presentó diferencias alométricas al compararla con la LHC. Es decir, la pendiente de 1.16 con un intervalo de confianza del 95% de 0.86-1.56, reveló una relación isométrica y ambas variables tienen una tasa de crecimiento semejante.

Mientras que, para los organismos femeninos la pendiente fue de 1.15 con un intervalo de confianza del 95% para el factor de 0.94-1.41, donde de igual manera se asumió isometría para la variable y la LHC (**Figura 12**).

También la prueba de pendientes no reveló la existencia de una diferencia significativa entre ellas, con un coeficiente de verosimilitud de 0.00 y $p=0.971$ ($gl=1$). En consecuencia, no se encontró una evidencia clara donde las relaciones alométricas para la BCO pudieran provocar dimorfismo sexual, ya que no se presentó una distinción significativa entre ambos coeficientes alométricos. En esta ocasión, las variables no se encontraron tan plenamente correlacionadas y solo fue en hembras en donde se mostró una mayor correlación ($r^2 = 0.46$) a comparación de los machos ($r^2 = 0.04$).

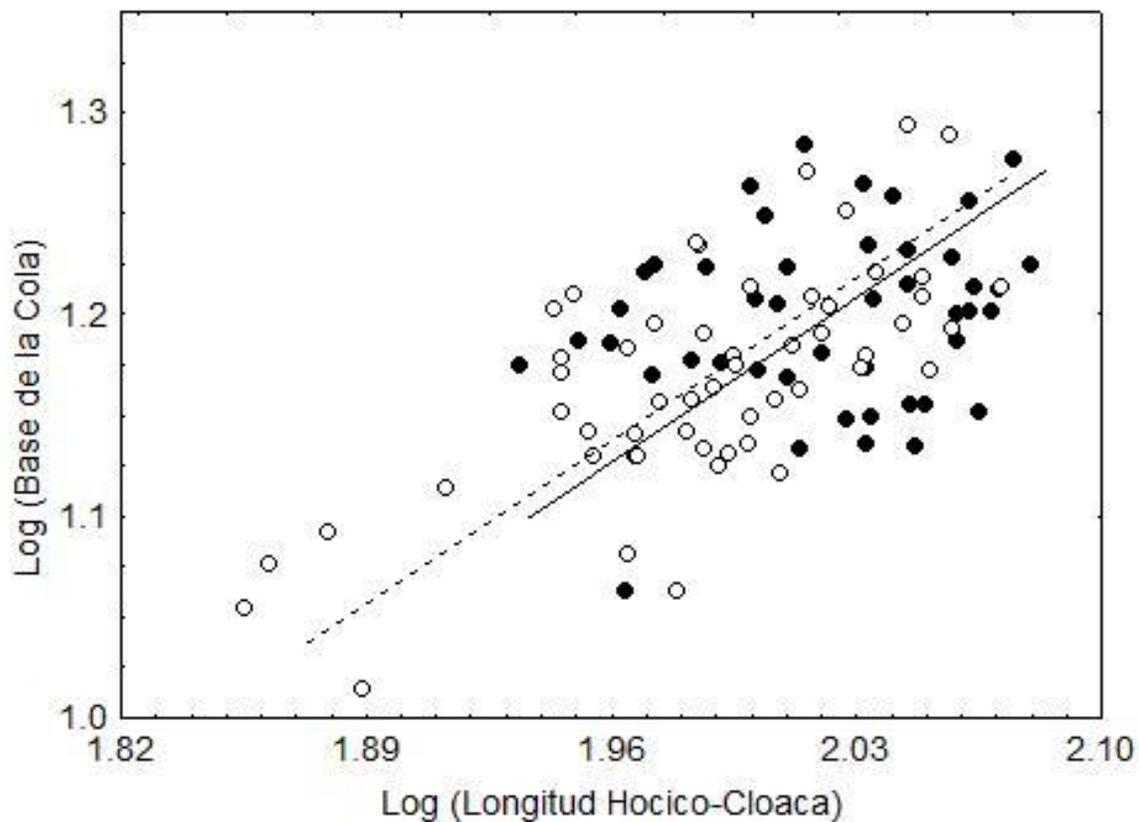


Figura 12. Gráfico donde se indica la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y la base de la cola (BCO). Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -1.15$ y una pendiente $\beta = 1.16$. Para hembras una $\alpha = -1.13$ y $\beta = 1.15$.

PESO

El peso de los individuos adultos masculinos exhibió una relación alométrica positiva correspondiente con la longitud corporal total. La pendiente calculada fue de 3.04 con un intervalo de confianza del 95% que se encontró entre 2.67-3.46.

Para el sexo femenino la relación alométrica fue igualmente positiva, ya que hembras tuvieron una pendiente igual a 2.71 con un intervalo de confianza del 95% de 2.48-2.97.

Sin embargo, la prueba de pendientes no demostró una diferencia significativa entre ambos valores, siendo el cociente de verosimilitud de 2.04 y $p=0.152$ ($gl=1$). Por consiguiente, como se observa en el gráfico (**Figura 13**) las relaciones hiperalométricas permiten que exista un dimorfismo sexual en el peso, el cual se acentúa en los machos una vez logran la madurez sexual, pues exhiben una mayor inclinación en la recta correspondiente a la relación entre las variables.

Por otra parte, los datos de la correlación de las variables para machos y hembras fueron $r^2 = 0.81$ y $r^2 = 0.89$, respectivamente. Por lo tanto, se presentó una alta correlación entre las variables.

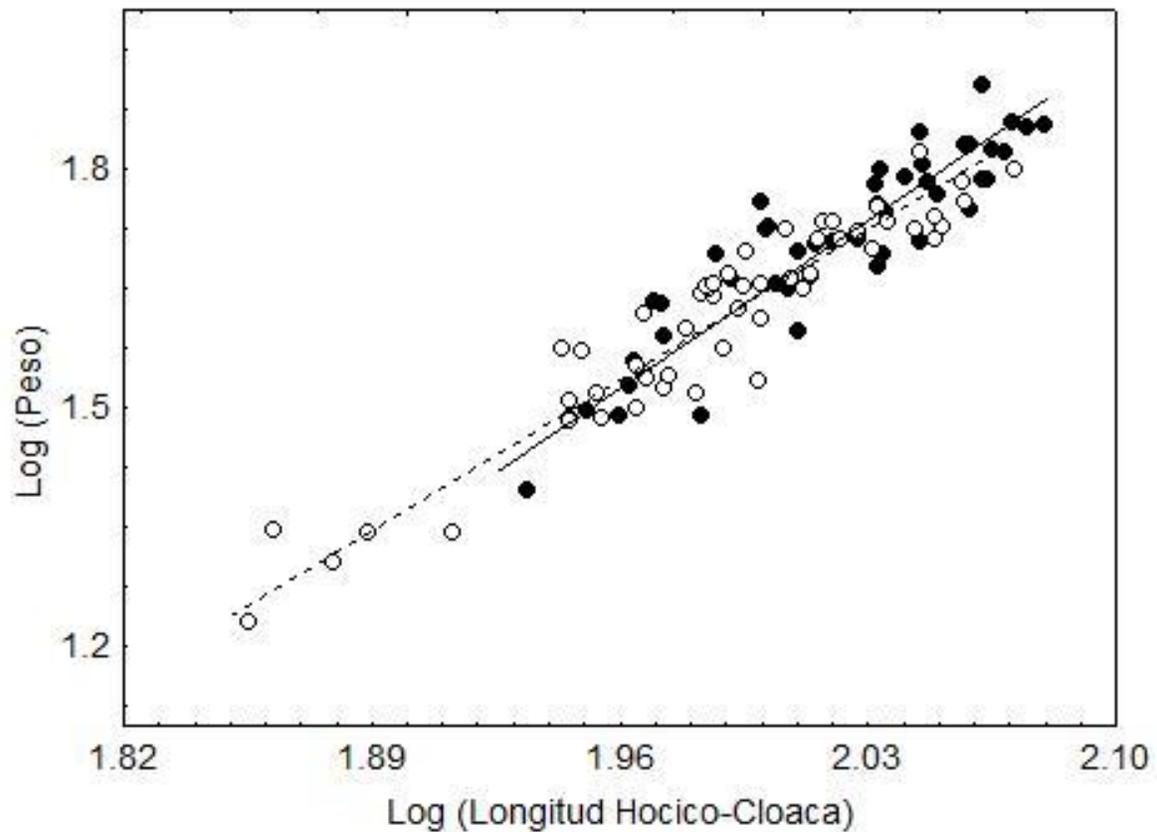


Figura 13. Gráfico donde se indica la relación alométrica entre la longitud hocico-cloaca (LHC) y el peso. Los machos se encuentran representados por los círculos cerrados y las hembras por los círculos abiertos. Para los machos una ordenada al origen $\alpha = -4.44$ y una pendiente $\beta = 3.04$. Para hembras una $\alpha = -3.78$ y $\beta = 2.71$.

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual en tamaño

El género *Sceloporus* es un grupo diverso compuesto por alrededor de 90 especies que en conjunto se distribuyen a partir del Sur de Canadá y Noroeste de Estados Unidos hasta Costa Rica y el oeste de Panamá. Este grupo de especies, se encuentra en un rango que comprende desde el nivel del mar hasta altitudes de más de 4000 metros, habitando en una amplia variedad de ambientes ecológicos, donde además presenta ambos modos reproductivos (viviparidad y oviparidad). Asimismo, Jiménez-Arcos *et al.* (2017) lo consideran como un ejemplo notable de dimorfismo sexual, presumiblemente debido a que la mayoría de las especies de este género exhiben dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos, donde éstos son más grandes que las hembras. Sin embargo, aún son

muy pocos los trabajos que abordan total o parcialmente el dimorfismo sexual de alguna especie del género. Entre estos pueden citarse los trabajos que proporcionan datos de reproducción y dimorfismo sexual, tales como los de *S. minor* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2008; 2014), *S. siniferus* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2015), *S. ochoterenae* (Smith y Lemos-Espinal, 2003) y *S. cozumelae* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2020); y aquellos enfocados directamente al dimorfismo sexual (Pérez-Quintero *et al.*, 2019; Ramírez-Bautista *et al.*, 2020). De este modo, el presente trabajo se suma a los pocos estudios enfocados exclusivamente al dimorfismo sexual de una especie de *Sceloporus*.

Por otra parte, Cox *et al.* (2007a) encontraron que en la familia Phrynosomatidae predomina un patrón en el cual los machos típicamente presentan una mayor longitud corporal en contraste con el sexo opuesto, aunque también un número importante de especies exhibe un dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia las hembras, donde las hembras son más grandes que los machos. Así pues, si bien Cox *et al.* (2007a) señalaron que algunos géneros, incluyendo *Sceloporus*, muestran una labilidad considerable en la dirección del dimorfismo sexual en tamaño, Jiménez-Arcos *et al.* (2017) notaron que en una muestra representativa del género *Sceloporus*, integrada por 56 especies, 41 exhibieron dimorfismo sexual en tamaño con machos más grandes que las hembras, mientras que 14 exhibieron un patrón opuesto (las hembras fueron más grandes que los machos) y únicamente un taxón fue monomórfico para este carácter. Por lo tanto, el dimorfismo sexual en tamaño corporal con sesgo masculino encontrado en nuestra especie de estudio, *Sceloporus spinosus*, es hasta cierto punto esperado si se toma en cuenta lo reportado por Cox *et al.* (2007a) y Jiménez-Arcos *et al.* (2017).

En particular, el dimorfismo sexual en tamaño, donde los machos son más grandes a comparación de las hembras, mostrado por la población de *S. spinosus* de Tepeyahualco, Puebla también es encontrado en *S. variabilis* (Benabid, 1994; Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016; Fitch, 1978, 1985), *S. gradaevus* (Goldberg, 2014), *S. angustus* (Goldberg, 2014), *S. nelsoni* (Fitch, 1978), *S. gadoviae* (Lemos-Espinal *et al.*, 1999; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), *S. magister* (Fitch, 1978, 1985), *S. hunsakeri* (Galina Tessaro *et al.*, 2015), *S. clarkii* (Fitch, 1978, 1985; Parker y Pianka, 1973), *S. mucronatus* (Ortega-León *et al.*, 2007; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 2009; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017) y *S. omiltemanus* (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009). Por otro lado, el grado de dimorfismo detectado en *Sceloporus spinosus* es particularmente similar al reportado para *Sceloporus horridus* (Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), lo cual es de esperarse ya que se

trata de especies hermanas (Leache *et al.*, 2010). Sin embargo, también es muy similar al exhibido por otras especies menos emparentadas como *S. pictus* (Fitch, 1978), *S. adleri* (Fitch, 1978), *S. formosus* (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), *S. aeneus* (Jiménez-Arcos, 2013) y *S. arenicolus* (Fitzgerald *et al.*, 2011), dado que los machos son significativamente apenas un poco más grandes que las hembras.

Por otra parte, los principales mecanismos evolutivos que pueden encontrarse moldeando la expresión del DST con sesgo masculino en *S. spinosus* son la selección de fecundidad, la selección por desplazamiento competitivo y la selección sexual. No obstante, también existen aproximaciones ontogenéticas que consideraremos para poder explicar de mejor manera la evolución y/o desarrollo de este fenómeno biológico en nuestra especie de estudio.

En primer lugar, debido a que los machos de *S. spinosus* que habitan en Tepeyahualco, Puebla, fueron más grandes que las hembras, encontramos que esta característica contrasta con lo que se ha documentado en una gran proporción de reptiles en donde actúa la selección para aumentar la fecundidad, la cual favorece un mayor tamaño en hembras, sesgando de esta manera el DST (Cox *et al.*, 2003, Cox *et al.*, 2007a). Además, a pesar de que en aquellas especies que se reproducen con poca frecuencia, como es el caso de *S. spinosus*, se ha establecido deben experimentar principalmente la selección de fecundidad para un tamaño más grande en las hembras, y de esta manera maximizar el volumen de nidada en cada episodio reproductivo (Tinkle *et al.*, 1970; Fitch 1978, 1981; Vitt, 1986), y aunque en el género *Sceloporus*, para el sexo femenino, la selección de fecundidad también represente un papel sustancial en la evolución del tamaño corporal (Jiménez-Arcos *et al.*, 2017), no se han tenido registros importantes de la influencia de este mecanismo evolutivo en *S. spinosus*, únicamente Méndez-de la Cruz *et al.* (2013) encontraron en una población de *Sceloporus spinosus*, ubicada en la Laguna La Preciosa, Guadalupe Victoria, Puebla, que el tamaño de puesta (6-17 huevos) tuvo una correlación positiva con la longitud hocico-cloaca, donde la estación reproductiva marcó solo una puesta y la actividad reproductiva fue semejante a la mostrada en otras lagartijas de áreas templadas septentrionales, lo cual podría apuntar a que si bien nuestra población no presentó un DST con sesgo femenino, es posible que estas características reproductivas influyeran en que el DST no se haya encontrado diferenciado en estudios previos (Fitch, 1978; Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002; Méndez-de la Cruz *et al.* 2013; Ramírez-Bautista *et al.*, 2013).

En segundo lugar, otro mecanismo evolutivo que podría explicar la expresión del DST en nuestra población de *S. spinosus* es la selección por divergencia de nicho trófico intersexual o desplazamiento competitivo (Rand, 1967; Schoener, 1967; Slatkin, 1984), ya que, de acuerdo a esta hipótesis, la diferencia en el tamaño corporal entre machos y hembras de *S. spinosus* se puede encontrar relacionada de forma directa con la diferencia en el tamaño de las presas (Rand, 1967; Schoener, 1967) y el tipo de alimentos consumidos (Cox *et al.*, 2007a), en donde los individuos de mayor tamaño deben consumir presas igualmente grandes, provocando así una reducción en la competencia entre machos y hembras por un recurso restringido (Slatkin, 1984). Sin embargo, debido a que poca información específica se ha documentado acerca de la alimentación en *S. spinosus*, y solo se cuenta con datos generales que apuntan al consumo principalmente de insectos como coleópteros, formícidos, véspidos y hemípteros; además de una menor cantidad en larvas de lepidópteros y en serpientes (e.g. neonato de *Masticophis schottii* encontrada en un macho adulto) (Valdéz-González, 1998; Hidalgo-Licona *et al.*, 2016), se requiere en nuestra población y en general para *S. spinosus* de un mayor análisis de dieta entre machos y hembras que permita determinar la existencia de la diferenciación intersexual de nicho trófico para poder evaluar la influencia ecológica sobre el DST expresado en los machos adultos, así como fue realizado en un estudio sobre *S. siniferus*, en donde Hierlihy *et al.* (2013) obtuvieron resultados satisfactorios ya que sus datos sobre la diferencia intersexual en la dieta, la utilización inferida del hábitat durante la estación húmeda y las proporciones del sistema gastrointestinal/masa corporal respaldaron la conclusión que apoyó una divergencia de nicho intraespecífica, donde esta fue un factor principal, en conjunto con la selección sexual, para poder explicar la evolución del DST con sesgo masculino dentro de esta especie.

Por otro lado, un DST con sesgo masculino, como el que exhibió nuestra población de estudio, se ha encontrado más pronunciado en lagartijas donde el macho ha mostrado un comportamiento agresivo y territorial que en aquellas especies donde no se presenta este comportamiento (Cox *et al.*, 2003). Asimismo, se ha documentado en la familia Phrynosomatidae y particularmente en el género *Sceloporus*, que en algunas especies los machos comúnmente exhiben poliginia, así como comportamientos violentos y de territorialidad, por lo tanto, la selección sexual se encuentra actuando de manera importante en el grupo (Stamps, 1983; Jiménez-Arcos *et al.*, 2017). Por consiguiente, es probable que

en nuestra población de *S. spinosus* los machos, al ser de mayor tamaño con relación a las hembras, presenten una ventaja en la competencia intrasexual durante la época de apareamiento, lo cual se traduce en un mayor éxito reproductivo (Darwin, 1871; Cox *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 2007a; Trivers, 1972), o igualmente a través de procesos intersexuales, como lo es la elección femenina, donde las hembras eligen a los machos más grandes (Darwin, 1871). Por tanto, la selección sexual puede estar influenciando la expresión del DST en nuestra especie de estudio de igual manera como ocurre en *Sceloporus horridus horridus*, una especie perteneciente al grupo *S. spinosus*, la cual exhibe un marcado dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos y posee un patrón frecuente de coloración azul en la región gular y ventral, apoyando así la hipótesis de selección intrasexual (Valencia-Limón *et al.*, 2014). Igualmente, en *S. spinosus* encontramos caracteres de coloración conspicua tanto en la gula como en la región dorsoventral de los machos adultos, sin embargo, no se ha registrado un comportamiento violento, aunque es probable ocurra durante la defensa del territorio, dado que los machos de *S. spinosus* habitan en grupos delimitados por cúmulos de plantas del género *Cylindropuntia*, en donde más de una hembra se encuentra con un solo macho. No obstante, para poder estimar de manera certera la magnitud de la selección intrasexual, se necesita recabar información en la población de estudio sobre la intensidad en la competencia por pareja y la magnitud relativa de la recompensa reproductiva obtenida a partir de haber sido ganador en la pugna por pareja (Cox *et al.*, 2003).

De igual manera, probablemente nuestros resultados se relacionen con lo que Wikelski y Trillmich (1997) encontraron en *Amblyrhynchus cristatus*, donde para explicar el DST apuntaron a la selección sexual y de fecundidad, ya que posiblemente las hembras son de menor tamaño debido a que esto les permite reproducirse a una edad más temprana y alojar los recursos necesarios para su descendencia, y además, los machos crecen a un tamaño máximo permitido gracias a buenas condiciones ambientales, puesto que un tamaño más grande es ventajoso para acceder a territorios y parejas.

Por último, con respecto a las diferencias en el DST entre poblaciones de la misma especie, Wikelski y Trillmich (1997) afirman se encuentran ampliamente extendidas en el reino animal. Debido a esto, es común que nuestra población de *S. spinosus* haya exhibido un DST sesgado hacia los machos, contrastando de manera importante con el monomorfismo registrado en investigaciones previas de otras poblaciones de *S. spinosus*

(Fitch, 1978; Valdéz-González y Ramírez-Bautista 2002; Méndez-de la Cruz *et al.* 2013; Ramírez-Bautista *et al.* 2013) (**Cuadro 04**).

Cuadro 04. Datos recabados a partir de la literatura en donde se especifican los resultados utilizados para determinar la existencia de dimorfismo sexual en tamaño corporal en distintas poblaciones de *Sceloporus spinosus*. Se detallan las localidades de procedencia de los ejemplares, los promedios, intervalos de variación y pruebas estadísticas para determinar el DST: no significativo (n.s.) cuando $p > 0.05$ y significativo (*) cuando $p < 0.05$.

<i>Población</i>	<i>Adultos S.</i>	<i>LHC Promedio \pm SD (mm)</i>	<i>Intervalos de variación (mm)</i>	<i>Dimorfismo sexual</i>
<i>No especificada.</i>				
<i>Oaxaca.</i>				
♂	17	88.29 \pm 1.67	(82 – 99)	n.s.
♀	18	87.22 \pm 1.57	(77 – 96)	
<i>Acajete y Las Minas, Puebla.</i>				
♂	40	90.4 \pm 2.7	(65.7 – 110.5)	($p > 0.05$)
♀	38	87.0 \pm 2.5	(60.0 – 112.0)	n.s.
<i>Laguna La Preciosa o Las Minas, Puebla.</i>				
♂	39	87.5 \pm 1.53	(72 – 104)	($p = 0.456$)
♀	52	88.8 \pm 1.03	(70 – 102)	n.s.
<i>Las Lagunas, región de Guadalcázar, S.L.P.</i>				
♂	85	94.7 \pm 1.9	(No proporcionados)	($p = 0.16$)
♀	63	97.2 \pm 1.9		n.s.
<i>San Juan de los Llanos, Puebla (este estudio).</i>				
♂	45	105.43 \pm 1.34	(85.84 - 120.24)	($p < 0.0002$)
♀	54	97.79 \pm 1.41	(71.68 - 117.97)	*

Por otra parte, es posible que la expresión del DST entre poblaciones de *S. spinosus* haya sido alterada por condiciones ambientales locales, es decir interacciones abióticas (Valdéz-González y Ramírez-Bautista, 2002), como pueden ser la temperatura, precipitación y elevación, así como interacciones bióticas, esto es la disponibilidad de recursos y la variedad del tipo de vegetación presente en el área (Jin y Liu, 2007; Mathies y Andrews, 1995; Anderson y Vitt, 1990; Pinto *et al.*, 2005). Igualmente, es probable que, como ocurre en algunos taxones de reptiles, la plasticidad fenotípica en el crecimiento y el tamaño corporal interactúe con las diferencias poblacionales en la disponibilidad de alimentos para impulsar la variación intraespecífica en el DST (Wikelski y Trillmich, 1997). Particularmente, debido a que las especies de lagartijas que habitan en ambientes templados exhiben un mayor tamaño corporal y tasas de crecimiento más lentas (Tinkle *et al.*, 1970; Meiri *et al.*, 2020), y ya que en San Juan de los Llanos existen condiciones de clima semiseco templado, por lo tanto, los organismos de *S. spinosus* que habitan la región podrían presentar también estas características, sesgando así el DST para esta población. Por otro lado, se ha encontrado en especies como en *S. variabilis* (Ramírez Bautista *et al.*, 2021) que al aumentar la elevación y disminuir la temperatura, las hembras pueden mostrar un aumento en el tamaño corporal, la masa corporal y el tamaño de puesta, produciendo así nidadas y huevos más grandes (Du *et al.*, 2014; Meiri *et al.*, 2020; Oufiero *et al.*, 2007) y, por lo tanto, crías más grandes al nacer (Du *et al.*, 2005; Forsman y Shine, 1995; Greer, 1968; Meiri *et al.*, 2020; Vitt y Congdon, 1978), de esta manera, debido a que las hembras de *S. spinosus* provienen de sitios con una elevación promedio entre los 2200-2400 msnm (**Cuadro 04**), es probable que la elevación y la temperatura puedan ser factores responsables de no haber encontrado DST en otras poblaciones de *S. spinosus*. Por ende, se hace hincapié en el requerimiento de estudios adicionales que evalúen las condiciones bióticas y abióticas locales que puedan encontrarse influenciando una expresión diferencial del DST entre las poblaciones de *S. spinosus*. Finalmente, Wikelski y Trillmich (1997), brindan una nueva idea sobre las implicaciones implícitas en el análisis de la variación del DST entre poblaciones de una misma especie, que bien se podría aplicar a *S. spinosus*, ya que establecen es posible que el DST sea una medida sensitiva para determinar si existen cambios en la disponibilidad de los recursos para los individuos de mayor tamaño dentro de una población a través del tiempo debido a causas ambientales que modifiquen la distribución y disponibilidad de estos recursos en el medio.

Desde otra perspectiva, el DST corporal adulto sesgado hacia los machos registrado en *S. spinosus* también puede ser explicado mediante hipótesis ontogenéticas alternativas, las cuales consideran al mismo como consecuencia de influencias genéticas y/o variables ambientales, donde las diferencias intersexuales en el crecimiento también pueden encontrarse influenciando una divergencia sexual en la fisiología, ecología, comportamiento e inversión reproductiva de los organismos de *S. spinosus* (Shine, 1990; Cox *et al.*, 2003). Además, ya que el crecimiento después de la maduración sexual representa un 20% en vertebrados ectotermos, como los reptiles, en consecuencia, las diferencias intersexuales en la edad de maduración o en las tasas de desarrollo (Shine, 1990) en *S. spinosus* pueden ser relevantes para poder explicar el DST. Asimismo, probablemente el DST en las lagartijas de nuestra población de estudio puede encontrarse regulado por medio de esteroides sexuales (Williams y Carrol, 2009), como se ha registrado en otros reptiles machos reproductores, donde además rasgos reproductivos como la coloración, territorialidad y cortejo se hallan regulados por medio de andrógenos (Cox, 2010). Por otro lado, estudios recientes en especies de reptiles que exhiben un DST con machos más grandes que las hembras (*Phrynocephalus przewalskii*, Zhao y Liu, 2014; *Sceloporus jarrovi*, Cox *et al.*, 2008) han encontrado una correlación directa entre éste y las diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento, así como en la asignación de energía para el mismo y la reproducción, por lo tanto es probable que las tasas de crecimiento diferencial influyeran en un grado determinado la expresión del DST encontrado en nuestra población de estudio, sin embargo, se necesita realizar un análisis como lo hicieron Zhao y Liu (2014) y Cox *et al.* (2008) para evaluar de forma certera si esta influencia es significativa. No obstante, investigaciones a un nivel genético y hormonal en *Sceloporus undulatus* (Duncan *et al.*, 2020; Pollock *et al.*, 2017), especie que presenta un DST con sesgo femenino, indicaron que la testosterona puede regular e influenciar el desarrollo del DST tanto en machos como en hembras, así como características de coloración divergentes entre los sexos, en consecuencia se requiere también de un análisis en *S. spinosus* que considere los factores genéticos u hormonales que puedan estar influenciando la expresión de esta diferencia fenotípica en el tamaño corporal como lo hicieron Duncan *et al.* (2020) y Pollock *et al.* (2017). Es por esto que en *Sceloporus spinosus* los estudios futuros necesitarán combinar datos demográficos detallados sobre el crecimiento intersexual con manipulaciones experimentales cuidadosas de los mecanismos fisiológicos, conductuales y ecológicos potencialmente responsables del dimorfismo sexual en el crecimiento y el tamaño corporal (Cox *et al.*, 2003).

Dimorfismo sexual en forma corporal

Con relación a la forma corporal se detectaron diferencias significativas con sesgo masculino en todas las dimensiones corporales medidas: LCA, ACA, LTR, LFED, LBRD, PESO, LCO; exceptuando la BCO, en donde no se presentó dimorfismo sexual. Además, en el análisis de componentes principales las variables relevantes en la manifestación de dimorfismo sexual para el CP1 fueron la LHC, ACA, LTR, LFED, LBRD Y PESO; mientras que para el CP2 únicamente fueron la LCA y la BCO.

De esta manera, *S. spinosus* exhibió una característica que se halla ampliamente distribuida entre las lagartijas, la cual es un tamaño de cabeza más grande en los machos (Huang, 1998; Ji *et al.*, 1998; Molina-Borja *et al.*, 1998). Donde éste rasgo puede explicarse debido a que los organismos masculinos con un mayor tamaño de cabeza y mandíbulas más robustas poseen ventajas durante el combate, por lo tanto, pueden producir una mayor fuerza de mordida y un agarre más fuerte (Herrel *et al.*, 1999) como arma durante el enfrentamiento o para retener a las hembras a lo largo del apareamiento (Lappin y Husak 2005; Luo *et al.*, 2012). De igual manera, es posible que las partes corporales exageradas, como el tronco, extremidades o la cola, puedan encontrarse relacionadas con el éxito de combate o la exhibición territorial en *S. spinosus* como en aquellos clados que demuestran un comportamiento territorial o de agresividad intraespecífico, respectivamente (Kratochvíl y Frynta, 2002). Asimismo, el éxito en el enfrentamiento generalmente se correlaciona con el tamaño del cuerpo (Olsson, 1992; Zucker y Murray, 1996), una característica con sesgo masculino, que también se encontró presente en la población de *S. spinosus* estudiada. El fenómeno del combate entre machos sugiere selección sexual para machos de mayor tamaño, por lo que puede predecir una correlación filogenética entre el DST con sesgo masculino y el comportamiento agresivo masculino, como una asociación evolutiva entre el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza con sesgo masculino y los combates intraespecíficos (Kratochvíl y Frynta, 2002).

Particularmente, debido a que los machos de *S. spinosus* exhibieron una mayor dimensión en la cabeza a comparación de las hembras, encontramos una correlación importante con lo que indica Andersson (1994), ya que este rasgo dimórfico es comúnmente registrado en reptiles escamosos. De esta manera, como ocurre en otras especies de lagartijas, un mayor tamaño de la cabeza pudo haber sido originado por medio de selección

sexual, a través de combates masculinos intraespecíficos (Carothers, 1984; Vitt y Cooper, 1985). Sin embargo, aunque en nuestra especie de estudio no se ha observado un comportamiento agresivo intraespecífico, si se ha documentado el patrón de DS en un mayor tamaño de la cabeza y/o mandíbula con sesgo masculino en otras especies dentro del género *Sceloporus* como en *S. minor* (donde se registró DST, en la cabeza y el fémur) (Ramírez-Bautista *et al.*, 2014) y *S. grammicus* (donde machos exhibieron un mayor ancho de la cabeza y longitud de la tibia y, además, se comprobó la selección interespecífica con rasgos relacionados al color y al comportamiento) (Hernández-Salinas *et al.*, 2010; Bastiaans *et al.*, 2014), por consiguiente, es posible que la selección sexual también se encuentre afectando a éste rasgo en *S. spinosus*, ya que de igual forma exhibió un mayor tamaño corporal y una diferenciación en la coloración asociada a los sexos. Igualmente, otros estudios más recientes sobre DS indican como causa probable de la diferencia intersexual en el tamaño de la cabeza a la selección sexual, como el de Fernández-Reinoso *et al.* (2021) para *H. andicola*, en donde los machos presentaron una cabeza más grande a comparación de las hembras, favoreciendo así la selección sexual el desarrollo de esta característica (Olsson *et al.* 2002; Cox y John-Alder, 2007b), ya que se encuentra particularmente asociada a comportamientos agresivos intra e interespecies (Hibbitts *et al.* 2005), cópula forzada con hembras (Zuffi *et al.* 2011), defensa de recursos (Vitt y Zani, 1996), así como adquisición y defensa territorial (Gruber y Henle, 2004). De igual manera, Cruz-Elizalde *et al.* (2020a) encontraron en *S aeneus* un DS en el ancho de la mandíbula con sesgo masculino. Sin embargo, al no presentar un alto solapamiento en los tipos de presas consumidos, se descartó que estas diferencias intersexuales en el ancho y largo del aparato bucal procedieran del uso en los recursos alimenticios, por lo tanto, estos resultados se explicaron, como indica Cruz-Elizalde *et al.* (2020a), mediante selección sexual (Cox *et al.*, 2003, 2007a), debido a que mayores dimensiones en la mandíbula (o la cabeza) proveen de una ventaja en el combate macho-macho para acceder a las hembras y en la defensa del territorio (Fitch, 1978; Cox *et al.*, 2003). Por lo cual, la selección sexual que es atribuida para el tamaño de la cabeza en *S. spinosus*, convendría ser evaluada mediante observaciones de comportamiento masculino, análisis en la fuerza de mordida, así como en la diferenciación de nicho trófico y de presa.

Por otra parte, con respecto a una mayor longitud del tronco en machos de *Sceloporus spinosus*, podemos argumentar que esta es una forma contraria a la común observada en reptiles escamosos (Olsson *et al.*, 2002), donde comúnmente la selección de

fecundidad que actúa sobre el tamaño de puesta o el volumen de puesta en las hembras podría promover así un tamaño de abdomen más grande en el sexo femenino (Shine 1989, Griffith 1990, Karlsson y Wickman 1990). Además, con relación a nuestros resultados se halla un trabajo realizado por Cruz-Elizalde *et al.* (2020b), donde encontraron también en *S. variabilis* un DST sesgado hacia los machos, sin embargo, de forma contraria a nuestra población de *S. spinosus*, al analizar la longitud del tronco esta característica fue de mayor dimensión en las hembras, donde éstas pueden verse favorecidas si poseen un tronco más grande ya que esto promueve el mantenimiento de los tamaños de nidada. Sin embargo, para nuestra especie es posible que como indica Greer (1989) la longitud más larga del tronco en los machos pueda ser ventajosa para el rendimiento en el desplazamiento, como se ha documentado en otras especies que viven en el suelo y llevan a cabo sus actividades en la hojarasca. Ya que *S. spinosus* se encuentra en ambientes compuestos por vegetación arbórea (Fitch, 1978), por cúmulos de rocas o de plantas del género *Cylindropuntia*, se puede presentar una selección para la elongación del cuerpo en *S. spinosus*. No obstante, aún no se tienen registros detallados para el uso de un microhábitat específico para cada sexo.

En cuanto al dimorfismo sexual en la longitud de las extremidades, se ha considerado a lo largo del tiempo con menos frecuencia en estudios que evalúan las diferencias intersexuales en lagartijas, aunque cuando es registrado en especies con DST (Butler y Losos, 2002; Malhotra y Thorpe, 1997; Powell y Russell, 1992) existe una tendencia en donde este rasgo es de una menor proporción en hembras. En *S. spinosus* se presenta este patrón, ya que los machos exhiben rasgos de extremidades anteriores y posteriores de mayor tamaño (longitud del fémur y del brazo) en comparación con las hembras de la misma especie. Tsuji *et al.* (1989) proporcionan evidencia donde la extensión de las extremidades traseras puede ser heredable en un intervalo de 10-66 % en *Sceloporus occidentalis*, por lo tanto, es probable que ocurra en otras especies del género, así como en *S. spinosus*. Nuestros resultados contrastan con lo que menciona Fitch (1978) para *S. spinosus*, pues considera presenta un cuerpo y apéndices relativamente cortos y gruesos, por sus características arbóreas; y también con un trabajo más reciente por Ramírez-Bautista *et al.* (2013), puesto que al cuantificar la longitud del antebrazo y la tibia en *S. spinosus*, no encontraron diferencias significativas ($P = 0.43$ y $P = 0.78$, respectivamente). Sin embargo, hallamos relación con lo que Cruz-Elizalde *et al.* (2020a, 2020b) encontraron para *S. aeneus* y *S. variabilis*, donde ambas especies presentaron una

mayor longitud del fémur, de la tibia y del antebrazo en los machos, atribuyendo así esta diferencia intersexual a una ventaja importante que permite a los machos escapar de los depredadores. De esta manera para *S. spinosus*, poseer apéndices de mayor tamaño puede permitir a los machos mejorar su velocidad de carrera (Irschick y Losos, 1998; Vitt y Zani, 1996), al aumentar la velocidad y la longitud de la zancada (Avery *et al.*, 1987), e igualmente perseguir a las hembras más eficazmente previo a la copula. Por lo tanto, extremidades más largas confieren a los machos de una ventaja para huir de los depredadores si su comportamiento durante la época reproductiva podría vulnerarlos frente a uno de ellos (Butler y Losos, 2002) compensado así una mayor presión de depredación (Nkosi *et al.*, 2004). Aunque también diferencias ecológicas intersexuales posiblemente se encuentran provocando la divergencia morfológica en las extremidades, como un distinto uso del hábitat entre machos y hembras (Butler y Losos, 2002). Sin embargo, existen pocos datos del uso de hábitat y de sustrato en *S. spinosus*, por lo que al igual que ocurre en *A. yassujica*, *S. spinosus* pudo haber desarrollado extremidades más grandes y un mayor tamaño corporal debido a la selección sexual (Karamiani *et al.*, 2015), donde los machos requieren de mayor agilidad para desplazarse al estar expuestos a depredadores y debido a esto al ser de mayor tamaño poseen extremidades más alargadas.

Otro rasgo de importancia morfológica es la longitud de la cola, donde en *S. spinosus* fue mayor en machos, coincidiendo con un patrón presente en lagartijas, ya que esta característica es dimórfica sí se exhibe DST (Chang y Oh, 2012). Una causa que explica esta mayor proporción de la cola en machos involucra una tasa de crecimiento elevada superior a la de las hembras para esta característica, lo que se relaciona a la necesidad energética para la producción de descendencia y por lo tanto la selección de fecundidad estaría actuando sobre las hembras (Zhang *et al.*, 2005). Otro factor importante que estaría regulando el crecimiento intersexual de la cola, promoviendo que los machos posean colas de mayor tamaño es la diferencia fisiológica de los machos, al necesitar espacio adicional en la cola para acomodar los hemipenes (Arnold, 1984). Además, es posible que los machos al encontrarse más expuestos a depredadores desarrollen colas más largas para poder escapar de estos (Karamiani *et al.*, 2015).

Por último, con relación a una mayor masa corporal en los machos de *S. spinosus*, a comparación de las hembras, esta puede estar relacionada con una capacidad superior para el combate o para el apareamiento, donde los machos desarrollen una mayor masa

muscular, permitiéndoles dominar a las hembras durante la cópula forzada o a sus antagónicos masculinos en la lucha territorial o de apareamiento (Schwarzkopf, 2005).

Alometría

Para *S. spinosus* Méndez-de la Cruz *et al.* (2013) determinaron que la madurez sexual se alcanza en promedio en una LHC de 71 mm, por lo tanto, de acuerdo a los datos obtenidos para nuestra población, el crecimiento que ocurre después de la maduración sexual posiblemente represente un 40.38% del crecimiento total en un espécimen de *S. spinosus*. De esta forma, el crecimiento alométrico probablemente constituye un factor importante en el desarrollo morfológico y de tamaño corporal para los organismos adultos. Los machos adultos de *S. spinosus* presentaron un mayor crecimiento en la LCA a comparación de las hembras, además el ACA fue mayor en machos también a pesar de ser un rasgo isométrico en ambos sexos. La LTR y PESO fueron dos rasgos que exhibieron un crecimiento hiperalométrico, donde se acentúan en los machos al madurar. Y por último tanto la LFED, LBRD y BCO no difirieron en las tasas de crecimiento intersexuales, donde el sexo de mayor tamaño mantuvo una proporción superior en contraste con las hembras. Por lo tanto, las trayectorias alométricas de la LCA, LTR y PESO, fueron importantes en la expresión del dimorfismo sexual en la forma corporal. De acuerdo a Zhao y Liu (2014), el ancho de la cabeza, así como las extremidades y la longitud de la cola son características relacionadas al rendimiento que pueden divergir antes que el tamaño corporal entre los sexos. Sin embargo, la tasa de crecimiento para cada una de estas características no fue relevante en la expresión del DSF en *S. spinosus*. Por otra parte, como indica Braña (1996), una hiperalometría en el abdomen femenino se explica de mejor manera por variables relacionadas a la inversión reproductiva, donde además puede reflejar el inicio de la diferenciación sexual entre los individuos más grandes. Por último, una cabeza más grande debería ser ventajosa para lograr un mayor éxito reproductivo de los lagartos machos, tanto en el contexto del combate macho-macho como para aumentar la eficacia en el sometimiento de las hembras durante la cópula (Carothers 1984, Edsman 1990, Hews 1990), es debido a esto que se interpreta la hiperalometría en la LCA y PESO como una consecuencia de la selección sexual en *S. spinosus*.

CONCLUSIÓN

- La población de *S. spinosus* de San Juan de los Llanos, Puebla exhibió un marcado dimorfismo sexual con sesgo masculino tanto en el tamaño, un patrón común encontrado en lagartijas del género *Sceloporus*, como en la forma corporal, donde los rasgos más importantes para determinarlo fueron el tamaño de la cabeza, la longitud de las extremidades, la longitud del tronco y la masa corporal.
- Es posible establecer que el dimorfismo sexual en tamaño y en la forma corporal fue concebido por una interacción de diferentes fuerzas selectivas, como la selección sexual para un mayor tamaño y rasgos morfológicos más desarrollados en machos y la selección de fecundidad para un crecimiento hiperalométrico del tronco en hembras.
- Las trayectorias alométricas solo fueron relevantes en una mayor exhibición de la LCA, LTR y PESO, por lo tanto, las tasas de crecimiento se deberían de considerar en estudios futuros para poder dilucidar los procesos ontogenéticos que puedan conducir la dirección del dimorfismo sexual en *S. spinosus*.
- Además, estudios de comportamiento, reproducción, divergencia de nicho trófico, microhábitat, termorregulación, regulación hormonal y de variación geográfica son requeridos para poder aproximar de mejor manera las causas del dimorfismo sexual en nuestra población y esclarecer el monomorfismo registrado en otras poblaciones de *S. spinosus*.
- Por último, nuestro estudio representa un aporte a la literatura sobre dimorfismo sexual en *S. spinosus*, mismo que aborda por primera vez la diferenciación morfológica de partes corporales entre los sexos que no habían sido consideradas previamente (LTR, LFED y LBRD) y la influencia de las trayectorias de crecimiento en la expresión de dimorfismo sexual.

REFERENCIAS

1. Anderson, R.A., & L.J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145–157.
2. Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. U.S.A.
3. Arnold, E. N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* 18: 127–169.
4. Avery, R. A., C. F. Mueller, S. M. Jones, J. A. Smith, & D. J. Bond. 1987. Speeds and movement patterns of european lacertid lizards: A comparative study. *Journal of Herpetology* 21: 324–329.
5. Bastiaans E., M. J. Bastiaans, G. Morinaga, J. G. C. Gaytán, J.C. Marshall, B. Bane, F. Méndez-de la Cruz, & B. Sinervo. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE* 9: e93197.
6. Benabid, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160–180.
7. Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511–523.
8. Butler, M. A., & J. B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean Anolis lizards. *Ecological Monographs* 72: 541–559.
9. Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *The American Naturalist* 124: 244–254.
10. Carpenter, G. 1995. The ontogeny of a variable social badge: throat color development in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Journal of Herpetology* 29: 7–13.

11. Censky, E. J. 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 221–225.
12. Chang, M.-H., & H.-S. Oh. 2012. Sexual size dimorphism of lacertid lizards from Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology* 26: 668–674.
13. CONAGUA. 2020. SMN-CG-GMC-SMAA-Climatología. Estaciones climatológicas. 21244. Tepeyahualco, Puebla. Pp. 1–14.
14. Cooper, W. E., Jr. & N. Greenberg. 1992. Reptilian coloration and behavior. Pp. 298–422, in C. Gans and D. Crews [Eds], *Biology of the Reptilia. Physiology* University of Chicago Press, USA.
15. Cooper, W. & L. Vitt. 1993. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour* 45: 683–693.
16. Corl, A., A. R. Davis, S. R. Kuchta, T. Comendant, & B. Sinervo. 2010. Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: a population-level comparative analysis. *Evolution* 64:79–96.
17. Cox, R. M. 2010. Body size and sexual dimorphism. Pp. 220–225, in M.D. Breed and J. Moore [Eds], *Encyclopedia of Animal Behavior*. Academic Press, Cambridge, Mass, USA.
18. Cox, R. M., M. M. Barrett, & H.B. John-Alder. 2008. Effects of food restriction on growth, energy allocation, and sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Canadian Journal of Zoology* 86: 268–276.
19. Cox, R. M., M. Butler, & H. B. John-Alder. 2007a. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Pp 38–49, in *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, UK.
20. Cox, R. M., & H. B. John-Alder. 2007b. Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphisms in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica* 63: 245–257.

21. Cox, R. M., S. Skelly, & H. B. John-Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653–1669.
22. Cox, R. M., V. Zilberman, & H. B. John-Alder. 2006. Environmental sensitivity of sexual size dimorphism: laboratory common garden removes effects of sex and castration on lizard growth. *Functional Ecology* 20: 880–888.
23. Cruz-Elizalde, R., & A. Ramírez-Bautista. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the rose-bellied lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central México. *Ecology and Evolution* 6: 1753–1768.
24. Cruz-Elizalde R., A. Ramírez-Bautista, & F. F. N. Cáceres-González. 2020a. Sexual dimorphism and feeding ecology of the blackbellied bunchgrass lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) in central Mexico. *South American Journal of Herpetology* 18: 46–55.
25. Cruz-Elizalde, R., A. Ramírez-Bautista, F. Rosas, A. Lozano, & F. Rodríguez-Romero. 2020b. Sexual dimorphism in size and shape among populations of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae). *Zoology* 140. 125781.
26. Darwin, C. R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. J. Murray, London.
27. Du, W. J., X. Ji, J. P. Zhang, X. F. Xu, & R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 443–453.
28. Du, W. J., T. R. Robbins, D. A. Warner, T. Langkilde, & R. Shine. 2014. Latitudinal and seasonal variation in reproductive effort of the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative Zoology* 9: 360–371.
29. Duncan, C. A., W. S. Cohick, & H. B. John-Alder. 2020. Testosterone reduces growth and hepatic *IGF-1* mRNA in a female-larger lizard, *Sceloporus undulatus*: Evidence

of an evolutionary reversal in growth regulation. *Integrative Organismal Biology* (Oxford, England) 2: obaa036.

30. Dunham, A. E., & D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects on size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist* 126: 231–257.
31. Duvall, D., & S. J. Beaupre. 1998. Sexual strategy and size dimorphism in rattlesnakes: integrating proximate and ultimate causation. *American Zoologist* 38: 152–165.
32. Edsman, L. 1990. Territoriality and competition in wall lizards. Ph.D. Thesis, University of Stockholm, Sweden.
33. Fairbairn, D. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659–687.
34. Fairbairn, D. 2013. *Odd couples. Extraordinary differences between the sexes in the animal kingdom.* Princeton University Press, Princeton and Oxford, USA and UK.
35. Fairbairn, D., W. Blanckenhorn, & T. Székely. 2007. *Sex, size and gender roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism.* Oxford University Press, UK.
36. Fenton, N.B., L. B. Arreguín, C. F. Méndez, & E. R. Arreguín. 2004. Purification and characterization of liver lectins from a lizard, *Sceloporus spinosus*. *Preparative Biochemistry and Biotechnology* 34: 153–168.
37. Fernandez-Reinoso, R. D., G. M. Blanco, J. C. Acosta, L. A. Corrales-Zuñiga, F. M. Valdez-Ovallez, & R. Acosta. 2021. Reproduction and sexual dimorphism of the endemic andean gecko *Homonota andicola* (Squamata: Phyllodactylidae) from central western Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 16: 553–561.
38. Fitch, H. S. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *University of Kansas Science Bulletin* 51: 441–461.
39. Fitch, H. S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication* 70:1–72.

40. Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in new world reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas* 76: 1–76.
41. Fitzgerald, L. A., C. W. Painter, T. J. Hibbits, W. A. Ryberg, & N. Smolensky. 2011. The range and distribution of *Sceloporus arenicolus* in Texas: Results of surveys conducted 8-15 June 2011. Texas. Retrieved from http://irnr.tamu.edu/media/285120/tx_dsl_final.pdf
42. Friesen C. R., A. F. Kahrl, & M. Olsson. 2020. Sperm competition in squamate reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 375: 20200079.
43. Forsman, A., & R. Shine. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology* 9: 818–828.
44. Galina-Tessaro, P., E. F. Aguilera-Miller, & S. T. Álvarez-Castañeda. 2015. Contribución a la distribución, ecología y estado de conservación de dos especies del género *Sceloporus*, endémicas de la región del Cabo, Baja California Sur, México. DF. Retrieved from <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfHK012.pdf>
45. Goldberg, S. R. 2014. Natural history: Reproduction in *Sceloporus angustus*. *Herpetological Review* 45: 699.
46. Greer, A. E. 1968. Clutch size in the scincid lizard genus *Emoia*. *Copeia*, 1968: 417–418.
47. Greer, A. E. 1989. *The biology and evolution of Australian lizards*. Surrey Beatty, NSW, Australia.
48. Griffith, H. 1990. Miniaturization and elongation in *Eumeces* (Sauria: Scincidae). *Copeia* 1990: 751–758.

49. Gruber, B., & K. Henle. 2004. Linking habitat structure and orientation in an arboreal species *Gehyra variegata* (Gekkonidae). *Oikos* 107: 406–414.
50. Grummer, J. A., M. L. Calderón-Espinosa, A. Nieto-Montes de Oca, E. N. Smith, F. R. Méndez-de la Cruz, & A. D. Leaché. 2015. Estimating the temporal and spatial extent of gene flow among sympatric lizard populations (genus *Sceloporus*) in the southern Mexican highlands. *Molecular Ecology* 24: 1523–1542.
51. Hair, A. R., R. Tatham, & W. Black. 1999. Análisis multivariante. Prentice Hall. España.
52. Hernández-Ibarra, X. 2005. Biodiversidad de la herpetofauna del municipio de Guadalcázar, San Luis Potosí, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
53. Hernández-Salinas U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique, & G. R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Herpetologica* 66:12–22.
54. Herrel, A, L. Spithoven, R. Van Damme, & F. De Vree. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13: 289–297.
55. Hews, D. K. 1990. Examining hypothesis generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution* 44: 1956–1966.
56. Hidalgo-Licona, F., R. Cruz-Elizalde, & A. Ramírez-Bautista. 2016. *Sceloporus spinosus* Wiegmann, 1828. Diet. *Mesoamerican Herpetology* 3: 487–488.
57. Hierlihy, C. A., R. Garcia-Collazo, C. B. Chavez-Tapia, & F. F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus*: support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1–6.

58. Huang, W. S. 1998. Sexual size dimorphism and microhabitat use of two sympatric lizards, *Sphenomorphus taiwanensis* and *Takydromus hsuehshanensis*, from the central highlands of Taiwan. *Zoological Studies-Taipei* 37: 302–308.
59. INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tepeyahualco, Puebla. México. Pp.02–09.
60. Irschick, D. J., & J. B. Losos. 1998. A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean anolis lizards. *Evolution* 52: 219–226.
61. Irschick, D. J., B. Vanhooydonck, A. Herrel, & J. Meyers. 2005. Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 211–221.
62. Ji, X., W. H. Zhou, X. D. Zhang, & H. Q. Gu. 1998. Sexual dimorphism and reproduction in the grass lizard *Takydromus septentrionalis*. *Russian Journal of Herpetology* 5: 44–48.
63. Jiménez-Arcos, V. H., S. Sanabria-Urbán, & 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.
64. Jin, Y. T., & N. F. Liu. 2007. Altitudinal variation in reproductive strategy of the toad-headed lizard *Phrynocephalus vlangalii* in North Tibet Plateau (Qinghai). *Amphibia-Reptilia* 28: 509–515.
65. John-Alder, H. B., R. M. Cox, & E. Taylor. 2007. Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 47: 258–271.

66. Karamiani, R., S. Dabid, & N. Rastegar-Pouyani. 2015. Sexual dimorphism of the yassujian lizard, *Apathya yassujica* (Nilson *et al.*, 2003) (Sauria: Lacertidae) from Iran. *Amphibian and Reptile Conservation* 9: 42–48.
67. Karlsson, B. & P. O. Wickman. 1990. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.). *Functional Ecology* 4: 609–617.
68. Katsikaros, K., & R. Shine. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 39–51.
69. Kratochvíl, L., & D. Frynta. 2002. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 527–532.
70. Kuo, C.-Y., Y.-T. Lin, & Y.-S. Lin. 2009. Sexual size and shape dimorphism in an agamid lizard, *Japalura swinhonis* (Squamata: Lacertilia: Agamidae). *Zoological Studies* 48: 351–361.
71. Lappin, A. K., & J. F. Husak. 2005. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist* 166: 426–436.
72. Leaché, A. D. 2010. Species trees for spiny lizards (Genus *Sceloporus*): Identifying points of concordance and conflict between nuclear and mitochondrial data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 162–171.
73. Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, & R. E. Ballinger. 1996. Ventral blue coloration and sexual maturation in male *Sceloporus gadoviae* lizards. *Journal of Herpetology* 30: 546–548.
74. Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, & R. E. Ballinger. 1999. Reproduction in Gadow's spiny lizard, *Sceloporus gadoviae* (Phrynosomatidae), from arid tropical México. *The Southwestern Naturalist* 44: 57–63.

75. Luo, L., Y. Wu, Z. Zhang, & X. Xu. 2012. Sexual size dimorphism and female reproduction in the white-striped grass lizard *Takydromus wolteri*. *Current Zoology* 58: 236–243.
76. Malhotra, A., & R. S. Thorpe. 1997. Size and shape variation in the Lesser Antillean anole, *Anolis oculatus* (Sauria: Iguanidae) in relation to habitat. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 53–72.
77. Mathies, T., & R. M. Andrews. 1995. Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: Implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104: 101–111.
78. Meiri, S., L. Avila, A. M. Bauer, D. G. Chapple, I. Das, T. M. Doan, P. Doughty, R. Ellis, L. Grismer, F. Kraus, M. Morando, P. Oliver, D. Pincheira-Donoso, M. A. Ribeiro-Junior, G. Shea, O. Torres-Carvajal, A. Slavenko, & U. Roll. 2020. The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and Biogeography* 29: 1515–1530.
79. Méndez-de la Cruz, F., M. Villagrán-Santa Cruz, M. López-Ortíz, & O. Hernández-Gallegos. 2013. Reproductive cycle of a high-elevation, oviparous lizard (*Sceloporus spinosus*: Reptilia: Phrynosomatidae). *The Southwestern Naturalist* 58: 54–63.
80. Molina-Borja M, M. Padron-Fumero, & T. Alfonso-Martin. 1998. Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (family Lacertidae). *Ethology* 104: 314–322.
81. Nkosi, W. T., N. J. L. Heideman, & J. H. Van Wyk. 2004. Reproduction and sexual size dimorphism in the lacertid lizard *Pedioplanis burchelli* (Sauria: Lacertidae) in South Africa. *Journal of Herpetology* 38: 473–480.
82. Olsson, M. 1992. Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 44: 386–388.

83. Olsson, M., R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari, and T. Madsen. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56:1538–1542.
84. Ortega-León, A. M., E. R. Smith, J. J. Zúñiga-Vega, & F. R. Méndez-de la Cruz. 2007. Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67: 492–502.
85. Oufiero, C. E., A. J. Smith, & A. J. Angilletta. 2007. The importance of energetic versus pelvic constraints on reproductive allocation by the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 513–521.
86. Parker, W. S., & E. R. Pianka. 1973. Notes on the ecology of the iguanid lizard *Sceloporus Magister* 29: 143–152.
87. Peña, D. 2002. Análisis de datos multivariados. McGraw Hill, España.
88. Pérez-Quintero, M. J., V. H. Jiménez-Arcos, & R. Cueva-del Castillo. 2019. The allometry of sexual dimorphism in *Sceloporus formosus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Copeia* 107: 475–480.
89. Pinto, A., H. Wiederhecker, G. Colli. 2005. Sexual dimorphism in the neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 127–137.
90. Pla, L. E. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. OEA (Organización de los Estados Americanos) USA.
91. Pollock, N. B., S. Feigin, M. Drazenovic, & H. B., John-Alder. 2017. Sex hormones and the development of sexual size dimorphism: 5 α -dihydrotestosterone inhibits growth in a female-larger lizard (*Sceloporus undulatus*). *The Journal of Experimental Biology*, 220: 4068–4077.

92. Powell, L. G., & A. P. Russell. 1992. Locomotor correlates of ecomorph designation in *Anolis*: an examination of three sympatric species from Jamaica. *Canadian Journal of Zoology* 70: 725–739.
93. Quintero-Díaz, G.E., C. Chávez-Floriano, & R.A. Carbajal-Márquez. 2013. *Sceloporus spinosus*. Eastern spiny lizard. Avian predation. *Herpetological Review* 44: 684.
94. R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Version 3.6.2. URL <https://www.R-project.org/>.
95. Ramírez-Bautista, A., R. Cruz-Elizalde, D. M. Galván-Hernández, U. Hernández-Salinas, & C. Berriozabal-Islas. 2020. Sexual dimorphism and reproductive characteristics of the cozumel spiny lizard, *Sceloporus cozumelae* (Squamata: Phrynosomatidae) from México. *Current Herpetology* 39: 19–27.
96. Ramírez-Bautista, A., R. Cruz-Elizalde, B.P. Stephenson, & U. Hernández-Salinas. 2021. Geographic variation in female body size and clutch size of the lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) in Mexico. *Acta Zoologica* 00: 1–9.
97. Ramírez-Bautista, A., R. Luría-Manzano, R. Cruz-Elizalde, N.P. Pavón, & L. David Wilson. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed spiny lizard, *Scelopors siniferus*, from the southern Pacific coast of México. *Salamandra* 51: 73–82.
98. Ramírez-Bautista, A., & N. P. Pavón. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 553–563.
99. Ramírez-Bautista, A., O. Ramos-Flores, B. P. Stephenson, & G. R. Smith. 2008. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar Region, San Luis Potosí, México. *Herpetological Journal* 18: 121–127.

100. Ramírez-Bautista, A., G. Smith, A. Leyte-Manrique, & U. Hernández-Salinas. 2013. No sexual size-dimorphism in the eastern spiny lizard, *Sceloporus spinosus*, from Guadalcazar, San Luis Potosi, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 58: 505–508.
101. Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, X. Hernández-Ibarra, U. Hernández-Salinas, R. Cruz-Elizalde, A. Lozano, & G. Smith. 2012. Reproductive strategy of male and female eastern spiny lizards *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from a region of the Chihuahuan Desert, México. *Acta Herpetológica* 7: 239–252.
102. Ramírez-Bautista, A., B. P. Stephenson, C. Serrano-Muñoz, R. Cruz-Elizalde, & U. Hernández-Salinas. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoologica* 95: 397–408.
103. Ramírez-Pinilla, M. P., M. L. Calderón-Espinosa, O. Flores-Villela, A. Muñoz-Alonso, & F. R. Méndez-de la Cruz. 2009. Reproductive activity of three sympatric viviparous lizards at omiltemi, Guerrero, Sierra Madre del Sur, México. *Journal of Herpetology* 43: 409–420.
104. Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization in *Anolis lineatopus*. *Proceedings of the United States National Museum* 122:1–79.
105. Rensch, B. 1950. Die abh angigkeit der relativen sexual differenz von der korpengr osse. *Bonner Zoologische Beitr age* 1: 58–69.
106. Rensch, B. 1960. *Evolution above the species level*. Columbia University Press, USA.
107. Restrepo, L. F., S. L. Posada, & R. R. Noguera. 2012. Aplicaci n del an lisis por componentes principales en la evaluaci n de tres variedades de pasto. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 25: 258–266.

108. Ribeiro, L., M. Kolodiuk, & E. Freire. 2010. Ventral colored patches in *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae): Sexual dimorphism and association with reproductive cycle. *Journal of Herpetology* 44: 177–182.
109. SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* 30 diciembre, 2010.
110. Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474–477.
111. Schwarzkopf, L. 2005. Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). *Herpetológica* 61: 116–123.
112. Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419–461.
113. Shine, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist* 135: 278–283.
114. Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38: 622–630.
115. Smith, G., & J. Lemos-Espinal. 2003. Body size, sexual dimorphism, and clutch size in two populations of the lizard *Sceloporus ochoteranae*. *Southwestern Naturalist* 48: 123–126.
116. Smith, H., & E. Taylor. 1966. Herpetology of México. Annotated checklist and keys to amphibians and reptiles. Pp. 610. In E. Lundberg & A. Maryland [Eds.], A reprint of Bulletins 187, 194 and 199 of the United States National Museum with a list of subsequent taxonomic innovation, USA.

117. Stamps, J. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of Linnean Society* 50: 123–145.
118. Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. Pp. 169–204. In R. B. Huey, E. R. Pianka & T. R. Schoener [Eds] *Lizard ecology: studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press. USA.
119. Stat Soft Inc. Statistica (data analysis software system), version 8. 2007.
120. Tinkle, D. W., H. M. Wilbur, & S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55–74.
121. Torres-Barragán, C. A., U. Henández Salinas & A. Ramírez-Bautista. 2020. Do growth rate and survival differ between undisturbed and disturbed environments for *Sceloporus spinosus* Wiegmann, 1828 (Squamata: Phrynosomatidae) from Oaxaca, Mexico? *Amphibian & Reptile Conservation* 14: 43–54.
122. Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 139–179. In B. Campbell [Eds], *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine, Chicago, IL. USA.
123. Valdéz-González, M. A. 1998. Contribución al Conocimiento de los Patrones Reproductivos y Aspectos Alimenticios de Dos Especies de Lagartijas, *Sceloporus spinosus spinosus* y *Sceloporus horridus horridus* (Lacertilia: Phrynosomatidae). Unpublished Licenciatura thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, México.
124. Valdéz-González, M. A., & A. Ramirez-Bautista. 2002. Reproductive characteristics of the spiny lizards, *Sceloporus horridus* and *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal of Herpetology* 36:36–43.
125. Valencia-Limón, E. R., R. Castro-Franco, & M. G. Bustos Zagal. 2014. Dimorfismo sexual y ciclo reproductor de *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta zoológica mexicana*, 30: 91–105.
126. Velasco, J. & A. Herrel. 2007. Ecomorphology of Anolis lizards of the Chocó Region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ectomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 29–39.

127. Villagrán-Santa Cruz, M., O. Hernández-Gallegos, & F. R. Méndez-de La Cruz. 2009. Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus mucronatus* with comments on intraspecific geographic variation. *Western North American Naturalist* 69: 437–446.
128. Vitt, L. J. 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986: 773–786.
129. Vitt, L. J., & J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproduction effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *American Naturalist*, 112: 595–608.
130. Vitt, L. J. & W. E. Cooper. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 63: 995–1002.
131. Vitt, L. J., & P. A. Zaani. 1996. Ecology of the elusive tropical lizard *Tropidurus* [equal *Uracentron*] *flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rainforest of Ecuador. *Herpetologica* 52: 121–132.
132. Warton, D. I., R. A. Duursma, D. S. Falster, & S. Taskinen. 2012. smatr 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257–259.
133. Watkins, G. G. 1996. Proximate causes of sexual size dimorphism in the Iguanian lizard *Microlophus occipitalis*. *Ecology* 77: 1473–1482.
134. Whiting, M., K. Nagy, & P. Bateman. 2003. Evolution and maintenance of social status signaling badges: experimental manipulations in lizards. Pp. 47–82. In: S. F. Fox, J. K. McCoy & T. A. Baird [Eds.], *Lizard Social Behavior*, Johns Hopkins University Press, USA.

135. Wiens, J. J., K. H. Kozak, & N. Silva. 2013. Diversity and niche evolution along aridity gradients in north american lizards (Phrynosomatidae). *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 67: 1715–1728.
136. Wikelski, M., V. Carrillo, & F. Trillmich. 1997. Energetic limits to body size in a grazing reptile, the Galapagos marine iguana. *Ecology*. 78: 2204–2217.
137. Wikelski, M., & F. Trillmich. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: and island comparison. *Evolution*. 51: 922–936.
138. Williams, T.M., & S.B. Carroll. 2009. Genetic and molecular insights into the development and evolution of sexual dimorphism. *Nature Review Genetics* 10: 797–804.
139. Zhang X. D., X. Ji, L. G. Luo, J. F. Gao, & L. Zhang. 2005. Sexual dimorphism and female reproduction in the Qinghai toad-headed lizard *Phrynocephalus vlangalii*. *Acta Ecologica Sinica* 51: 1006–1012.
140. Zhao, W., & N.-F. Liu. 2014. The Proximate Causes of Sexual Size Dimorphism in *Phrynocephalus przewalskii*. *PLOS ONE* 9: 1–9.
141. Zucker, N., & L. Murray. 1996. Determinants of dominance in the tree lizard *Urosaurus ornatus*: the relative importance of mass, previous experience and coloration. *Ethology* 102: 812–825.