



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Instituto de Biología
Zoología

Patrones evolutivos de las trayectorias ontogenéticas en el cráneo de pares de especies de iguanas del género *Ctenosaura* (Reptilia-Squamata-Iguanidae) en simpatria

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ORIENTACIÓN SISTEMÁTICA

PRESENTA:

CHRISTIAN MARISCAL RAMOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR, VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DOCTOR, MARK EARL OLSON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DOCTOR, JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Zoología

Patrones evolutivos de las trayectorias ontogenéticas en el cráneo de pares de especies de iguanas del género *Ctenosaura* (Reptilia-Squamata-Iguanidae) en simpatria

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ORIENTACIÓN SISTEMÁTICA**

PRESENTA:

CHRISTIAN MARISCAL RAMOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR, VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DOCTOR, MARK EARL OLSON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DOCTOR, JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA**

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2013

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de marzo de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA) del alumno MARISCAL RAMOS CHRISTIAN con número de cuenta 98275966 con la tesis titulada "PATRONES EVOLUTIVOS DE LAS TRAYECTORIAS ONTOGENÉTICAS EN EL CRANEO DE PARES DE ESPECIES DE IGUANAS DEL GENERO CTENOSAURA (REPTILIA-SQUAMATA-IGUANIDAE) EN SIMPATRIA", realizada bajo la dirección del DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES:

Presidente: DR. FRANCISCO ROBERTO VERGARA SILVA
Vocal: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
Secretario: DR. MARK EARL OLSON
Suplente: DRA. ABIGAIL MEZA PEÑALOZA
Suplente: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de mayo de 2013.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

A Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM por su apoyo económico a través del programa Fomento a la Graduación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar a los estudiantes de posgrado la prerrogativa de una beca con la cual podemos dedicarnos a nuestros proyectos de tiempo completo.

Al Instituto de Biología por apoyarme en mi trabajo de campo.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso por su guía, ayuda y apoyo durante el desarrollo de este proyecto.

Al Dr. Mark E. Olson por sus valiosos consejos y observaciones, las cuales me permitieron ampliar mi visión del proyecto en particular y de la biología en general.

Al Dr. Jesús Alvarado por su apoyo, consejo y sobre todo por su amistad, los cuales han sido de vital importancia dentro y fuera del contexto académico.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A Claudia, Bartolino, Malaquías y Celerino por abrir las puerta de su casa y de su corazón a mí y a los demás estudiantes e investigadores.

A Paco y Ángel por la valiosa ayuda que me prestaron durante la colecta de los ejemplares estudiados.

A todos los pobladores de la comunidad de Nizanda por su gran hospitalidad.

Al Instituto de Biología por apoyarme en mi trabajo de campo.

Al Hospital de Mascotas Banfield y a su personal por su ayuda para obtener las radiografías de los ejemplares.

Al Hospital Veterinario de Especialidades UNAM por permitirme hacer algunas pruebas radiográficas.

Las colectas de ejemplares se llevaron a cabo bajo el permiso de colecta “SEMARNAT SGPA/DGVS/05622/08” otorgado al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

DEDICATORIA

A mi esposa y a mi familia por el apoyo y el amor que me han brindado.

ÍNDICE

Resumen	10
Abstract	11
Introducción	12
Antecedentes	15
Estudios sobre los cambios morfológicos durante la ontogenia.	15
<i>Ctenosaura pectinata</i> y <i>Ctenosaura oaxacana</i> como modelo de estudio.....	16
Preguntas de investigación e hipótesis	18
Objetivos	19
Método	20
Área de colecta.....	20
Obtención y preparación de ejemplares.....	20
Obtención de datos morfométricos.	21
Forma y tamaño utilizado técnicas de morfometría geométrica.	24
Método para poner a prueba las hipótesis planteadas.....	24
Resultados	28
Diferencias craneanas en hembras y machos adultos de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	28
Dimorfismo sexual del cráneo de <i>Ctenosaura pectinata</i>	30
Diferencias en la morfología del cráneo entre <i>Ctenosaura oaxacana</i> y <i>C. pectinata</i>	36
Discusión	44
Dimorfismo sexual del cráneo de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	44
Estado preliminar de las trayectorias ontogenéticas descritas en el presente trabajo	45

Dimorfismo sexual y cambios ontogenéticos en el cráneo de <i>C. pectinata</i>	46
Comparación de la morfología craneana a través de las ontogenias de <i>Ctenosaura</i> . <i>pectinata</i> y <i>C. oaxacana</i>	50
Trayectorias ontogenéticas o trayectorias alométricas	51
Alcances y limitaciones de los modelos utilizados	53
Conclusiones y trabajos a futuro	54
Bibliografía	56

RESUMEN

El género *Ctenosaura* presenta una gran variación morfológica inter e intraespecífica y dimorfismo sexual. Está dividido en tres subgéneros de acuerdo a caracteres morfológicos. Uno de estos subgéneros, *C. (Enyalosaura)*, está compuesto por especies más pequeñas que el resto de las iguanas de *Ctenosaura*. La evolución de la vida puede ser entendida como la evolución de las ontogenias, por lo tanto la variación morfológica observada en *Ctenosaura* es el resultado de la evolución de las ontogenias de este taxón. Los cráneos de *C. pectinata* y *C. oaxacana*, dos especies simpátricas, fueron usados como modelo para estudiar la variación morfológica de *Ctenosaura* a través de la ontogenia. Se utilizaron técnicas de morfometría geométrica para contestar tres preguntas relacionadas con la variación morfológica en *Ctenosaura*: 1) ¿Presenta *C. oaxacana* dimorfismo sexual en la forma y el tamaño del cráneo? 2) ¿Cuáles son las diferencias entre las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras de *C. pectinata*? 3) ¿Cuáles son las diferencias entre las trayectorias ontogenéticas *C. pectinata* y *C. oaxacana*? Este estudio mostró que el cráneo de *C. oaxacana* presenta dimorfismo sexual en lo que respecta a la forma y al tamaño, teniendo que los machos tienen cráneos más grandes. Los machos y hembras de *C. pectinata* tienen cambios morfológicos similares durante su ontogenia, pero los machos acumulan cambios morfológicos extras conservando el mismo patrón alométrico. El resultado de esto es que los machos sean peramórficos con respecto a las hembras. Los cráneos de *C. pectinata* y *C. oaxacana* son diferentes debido a que tienen patrones de alometría diferente durante sus ontogenias.

ABSTRACT

The genus *Ctenosaura* has great intra and interspecific morphological variability and sexual dimorphism. It was divided into three subgenus based on morphological characters. One of these, *C. (Enyalosaurus)*, is composed of species that are smaller than the rest of the *Ctenosaura* iguanas. The evolution of life can be understood by the evolution of ontogeny, and then the morphological variation observed in *Ctenosaura* is the result of the evolution of the ontogeny in this taxon. Skulls of *C. pectinata* and *C. oaxacana*, two sympatric species, were used as model to understand the morphological variability in *Ctenosaura* trough ontogeny. Geometric morphometrics was used to answer three questions about morphological variation in *Ctenosaura*: 1) Does the skull of *C. oaxacana* has sexual dimorphism in shape and size? 2) What are the differences between ontogenetic trajectories of males and females in *C. pectinata*? 3) What are the differences between ontogenetic trajectories of *C. pectinata* and *C. oaxacana*? This study shows that the skull *C. oaxacana* has sexual dimorphism in shape and size having males larger skulls. The males and females of *C. pectinata* have similar morphological changes during their ontogeny, and males accumulate extra morphological changes with the same allometric pattern. This caused that the males are peramorphic compared to females. Skulls of *C. pectinata* and *C. oaxacana* are different because they have different allometric patterns during their ontogenies.

INTRODUCCIÓN

La evolución de las especies puede entenderse como el cambio de las ontogenias a través del tiempo y los caracteres, incluyendo los morfológicos, son consecuencia de la evolución de las ontogenias. Esto es debido a que las innovaciones y modificaciones ontogenéticas de los seres vivos a través del tiempo han originado la aparición de novedades evolutivas (Amundson 2005). Esta es la razón por la cual varios trabajos biológicos, incluyendo este, se han centrado en estudiar el desarrollo de los seres vivos.

Los estudios de los cambios ontogenéticos de los organismos se puede realizar en varios niveles de organización biológica (Gilbert *et al.* 1996, Richardson 1999, Love 2006). Existen líneas de investigación a nivel genético (por ejemplo, el estudio de los genes homólogos, Allen 2007, Wourms 2007, Muragaki *et al.* 1996). También, se encuentran trabajos a nivel histológico; por ejemplo, la identificación de organizadores e inductores en etapas tempranas del desarrollo (i.e. Allen 2007) y además los estudios de cambio de patrones histológicos a través de las ontogenias (i.e. Richardson & Oelschläger 2002, Olson 2007). A nivel fisiológico, hay disertaciones que tratan sobre la intervención, el establecimiento y las constricciones de los sistemas fisiológicos (i.e. Burggren & Warburton 2004). A nivel morfológico, también se han hecho publicaciones; algunos ejemplos son aquellas donde se señala el cambio de unidades morfológicas típicas como repuestas a modificaciones en niveles de organización inferior (i.e. Muragaki *et al.* 1996, Post & Innis 1999) o aquéllas que describen los cambios morfológicos a través de la ontogenia (i.e. Gould 1977, McKinney & McNamara 1991, Müller & Wagner 1991, Rice 1997, Mitteroecker *et al.* 2004a, b, Mitteroecker *et al.* 2005).

Los estudios sobre los cambios de los caracteres morfológicos durante la ontogenia tienen un gran valor. Este tipo de estudios genera un panorama general de los niveles más altos de organización biológica (Love 2006), y correlaciona las diferencias estructurales con su función (Davis 1949). Estos estudios permiten la observación y la comparación de los patrones de cambio morfológico durante el desarrollo de los organismos. La descripción de estos patrones sirve como punto de inicio para dilucidar los procesos que los originan.

A partir de la segunda mitad del siglo XX se incrementó el número de trabajos que abordaron el surgimiento de la diversidad morfológica a partir de los cambios morfológicos en la ontogenia. Una gran cantidad de ellos postularon que muchos de los cambios morfológicos son producto de procesos heterocrónicos; es decir, se deben a modificaciones temporales dentro del desarrollo con respecto a la ontogenia ancestral (Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, McKinney 1988, McKinney & McNamara 1991). La heterocronía puede causar diferencias en las ontogenias a nivel intra e interespecífico. Si las diferencias se presentan a nivel interespecífico, la información filogenética nos puede ayudar a dilucidar cuál es la ontogenia ancestral para después compararla con las ontogenias actuales. En el caso de las variaciones intraespecíficas, se comparan las secuencias ontogenéticas que presenta la especie estudiada para observar los cambios temporales entre las dos ontogenias (Gould 1977, McNamara 1995, McNamara 2012).

La popularidad de la heterocronía llegó a tal grado que se creó un sesgo que la hizo el principal factor responsable de los cambios de las ontogenias a nivel macroevolutivo. La implementación de técnicas de morfometría geométrica en la comparación de los cambios morfológicos ha demostrado la frecuencia y la importancia de los procesos no heterocrónicos en los cambios morfológicos en las ontogenias de distintos linajes (Zelditch & Fink 1996, Zelditch 2001).

Este trabajo buscó documentar la variación morfológica a través de la ontogenia en dos especies del género *Ctenosaura*. Se decidió trabajar con el género *Ctenosaura* porque en este taxón encontramos una gran variación morfológica. Muestra de esto es la subdivisión de este género en los subgéneros *C. (Ctenosaurus)*, *C. (Loganosaurus)* y *C. (Enyalosaurus)* con base en la diversidad de sus rasgos fenotípicos (Köhler & Klemmer 1994). La diversidad morfológica dentro de este grupo de iguanas también se expresa en el dimorfismo sexual de algunas especies (Arcos-García *et al.* 2001, Buckley 1997, Köhler 2002). Las especies objetos de este estudio son *C. pectinata* (Wiegmann 1834) y *C. oaxacana* (Köhler & Klemmer 1994).

La especie *Ctenosaura oaxacana* pertenece al subgénero *C. (Enyalosaurus)*. Este subgénero se caracteriza por madurar sexualmente en tallas relativamente pequeñas (Köhler & Klemmer 1994). Varias de sus especies se encuentran en simpatría con otras especies del

género *Ctenosaura*. *C. oaxacana* se encuentra en simpatría con poblaciones de *C. pectinata*. Una de las principales metas de este proyecto es conocer si los caracteres morfológicos que presentan el cráneo de *C. oaxacana* son paedomórficos con respecto a *C. pectinata*, poniendo en evidencia la intervención de procesos heterocrónicos en la evolución de estas iguanas.

La iguana *Ctenosaura pectinata* pertenece al subgénero *C. (Ctenosaurus)*. Esta especie presenta un marcado dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza (Arcos-García *et al.* 2001). Este dimorfismo es común en los reptiles (Fitch 1981, Kaliontzopoulou *et al.* 2008) y normalmente se debe a la adaptación de los adultos a sus roles reproductivos (Fairbairn 1997). Se analizó la secuencia de cambios morfológicos que presentan hembras y machos durante el desarrollo, para determinar si el dimorfismo sexual de esta especie es el resultado de eventos heterocrónicos.

ANTECEDENTES

Estudios sobre los cambios morfológicos durante la ontogenia

Tras el derrumbe de la ley biogenética de Haeckel (1866), los estudios dedicados a los cambios morfológicos durante la ontogenia tuvieron un fuerte declive (Amundson 2005). Esto provocó que durante la primera mitad del siglo XX las publicaciones sobre el desarrollo se centraran en la experimentación (Amundson 2005).

Las publicaciones que describen los cambios morfológicos a través de la ontogenia resurgieron en la segunda mitad del siglo XX. El libro “Ontogeny and Phylogeny” (Gould 1977), fue uno de los trabajos que retomó la relación de la ontogenia y la filogenia dentro del proceso evolutivo. En el libro se propuso un modelo para reconocer los casos donde la ontogenia recapitula la filogenia, involucrando la comparación entre los cambios morfológicos y de tamaño a través de la ontogenia de un organismo con aquellos expresados en la ontogenia de su ancestro. El modelo es conocido como de reloj (Gould 1977, Alberch *et al.* 1979) y sus resultados son distintos tipos de heterocronía.

La publicación del libro “Ontogeny and Phylogeny” (Gould 1977) provocó un incremento en la cantidad de proyectos enfocados en el tema de la heterocronía. Algunos de estos trabajos que abordaron el estudio de los cambios de los patrones morfológicos a través de la ontogenia se realizaron con la técnica de “Análisis de Trayectorias Ontogenéticas”, la cual fue desarrollada por Alberch *et al.* (1979). El análisis de trayectorias ontogenéticas es un refinamiento del modelo de reloj en donde tiempo, tamaño y forma se convierten en ejes de un espacio tridimensional. En este espacio se observa cómo se va transformándose la forma del organismo durante su ontogenia. A este comportamiento se le conoce como trayectoria ontogenética. Este método siempre da como resultado distintos tipos de heterocronía, aunque las diferencias morfológicas no sean resultado de eventos heterocrónicos.

Varios autores buscaron soluciones para el sesgo que presentaban los resultados del análisis de trayectorias ontogenéticas original (Rice 1997, Zelditch & Fink 1996, Mitteroecker *et al.* 2004a,b, Mitteroecker *et al.* 2005). Rice (1997) postuló que los cambios morfológicos lineales deben expresarse en una tasa uniforme a través del tiempo. Esto

permite confirmar que los cambios sean enteramente heterocronicos. Otros autores propusieron analizar el comportamiento de las trayectorias ontogenéticas en un morfoespacio usando técnicas multivariadas o de morfometría geométrica (Zelditch & Fink 1996, Mitteroecker *et al.* 2004a,b Mitteroecker *et al.* 2005). Algunos de estos autores han señalado que hay heterocronía si las trayectorias ontogenéticas se traslapan en el morfoespacio (Mitteroecker *et al.* 2004 a,b, Mitteroecker *et al.* 2005)

Otro tema debatido acerca de los análisis de trayectorias ontogenéticas es sobre la inclusión del tamaño, el tiempo o ambos en este tipo de estudios. Tanto el tiempo de vida, como el tamaño de los organismos deberían ser incluidos en cualquier análisis de trayectorias ontogenéticas; sin embargo, muchas veces sólo se incluye el tamaño por causas de logística. Muchos trabajos que no tienen el eje temporal dentro de su análisis usan el cambio de tamaño como *proxy* del tiempo; sin embargo, esta práctica ha despertado polémica. Hay estudios que demuestran que las inferencias de cambios heterocronicos a partir de los estudios alométricos no son válidos (Godfrey & Sutherland 1995, Lieberman *et al.* 2007). Estos estudios comprueban que el eje del tiempo es necesario para verificar si los cambios heterocronicos son resultado de un cambio en el inicio, término o aceleración de un proceso ontogenético.

En contraparte, los estudios que utilizan la información de la forma y tamaño durante la ontogenia son importantes ya que estas dos variables tienen una estrecha relación biológica (Strauss 1982, Rosell & Olson 2007). Otra opción es la construcción de escalas de tiempo relativo a partir de eventos ontogenéticos para ser usadas en lugar del tiempo absoluto (Hall & Miyake 1995, Smith 2001, Lieberman *et al.* 2007). No obstante, este tipo de escalas pueden verse afectadas por los mismos cambios en la ontogenia que se quieren dilucidar con estos modelos.

Ctenosaura oaxacana y Ctenosaura pectinata como modelo de estudio

Existen distintas publicaciones relacionadas con los aspectos evolutivos del género *Ctenosaura*. Etheridge (1982), Buckley (1997), Köhler *et al.* (2000) han generado distintas hipótesis filogenéticas. Hasbun *et al.* (2005) y Zarza *et al.* (2008) han documentado la influencia de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en la evolución del género *Ctenosaura*, desde el punto de vista de la genética de poblaciones.

El presente estudio se desarrolló con el propósito de aportar información sobre los procesos involucrados en la evolución del género *Ctenosaura* a partir de la interpretación de las variaciones morfológicas de estos organismos durante su ontogenia. El trabajo se enfocó en conocer la secuencia de cambios de los caracteres morfológicos durante el desarrollo de los individuos de las poblaciones de *C. oaxacana* y *C. pectinata* que habitan en la comunidad de Nizanda, en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México; mediante técnicas de morfometría geométrica.

La especie *Ctenosaura oaxacana* es endémica del istmo de Tehuantepec. Esta especie fue separada de la especie *C. quinquecarinata* de acuerdo a estudios morfológicos publicados por Köhler & Klemmer (1994). Análisis moleculares recientes muestran diferencias haplotípicas en marcadores mitocondriales que sustentan la taxonomía propuesta (Hasbun *et al.* 2005). Aunque la especie *C. oaxacana* está en simpatria con algunas de las poblaciones de *C. pectinata* en Oaxaca, no hay estudios que revelen si presentan algún tipo de competencia entre ellas.

La especie *Ctenosaura pectinata*, perteneciente al subgénero *C. (Ctenosaurus)*, se distribuye en la parte occidental de México y en el istmo de Tehuantepec, (Köhler & Klemmer 1994). Análisis recientes relacionan las poblaciones de *C. pectinata* del istmo de Tehuantepec con poblaciones de su grupo hermano *C. acanthura* (Zarza *et al.* 2008) en el golfo de México.

La decisión de trabajar con la morfología craneana se debe a que se ha reportado una importante variación morfológica en la cabeza de los adultos de las especies incluidas en este estudio (Arcos-García *et al.* 2001, Buckley 1997, Köhler *et al.* 2000, Köhler 2002), y a que el cráneo se encuentra bajo diversas presiones de selección debido a la variedad de funciones vitales que desarrolla, como son: la alimentación, el apareamiento, la adquisición y defensa del territorio entre otras (Kaliontzopoulou *et al.* 2008).

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS DE TRABAJO

- ¿Existe un dimorfismo sexual en la morfología del cráneo en los adultos de *Ctenosaura oaxacana*?
 - Hipótesis: La especie *C. oaxacana* presenta un dimorfismo sexual en la forma y tamaño del cráneo. Esta hipótesis se fundamenta en el hecho de que el dimorfismo en la región cefálica es común en el género *Ctenosaura* (Arcos-García 2001 *et al*, Buckley 1997, Köhler 2002) y en varios grupos de reptiles (Agamidae: Thompson & Withers 2005; Eublepharidae: Kratochvil & Frynta 2002; Gekkonidae: Saenz & Conner 1996; Lacertidae: Braña 1996; Gvoždík & Van Damme 2003; Bruner *et al.*, 2005).
- ¿El surgimiento del dimorfismo sexual en *C. pectinata* es resultado de que ambos géneros presentan la misma serie de cambios morfológicos durante su ontogenia?
 - Hipótesis: Machos y hembras de *Ctenosaura pectinata* presentan la misma serie de cambios morfológicos. Este tipo de comportamiento da como resultado las expresiones morfológicas típicas de la heterocronía (Alberch *et al.* 1979, McNamara 2012), y se han reportado la presencia de eventos heterocrónicos en el surgimiento del dimorfismo sexual en diversos taxa de reptiles (Hews 1996; Watkins 1996; Fairbairn, 1997).
- ¿Las diferencias morfológicas del cráneo entre los adultos de las especie *Ctenosaura pectinata* y *C. oaxacana* son producto de la misma serie de cambios morfológicos durante su ontogenia?
 - Hipótesis: Las diferencias morfológicas entre las dos especies se debe a la misma serie de cambios morfológicos en el cráneo. Hay una gran cantidad de trabajos que documentan la influencia de procesos heterocrónicos en la evolución de distintos taxas (i.e. Alberch & Alberch 1981, Wake 1980, Fink 1981, McKinney 1988, McKinney & McNamara 1991) por lo cual es viable encontrar que las diferencias morfológicas son resultado de la hipótesis aquí planteada, ya que estas son expresiones morfológicas típicas de la hetrocronía (Alberch *et al.* 1979, McNamara 2012).

OBJETIVOS

- Comparar la morfología craneana y la relación del tamaño de la cabeza con el resto del cuerpo entre machos y hembras adultos de *Ctenosaura oaxacana*.
- Describir y comparar los cambios en la morfología craneana de machos y hembras de *C. pectinata* durante su ontogenia y verificar si la expresión morfológica descrita es característica de procesos heterocrónicos.
- Describir y comparar la serie de cambios morfológicos que afecta el cráneo de los individuos de *C. oaxacana* y *C. pectinata* durante su ontogenia y verificar si estos cambios son los esperados al encontrarnos frente a procesos heterocrónicos.

MÉTODO

Área de colecta

La comunidad de Nizanda se encuentra en el estado de Oaxaca dentro del municipio de Asunción Ixtaltepec, en las coordenadas geográficas 16° 39' N y 95° 00' W con una altura promedio de 200 msnm. El clima predominante es tropical seco con una marcada estacionalidad en la época de lluvias (Aw0) y una temperatura promedio anual de 27.3° C. Las lluvias se presentan durante los meses de mayo a octubre; mientras que la época seca se extiende en los meses restantes. Consta de tres tipos principales de vegetación: Selva media subperenifolia, selva baja caducifolia y selva baja espinosa (Pérez *et al.* 1998).

La especie *Ctenosaura pectinata* es consumida por las comunidades locales. La caza de esta iguana ocurre todo el año, pero es más intensa durante los meses de marzo y abril, cuando las hembras grávidas ovopositan en tierras bajas. La especie *Ctenosaura oaxacana* no es consumida por los lugareños; sin embargo, su hábitat se ve fuertemente dañado por las actividades de desmonte que se realizan en la región.

La simpatría que presentan las especies *Ctenosaura pectinata* y *C. oaxacana* en la zona aunada al conocimiento que tienen los habitantes de Nizanda de las especies estudiadas, el cual fue de suma importancia, fueron las principales razones por las cuales se decidió trabajar en el área.

Obtención y preparación de los ejemplares

Se utilizaron ejemplares de *Ctenosaura oaxacana* y *C. pectinata*. Los ejemplares se obtuvieron a partir de distintas fuentes. Los ejemplares de hembras adultas de *C. pectinata* ya se encontraban depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR en el Instituto de Biología de la UNAM) y provenían de la localidad Nizanda; los ejemplares adultos machos de *C. pectinata* y todos los ejemplares de *C. oaxacana* fueron colectados en la misma localidad durante la temporada de campo 2008-2009. Finalmente los ejemplares crías de *C. pectinata* nacieron en semicautiverio. Las crías nacidas en semicautiverio eclosionaron de huevos ovopositados en encierros en el área de colecta. Las hembras que pusieron los huevos fueron liberadas después del proceso de ovoposición. Todos los

ejemplares referidos en este trabajo se prepararon con la técnica de esqueletopexia y se encuentran depositados en la CNAR.

En este trabajo se utilizaron un total 33 ejemplares de los cuales cinco corresponden a hembras adultas de *Ctenosaura pectinata* y con números de catálogo en la CNAR IBH13312, IBH13314, IBH13315, IBH13318, IBH13319; cuatro corresponden a machos adultos de *Ctenosaura pectinata* y los números que les fueron asignados por el colector son MARCCp01, MARCCp02, MARCCp03, MARCCp04; cinco corresponden a crías macho de *C. pectinata* y sus números asignados durante la colecta fueron MARCCpmc01, MARCCpmc02, MARCCpmc06, MARCCpmc14, MARCCpmc19; dos corresponden a crías hembras de *C. pectinata* y sus números de colector son MARCCphc17, MARCCphc20; seis corresponden a hembras adultas de *C. oaxacana* y los números que les fueron asignados por su colector son MARCO03, MARCO06, MARCO12, MARCO16, MARCO18, MARCO21; seis corresponden a machos adultos de *C. oaxacana* y sus números de colector son MARCO02, MARCO04, MARCO07, MARCO11, MARCO13, MARCO20; y los 5 últimos corresponden a crías de *C. oaxacana* y se les asignaron los siguientes números de colector MARCCo01c, MARCCo02c, MARCCo03c, MARCCo04c, MARCCo07c.

Obtención de los datos morfométricos

Los estudios morfológicos realizados en este trabajo se llevaron a cabo con técnicas de morfometría geométrica. El primer paso para obtener los datos morfométricos fue tomar fotografías del cráneo de todos los ejemplares desde su vista dorsal y lateral izquierda. Se crearon patrones de landmarks y semilandmarks para analizar las fotografías con técnicas de morfometría geométrica. Con MakeFan6 (Sheets 2005) se construyeron los patrones de abanicos para colocar los semilandmarks y con tpsDig2.10 (Rohlf 2006) se digitalizaron los landmarks y semilandmarks. Una vez que se seleccionaron estos parámetros se empleó el programa CoordGen6f (Sheets 2000) para superponer los patrones de landmarks y semilandmarks y obtener las coordenadas Procrustes (Rohlf 1990) y el programa Semiland6 (Sheets 2003) para ajustar sus grados de libertad. Las coordenadas Procrustes se utilizaron como base de los procedimientos de morfometría geométrica. A continuación se describe los patrones de landmarks y semilandmarks utilizados en este trabajo.

Patrón de landmarks y semilandmarks utilizado para analizar la morfología craneana de los ejemplares desde su vista dorsal.

Este patrón consta de 16 landmarks (Figura 1): el primero fue puesto en el punto donde se une el premaxilar con los dos huesos nasales; el segundo y tercer landmarks en los puntos donde se unen los huesos nasales con los maxilares y los prefrontales; el cuarto y quinto en el punto donde se unen los huesos prefrontales y nasales con el frontal; el sexto y séptimo landmarks en el punto más posterior de los huesos nasales; el octavo y noveno landmarks en el punto más posterior de los huesos prefrontales; el décimo landmark en el foramen pineal; el décimo primero y décimo segundo landmarks en el punto donde se unen los postorbitales con los huesos frontal y parietal; el décimo tercero y décimo cuarto en el punto más posterior de la sutura entre los huesos postorbitales con el parietal; y el décimo quinto y décimo sexto landmarks se pusieron en el punto donde se unen los huesos escamosos con el parietal. Además, se delimitó el contorno del cráneo con 20 semilandmarks.

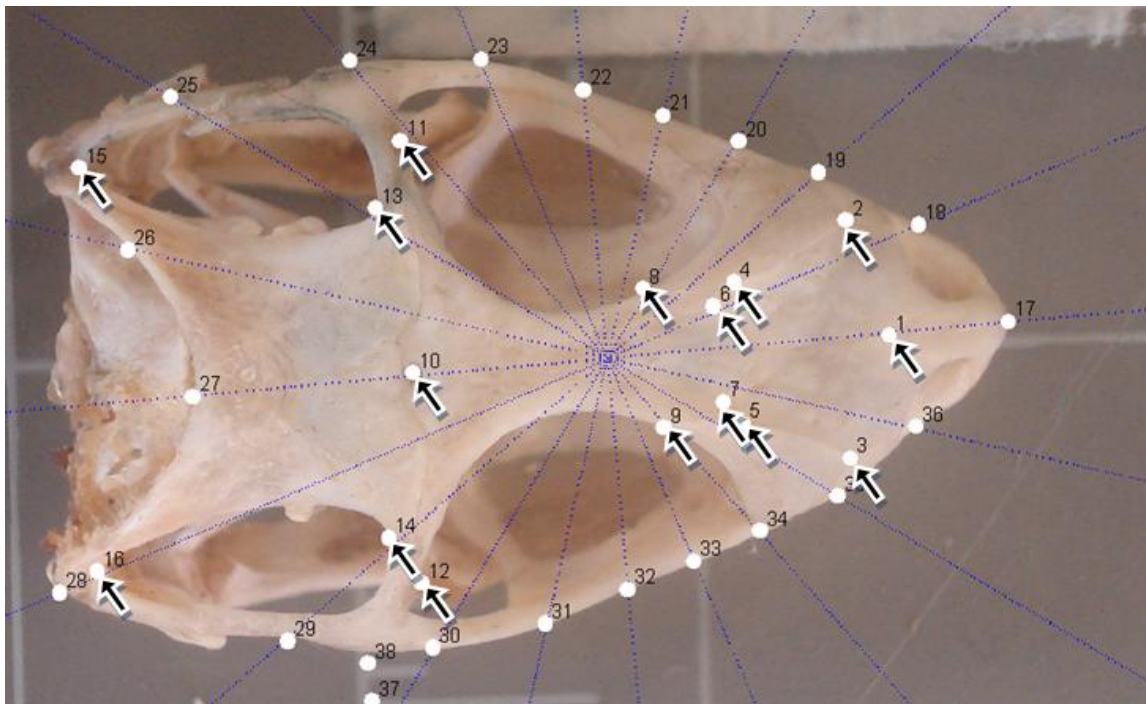


Figura 1. Patrón de landmarks y semilandmarks utilizados para analizar la forma del cráneo desde su vista dorsal. Los landmarks están señalados con flechas.

Patrón de landmarks y semilandmarks utilizado para analizar la morfología craneana de los ejemplares desde su vista lateral izquierda.

Este patrón consta de 10 landmarks (Figura 2): el primero se puso en el punto más ventral de la sutura entre el hueso premaxilar y el maxilar; el segundo landmark en el punto donde la sutura entre el hueso nasal y el maxilar llega a la fenestra exonarina; el tercer landmark en el punto donde se unen el maxilar con el lacrimal y el jugal; el cuarto landmark en el punto en que se unen el hueso prefrontal con el lacrimal y el maxilar; el quinto landmark en el punto más posterior de la sutura entre el jugal y el maxilar; el sexto landmark en el punto más anterior de la sutura entre el jugal y el postorbital; el séptimo landmark sobre la misma sutura que el landmark anterior pero en su parte más posterior; el octavo landmark en el punto donde se unen el hueso postorbital con el postfrontal y el frontal; el noveno landmark en el punto más posterior del postorbital; el décimo landmark se puso en el punto más posterior del escamoso. Además se utilizaron 22 landmarks para estudiar los cambios en la forma del contorno.

En los análisis hechos con la morfología lateral izquierda se excluyeron a los ejemplares MARCCpmc14 y MARCCpmc19 ya presentaban algunas fracturas que impidieron digitalizar el patrón de landmarks completo.

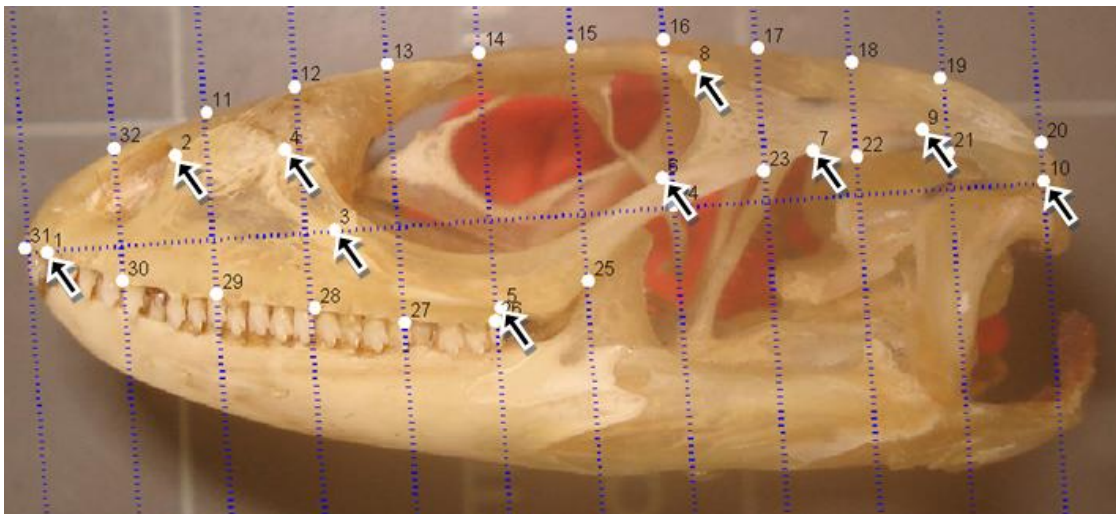


Figura 2. Patrón de landmarks y semilandmarks utilizados para analizar la forma del cráneo en su vista lateral. Los landmarks están señalados con flechas.

Forma y tamaño utilizando técnicas de morfometría geométrica

Las técnicas de morfometría geométrica están basadas en el concepto matemático de forma, que se define como toda la información geométrica que resulta después de que se eliminan los efectos de localización, rotación y escala de un objeto (Kendall 1977). Al eliminar los efectos de la escala en este tipo de estudios, se separan completamente las variables morfológicas del tamaño. De esta forma un organismo con crecimiento isométrico durante su ontogenia no presentaría diferencias entre la forma de una cría y un adulto. Así mismo, cuando los cambios morfológicos se deben al cambio de proporción de un elemento del objeto de estudio, se estará evitando incluir la variable tamaño en la descripción de los cambios morfológicos.

Para estudiar los cambios en el tamaño se utiliza el tamaño del centroide. El centroide es el centro de la figura que se va a analizar, y la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias entre el centroide y los landmarks se le llama tamaño del centroide (Zelditch *et al.* 2004).

Debido a que no se cuenta con el tiempo de vida de todos los ejemplares trabajados, la variable tiempo no se incluyó en el presente trabajo. En este trabajo se compararon los cambios morfológicos con la variable tamaño y no con el tiempo.

Metodología para poner a prueba las hipótesis planteadas

Método para probar que machos y hembras de Ctenosaura oaxacana presenta diferencias en la morfología del cráneo

Se utilizaron los ejemplares machos y hembras adultos de *C. oaxacana* con el fin comparar la morfología craneana desde su vista dorsal y lateral. Para comparar la morfología se utilizó el estadístico “F, Procrustes” (Zelditch *et al.* 2004) utilizando un bootstrap con 4900 repeticiones con el programa TwoGroup 6h (Sheets 2000).

Método para probar que machos y hembras de Ctenosaura oaxacana presenta diferencias en el tamaño del cráneo.

Se utilizaron los ejemplares de machos y hembras adultos de *C. oaxacana*. Como medida del tamaño del cráneo se usó el tamaño del centroide, la cual se obtuvo con el programa CoordGen6f (Sheets 2000). Se realizó un prueba de *t* de Student con el programa Past 2.07 (Hammer & Harper 2009-2012) en la que se comparó el tamaño de centroide de ambos

sexos. Para poner a prueba si hay diferencias entre la proporción del cráneo con respecto al resto del cuerpo se realizó una prueba de *t* en la que se comparó la razón entre el tamaño del centroide y la longitud hocico cloaca, utilizando el programa Past 2.07 (Hammer & Harper 2009-2011).

Método para probar que el dimorfismo sexual en la morfología craneana de Ctenosaura pectinata es producto de la misma serie de cambios morfológicos durante su ontogenia.

Se utilizaron los ejemplares crías y adultos de *C. pectinata*. Se hicieron tres análisis a cada conjunto de datos recopilados a partir de las fotografías. La primera prueba se hizo para corroborar que los cráneos de ambos géneros presentan diferencias netamente morfológicas. Las dos siguientes pruebas se hicieron para describir el comportamiento de las trayectorias ontogenéticas en el morfoespacio y observar su comportamiento. Si las trayectorias se superponen se puede asumir que las dos especies siguen la misma serie de cambios morfológicos durante su desarrollo pero que estos ocurren en distintos tiempos y/o tamaños, como se muestra en la Figura 3 (Mitteroecker *et al.* 2004a,b, Mitteroecker *et al.* 2005).

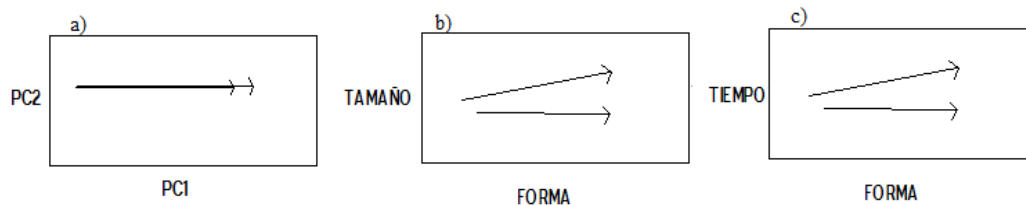


Figura 3. a) Si las dos trayectorias ontogenéticas se superponen en la morfoespacio será válida la hipótesis de heterocronía, b) y c) después se podrán incluir las variables tamaño y tiempo en la comparación para poder clasificar el tipo de heterocronía.

La primera prueba consistió hacer una comparación de la morfología craneana con el estadístico “F Procrustes” (Zelditch *et al.* 2004), con la finalidad de comprobar el posible dimorfismo sexual entre machos y hembras adultos de *C. pectinata* a nivel completamente morfológico.

La segunda prueba fue construir un morfoespacio para explorar el comportamiento de las trayectorias ontogenéticas mediante el análisis de componentes principales (PCA, por

sus siglas en inglés), que es una herramienta descriptiva en la estadística multivariada. A partir de las coordenadas Procrustes se obtuvieron los tamaños del centroide y las deformaciones parciales, estas últimas son las diferencias geométricas entre las coordenadas Procrustes de cada ejemplar. Con las deformaciones parciales se hizo el PCA para poder explorar el comportamiento de las trayectorias ontogenéticas en el morfoespacio. Cabe destacar que en los análisis de PCA realizados a partir de datos de morfometría geométrica los cambios morfológicos que representan cada eje se expresan en forma de gradillas de deformación. Todo esto se hizo con el programa PCAgen6n (Sheets 2001).

La tercera prueba estadística que se utilizó fué el análisis de comparación de ecuaciones de regresión. Esta es una prueba de estadística inferencial que consiste en comparar las trayectorias ontogenéticas de las dos especies de iguana como si se tratara de dos vectores, con la finalidad de verificar si ambos llevan la misma dirección y sentido. Se crea alrededor de cada vector un cono que representa el intervalo de confianza de cada trayectoria. Los intervalos de confianza se construyeron al 95 percentil usando un bootstrap de 3600 repeticiones. Si al comparar los vectores alguno de ellos cae en el intervalo de confianza del otro se acepta la hipótesis estadística de que ambos tienen la misma dirección y sentido. Este análisis se hizo con el software VecCompare6 (Sheets 2000).

Se estimaron las longitudes de las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras a partir de la distancia Procrustes máxima presente entre dos individuos del mismo género. Después se analizaron los cambios de la forma junto con los cambios de tamaño del cráneo para ver cómo se comporta la morfología craneana con respecto al crecimiento. Para lograr este fin se hicieron regresiones, utilizando el programa Regress6k (Sheets 2004), de los datos morfométricos con respecto del tamaño del centroide y el logaritmo natural del tamaño del centroide.

Método para poner a prueba que las diferencias morfológicas entre los adultos de Ctenosaura oaxacana y C. pectinata se deben a la misma serie de cambios morfológicos durante su ontogenia.

Los análisis relacionados con la comprobación de la presente hipótesis se hicieron con todos los ejemplares de *C. oaxacana* y *C. pectinata*, para así poder comparar los cambios

morfológicos del cráneo que sufran ambas especies. Con la finalidad de poner a prueba esta hipótesis se hicieron varios estudios. Primero se comparó la morfología de las crías de las dos especies y después la morfología de los adultos de ambas iguanas. Para comparar la morfología entre las crías de ambas especies se utilizó el estadístico “F Procrustes” (Zelditch *et al.* 2004) utilizando un bootstrap de 4900 repeticiones. Se hizo una prueba similar para comparar las diferencias morfológicas de los adultos. Estas pruebas se realizaron con el programa TwoGroup versión 6h (Sheets 2000).

El siguiente paso consistió en analizar si ambas trayectorias se superponen en el morfoespacio. La comparación de las trayectorias se hizo a partir de un PCA de las variables morfológicas con el programa PCAgen6n (Sheets 2000). Después se utilizó la prueba de análisis de comparación de ecuaciones de regresión, la cual es un análisis de estadística inferencial, utilizando el programa vecCompare6 (Sheets 2000). Este análisis consiste en hacer una regresión de ambas trayectorias con respecto al logaritmo del tamaño del centroide. Una vez realizadas las regresiones se calculó el ángulo entre los vectores y los intervalos de confianza de los ángulos de cada uno de los vectores al 95° percentil, usando un bootstrap de 3600 repeticiones. El último paso de esta prueba fue comparar el ángulo entre los vectores con los intervalos de confianza de cada ángulo, si el ángulo entre los vectores es menor que alguno de los intervalos de confianza, se acepta la hipótesis nula de que las dos trayectorias tienen la misma dirección, comprobando que se superponen en el morfoespacio.

Se analizaron los cambios morfológicos que sufren los cráneos de ambas especies junto con los cambios de tamaño, para observar cómo se comportan los cambios de la forma con respecto al crecimiento. Para lograr este fin se hicieron regresiones de los datos morfométricos con respecto del tamaño del centroide y el log del tamaño del centroide, utilizando el programa Regress6k (Sheets 2001).

RESULTADOS

Diferencias craneanas en hembras y machos adultos de *Ctenosaura oaxacana*

La prueba de t en la que se compara el tamaño del centroide de ambos sexos, después de comprobar que estos datos presentaban una distribución normal y varianzas similares, dio un valor de $p < 0.05$; revelando una diferencia estadísticamente significativa entre machos y hembras. Sin embargo, al comparar la razón entre el tamaño del centroide y la longitud hocico cloaca de machos y hembras se observó que no existen diferencias significativas en la proporción de la cabeza con respecto al cuerpo entre ambos sexos. Este resultado indicó que los machos tienen un cráneo de mayor tamaño porque son proporcionalmente más grandes. Los valores de la longitud hocico-cloaca, del tamaño de centroide y la razón entre estos dos valores se muestran en el Cuadro 1; las gráficas de cajas en la que se compara el tamaño del cráneo y la razón entre el tamaño del cráneo y la longitud hocico cloaca de ambos sexos se muestra en la Figura 4.

Cuadro 1. Longitud hocico-cloaca, tamaño del centroide del cráneo y la razón entre ellos de hembras y machos de la población de *C. oaxacana*.

Machos			Hembras		
Long HCL (mm)	Tamaño del Centroide	Razón de las anteriores	Long HCL (mm)	Tamaño del Centroide	Razón de las anteriores
104	621.704	5.97792308	109	510.887	4.6870367
125	653.863	5.230904	122	555.579	4.55392623
153	737.969	4.8233268	145	574.64	3.96303448
165	834.513	5.05765455	137	582.34	4.25065693
150	844.354	5.62902667	120	676.789	5.63990833
			130	708.576	5.45058462

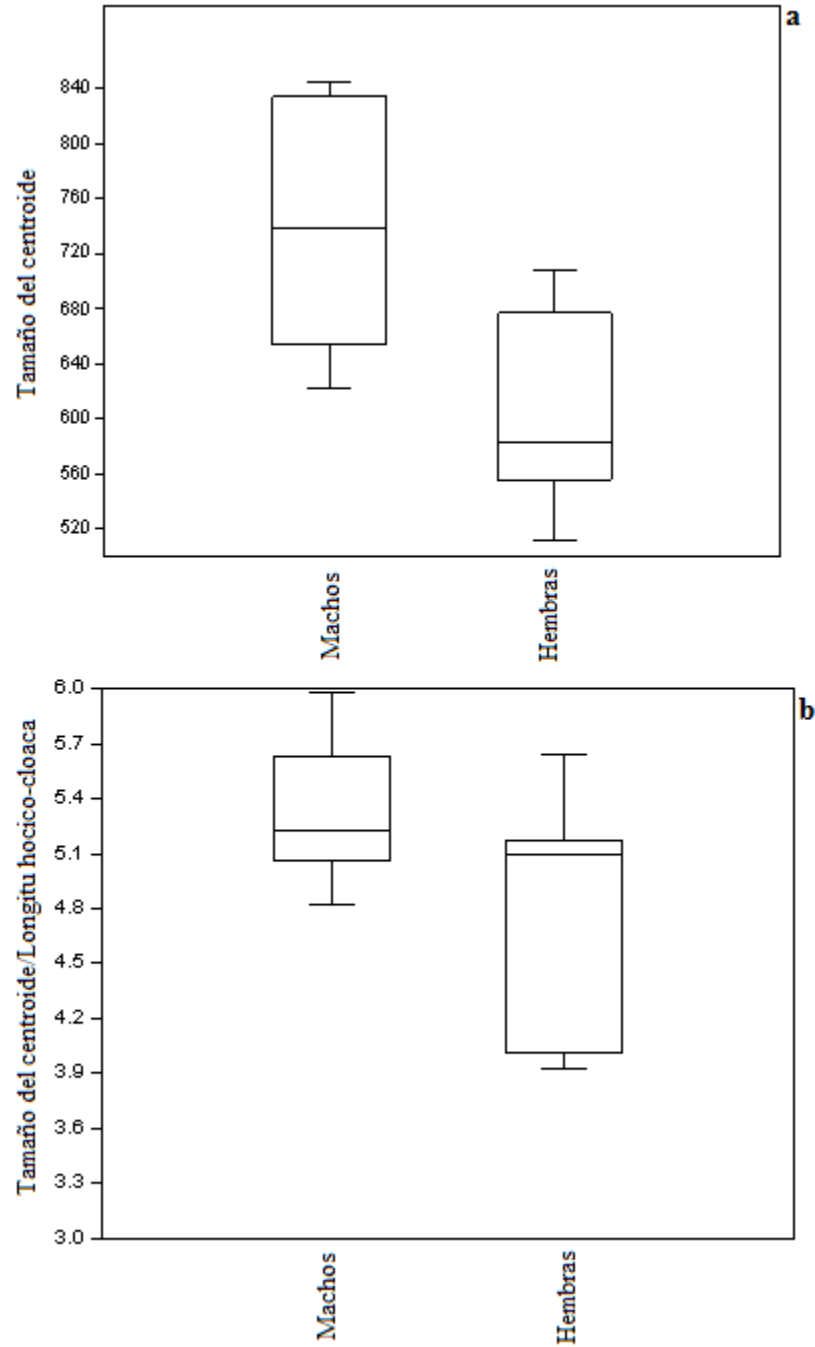


Figura 4. Gráfica de cajas en *Ctenosaura oaxacana* de a) tamaño del centroide en hembras y machos de; b) de la razón del tamaño del centroide y la longitud hocico cloaca en machos y hembras.

En el caso de la morfología craneana el estadístico de “F Procrustes” también dio un resultado de $P < 0.05$ para los análisis de la vista dorsal y lateral, por lo cual podemos afirmar que hay un dimorfismo sexual en la especie *C. oaxacana* en lo referente a la forma del cráneo. Las principales diferencias entre los adultos de ambos sexos es que los machos presentan la zona parietal un poco más ancha y los procesos supratemporales del hueso parietal mucho más desarrollados que en las hembras. En la Figura 5 se muestran las diferencias morfológicas entre machos y hembras adultos.

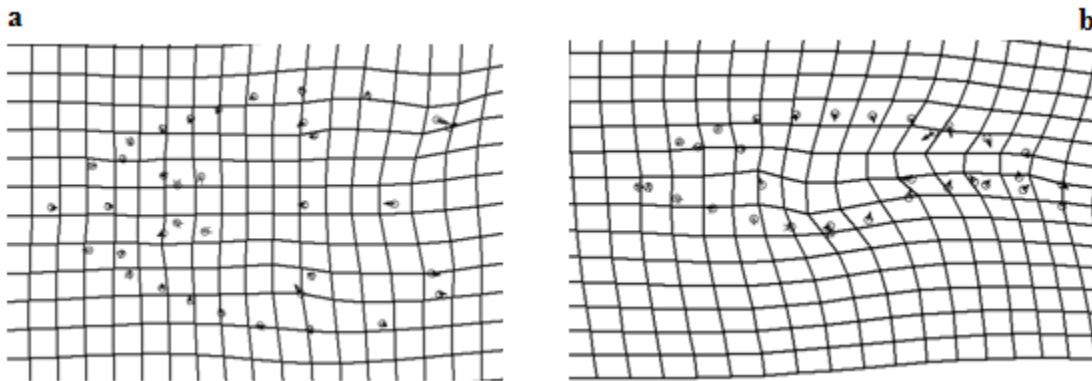


Figura 5. Gradillas de deformación que muestran los cambios necesarios para llegar de la morfología craneana de la hembra a la del macho en *C. oaxacana*, a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

Dimorfismo sexual del cráneo de *Ctenosaura pectinata*

Las pruebas de “F Procrustes” en las que se compara la morfología craneana de los adultos de *C. pectinata* indicaron que los machos y las hembras presentan morfologías diferentes, ya que en el caso del análisis hecho con las fotografías de la vista dorsal el valor de $P < 0.05$; en el caso de la vista lateral el valor de $P > 0.05$. Sin embargo, basta comprobar que hay variación estadísticamente significativa en la vista dorsal para probar que los dos géneros de esta especie presentan morfologías distintas.

El PCA realizado a partir de las fotografías de la vista dorsal de los cráneos muestra un patrón en el que las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras se sobreponen, lo

cual indica que las dos trayectorias se comportan de manera similar. El primer componente principal tiene un porcentaje de variación explicada del 75.6%. En este componente se separan los individuos adultos de las crías. Los demás componentes tienen un porcentaje de variación muy baja, teniendo el segundo componente un 6.9% de la variación explicada. En la Figura 6 se muestra el gráfico de los dos primeros componentes del PCA, en donde se puede ver como se distribuyen en el morfoespacio machos y hembras. Las crías están agrupadas en el extremo positivo del primer componente principal y los adultos en el extremo negativo del mismo.

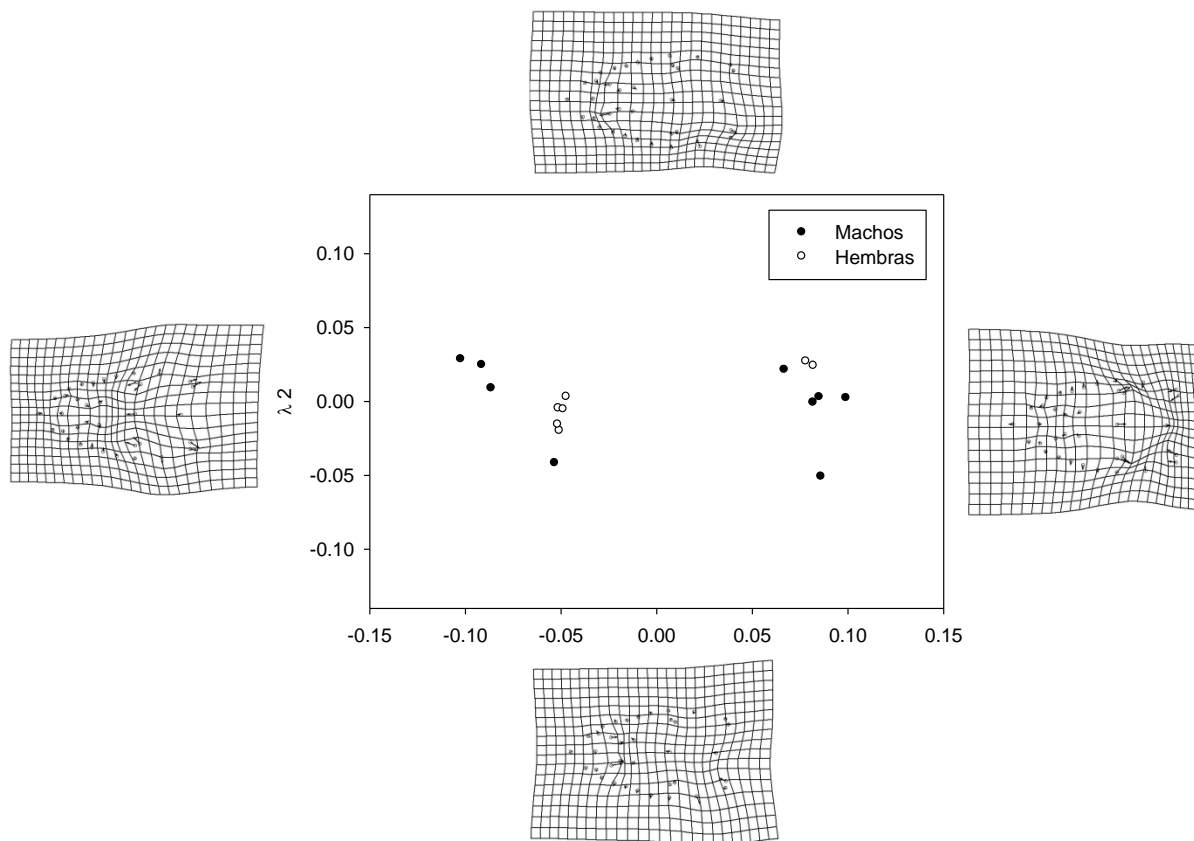


Figura 6. Primer y segundo componentes principales del PCA realizado a partir de la vista dorsal de machos y las hembras de *C. pectinata* y las gradillas de deformación que representa el cambio morfológico en cada uno de los componentes.

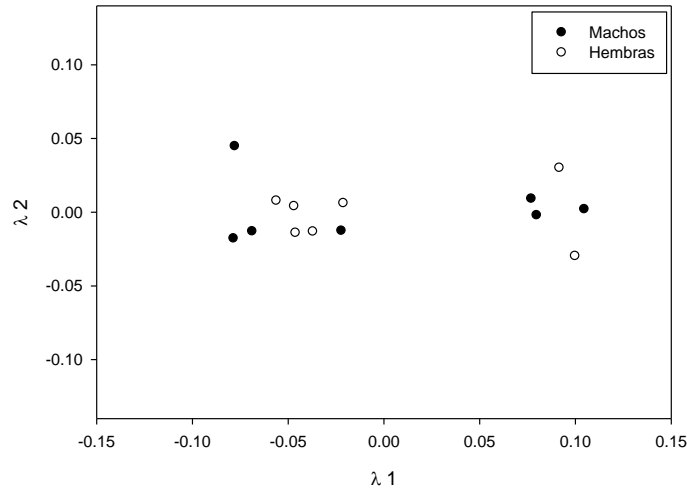


Figura 7 . Primer y segundo componentes principales del PCA realizado a partir de la vista lateral de machos y las hembras de *C. pectinata* y las gradillas de deformación que representa el cambio morfológico en cada uno de los componentes.

El PCA realizado a partir de las fotografías de la vista lateral izquierda tiene resultados similares a los realizados con las fotografías de la vista dorsal. Este análisis muestra que las trayectorias de machos y hembras se superponen en el morfoespacio. El primer componente de este análisis es el único con un porcentaje de variación explicada significativo. Este primer componente cuenta con el 78.4 % de la variación explicada mientras que el segundo cuenta con un 5.7% de la variación. En la Figura 7 se muestra el gráfico de los dos primeros componente en donde se puede ver como se distribuyen en el morfoespacio machos y hembras. Las crías están en el extremo positivo del primer componente principal y los adultos en el extremo negativo del mismo.

Los análisis de comparación de las ecuaciones de regresión señalan que los dos sexos siguen la misma serie de cambios morfológicos. El análisis a partir de la vista dorsal del cráneo dio como resultado que el ángulo entre los dos vectores es de 24.2° mientras que el intervalo de confianza del ángulo del vector de las hembras es de 28.9° y el intervalo de confianza del ángulo del vector de los machos es de 23.5° . El análisis realizado con la vista lateral izquierda del cráneo dio como resultado un ángulo entre los vectores de 16.6° mientras que el intervalo de confianza del ángulo del vector de las hembras es de 24.6° y el intervalo de confianza del ángulo del vector de los machos es de 20.1° . Las pruebas anteriores indican que hay diferencias morfológicas significativas entre machos y hembras y que ambos géneros siguen la misma serie de cambios morfológicos en el cráneo durante su ontogenia. Ahora veamos cuales son los cambios morfológicos que sufre *C. pectinata* durante su crecimiento.

Las gradillas de deformación obtenidas de los análisis morfométricos indican que el cráneo sufre un alargamiento acompañado de una compresión relativa sobre los ejes lateral y dorso-ventral, la pérdida de convexidad de la parte dorsal, el incremento relativo del área temporal y la transformación del borde posterior, el cual se torna cóncavo por el decremento del ángulo que forman los procesos supratemporales del hueso parietal. Esta última modificación da como resultado que los cráneos de los adultos tengan un contorno posterior cóncavo en forma de “V”. Las diferencias entre machos y hembras adultos radica en que en los machos son más marcados los cambios antes descritos. En las Figuras 8 y 9 se muestran las gradillas de deformación que representan los cambios morfológicos que sufren hembras y machos de la especie *C. pectinata* durante sus ontogénias y en la figura 10 se

muestran las gradillas de deformación que muestran las diferencias morfológicas entre hembras y machos adultos.

En el caso de los machos se observa que la mayor distancia encontrada entre una cría y un adulto es de 0.1653 en el análisis dorsal y de 0.1682 en el análisis lateral, mientras que en las hembras la mayor distancia encontrada es de 0.1306 en la vista dorsal y de 0.1212 en la vista lateral. Estos resultados indican que la trayectoria ontogenética de los machos es más grande que la de las hembras; es decir, que los machos sufren los mismos cambios morfológicos que las hembras para finalmente acumular algunos cambios extras que dan origen al dimorfismo sexual en la forma del cráneo.

En la Figura 11 se muestra el gráfico de las distancias Procrustes contra el tamaño del centroide. En este gráfico se observa perfectamente como los cambios morfológicos que sufren los machos son mayores que los que sufren las hembras. En la Figura 12 se grafican las distancias Procrustes contra el log del tamaño del centroide. La regresión hecha a partir de las fotografías de la vista dorsal del cráneo con el log del tamaño del centroide registro un coeficiente de correlación igual a 0.95, en el caso de los datos obtenidos a partir de las fotografías de la vista lateral izquierda del cráneo dieron como resultado que los cambios morfológicos y el log del tamaño del centroide presentan una correlación de 0.98; mostrando que los cambios morfológicos están fuertemente ligados al crecimiento del cráneo.

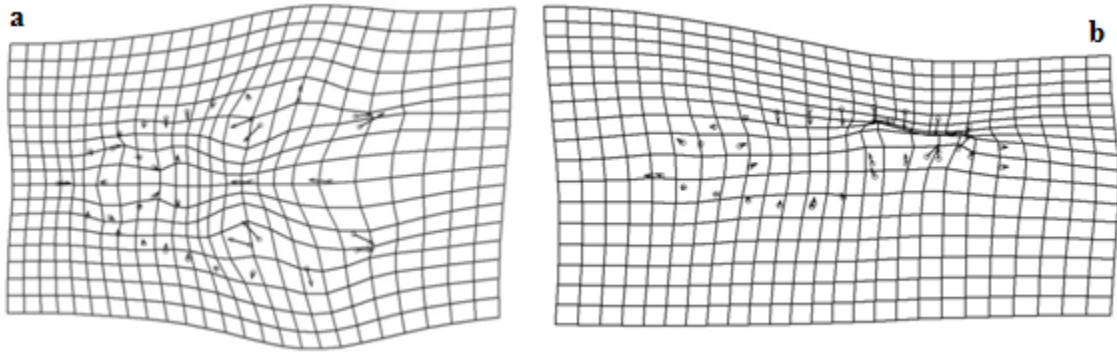


Figura 8. Gradillas de deformación que representan los cambios que sufre el cráneo de las hembras de *C. pectinata* durante el crecimiento; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

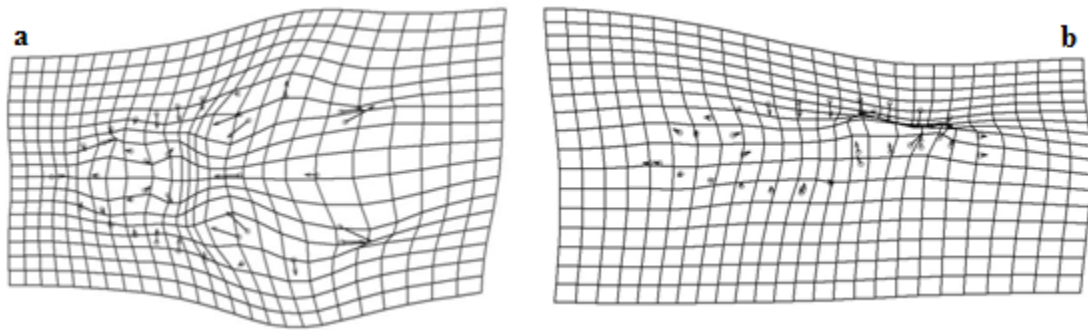


Figura 9. Gradillas de deformación que representan los cambios que sufre el cráneo de los machos de *C. pectinata* durante el crecimiento; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

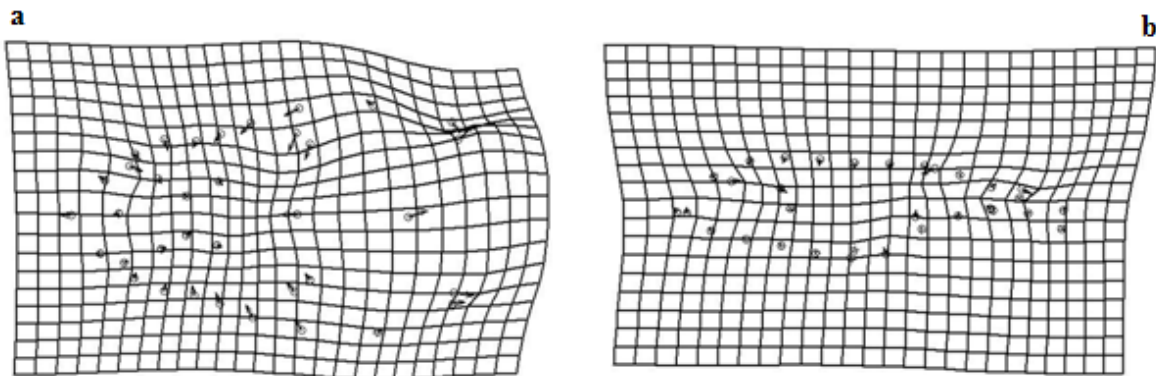


Figura 10. Gradillas de deformación que representan los cambios morfológicos necesarios para que las hembras lleguen a la morfología de los machos de *C. pectinata*; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

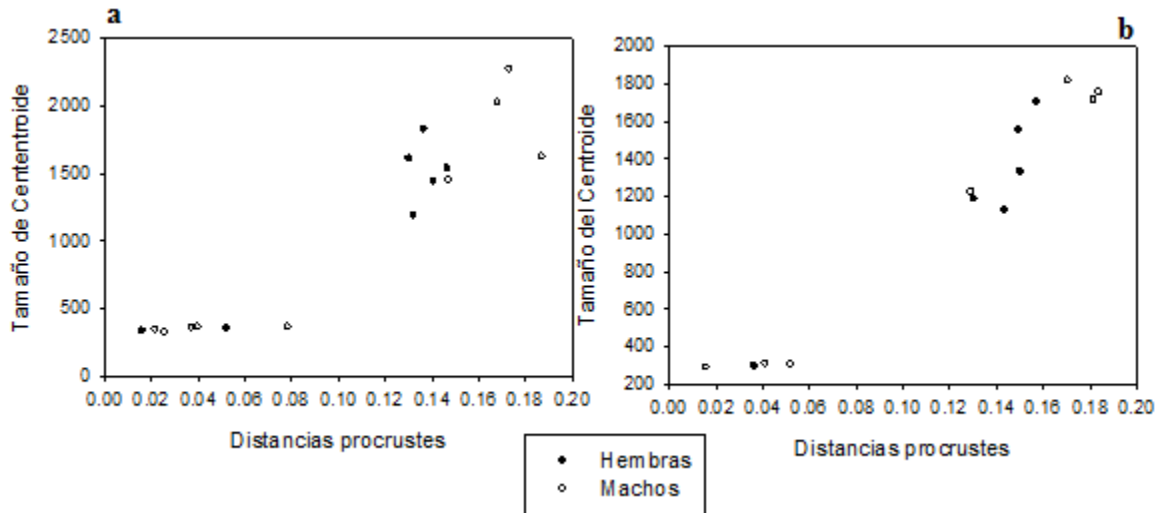


Figura 11. Relación entre los cambios morfológicos y de tamaño en *C. pectinata*; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

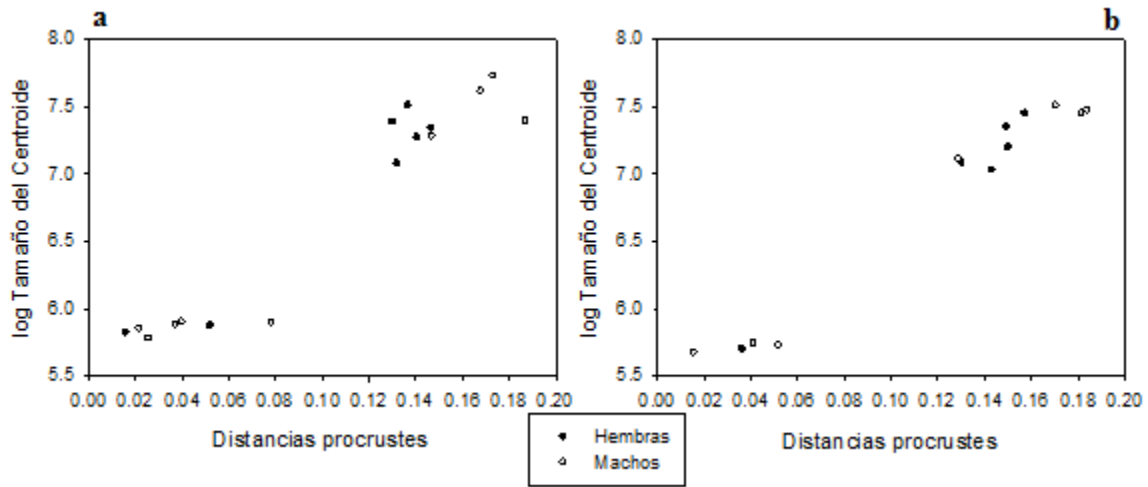


Figura 12. Relación entre los cambios morfológicos y de tamaño en *C. pectinata*, el crecimiento del cráneo se presenta en forma logarítmica; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

Diferencias en la morfología del cráneo entre *Ctenosaura oaxacana* y *C. pectinata*

El PCA realizado a partir de las fotografías de la vista dorsal del cráneo muestra un patrón en que las trayectorias de las dos especies divergen en el morfoespacio. Solo los dos primeros componentes tienen un porcentaje de variación explicada significativa. El primer componente principal reúne el 58% de la variación explicada; el segundo el 14% de la

variación explicada; y el tercer componente sólo explica el 5%. En el gráfico de los dos primeros componentes del PCA (Figura 13) se aprecia que las crías y los individuos adultos son separados sobre el primer componente principal, mientras que la divergencia entre las dos especies se da mayoritariamente en el segundo componente. El comportamiento de las trayectorias ontogenéticas de los cráneos de *C. pectinata* y *C. oaxacana* sugieren que las diferencias morfológicas entre *C. pectinata* y *C. oaxacana* se debe a que presentan diferencias en la serie de cambios morfológicos durante su ontogenia.

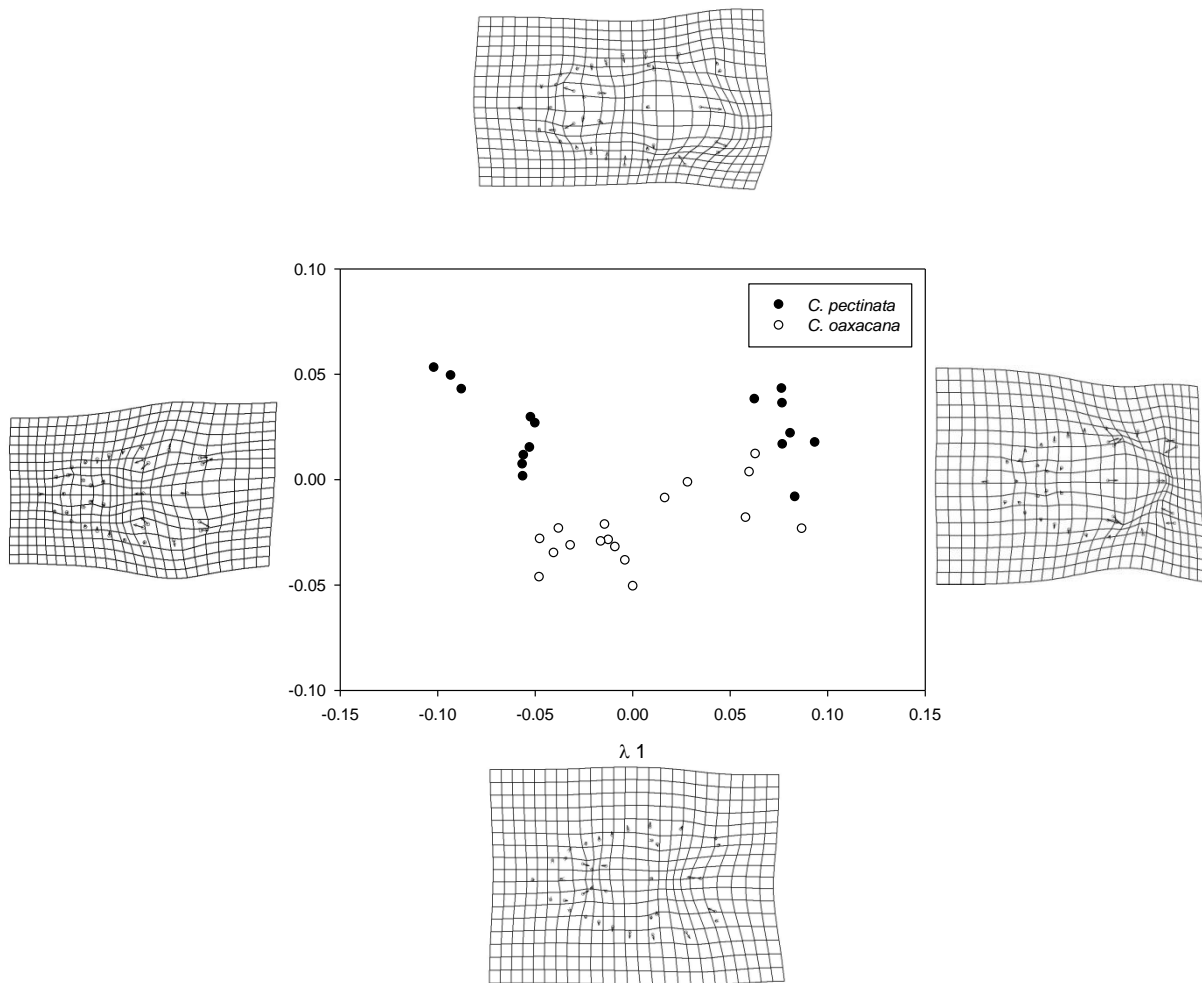


Figura 13. Primer y segundo componentes principales del PCA realizado a partir de la morfología dorsal del cráneo de las especies *C. pectinata* y *C. oaxacana*. Se muestran las gradillas de deformación que representan la variación morfológica en cada uno de los componentes graficados.

El PCA realizado con la morfología lateral del cráneo de ambas especies muestra un patrón en que las trayectorias se superponen en el morfoespacio. Solo el primer componente tiene un porcentaje importante de variación explicada correspondiente al 65%, mientras que el segundo componente sólo presenta el 7.5 % de variación explicada. En el gráfico de los dos componentes principales obtenidos del análisis hecho con la morfología lateral (Figura 14) se percibe que las trayectorias se sobreponen, a diferencia de los resultados obtenidos con el análisis de la morfología dorsal.

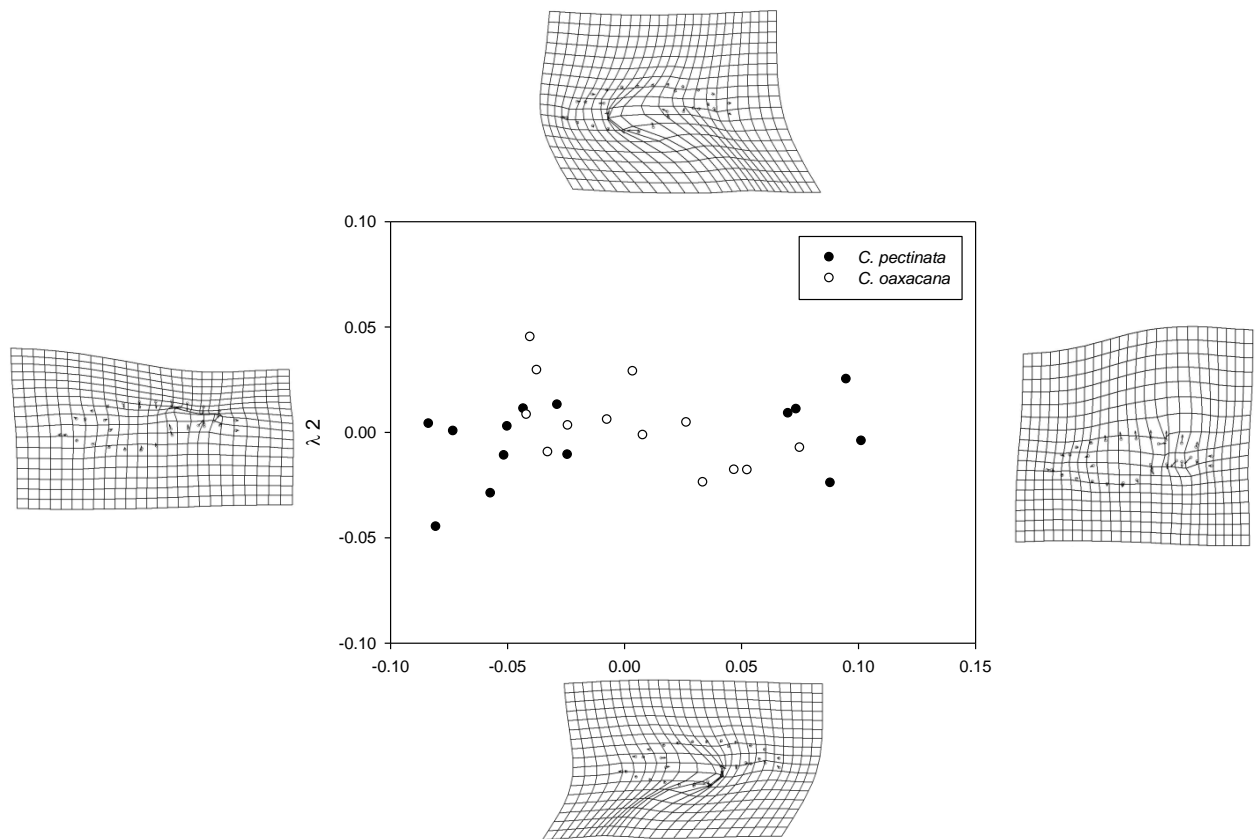


Figura 14. Primer y segundo componentes principales del PCA obtenido de la morfología lateral del cráneo de las especies *C. pectinata* y *C. oaxacana*. Se muestran las gradillas de deformación que representan la variación morfológica a lo largo del primer y segundo componente principal.

El análisis de comparación de ecuaciones de regresión hecho con la morfología dorsal craneana dio como resultado un ángulo entre los dos vectores de 31.2° , mientras que el intervalo de confianza del ángulo del vector de *C. oaxacana* es de 25.4° y el intervalo de

confianza del ángulo del vector de *C. pectinata* es de 16.7° , por lo tanto se rechaza la hipótesis nula de que ambos vectores tienen la misma dirección. El resultado de este mismo análisis pero realizado con la morfología lateral izquierda dio como resultado que el ángulo entre los vectores es de 36.4° , mientras que los intervalos de confianza de los ángulos de los vectores de *C. pectinata* y *C. oaxacana* son de 38.7° y 16.6° respectivamente, por lo tanto se puede afirmar estadísticamente que las trayectorias ontogenéticas comparten la misma dirección. Los patrones de las trayectorias ontogenéticas de la morfología dorsal del cráneo prueban claramente que *C. pectinata* y *C. oaxacana* presentan diferencias significativas en la serie de cambios morfológicos en el cráneo.

Los análisis morfométricos indican que los cráneos sufren un alargamiento durante su crecimiento, siendo mucho más marcado en los elementos temporales. Los cambios van acompañados de modificaciones en la parte posterior del hueso temporal que dan a los cráneos de los adultos un contorno posterior cóncavo en forma de “V”. Los cambios que diferencian la morfología craneana de las dos especies durante su crecimiento se muestran en las Figuras 15 y 16.

La especie *C. oaxacana* tiene un cráneo proporcionalmente más ancho sobre el plano latero-medial que el de *C. pectinata*. Esta característica se exceptúa en la parte temporal del cráneo. Asimismo el ángulo que forman los procesos supratemporales del hueso parietal es más agudo en *C. oaxacana*. Los adultos de *C. pectinata* presentan huesos nasales proporcionalmente más grandes, en comparación con los adultos de *C. oaxacana*. En la Figura 17 se muestran las diferencias morfológicas entre los adultos de *C. pectinata* y *C. oaxacana*.

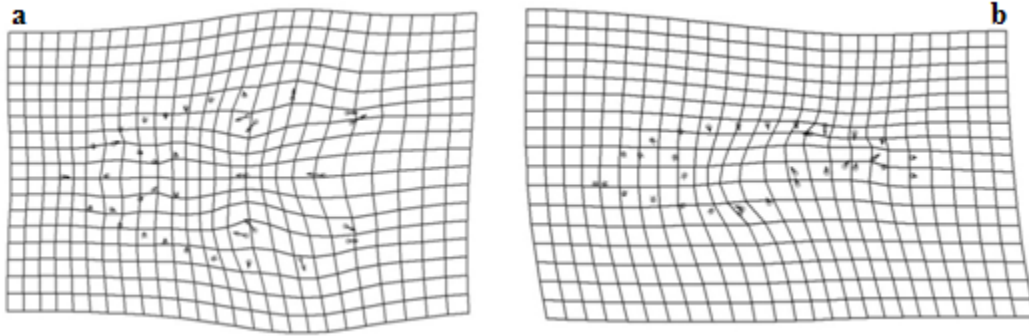


Figura 15. Gradillas de deformación que representan los cambios que sufre el cráneo de la especie *C. oaxacana* durante el crecimiento; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

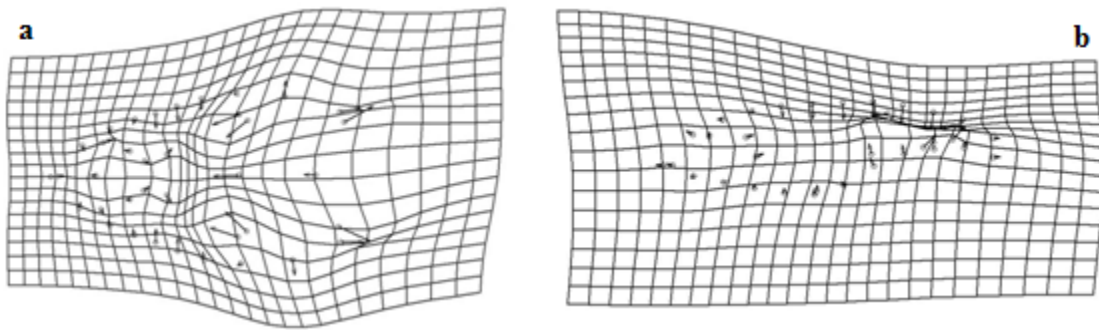


Figura 16. Gradillas de deformación que representan los cambios que sufre el cráneo de *C. pectinata* durante el crecimiento; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

Las pruebas de “F Procrustes” hecha para comparar la morfología de las crías tienen en ambos caso un resultado de $P < 0.05$ lo cual indica que hay diferencias morfológicas estadísticamente significativas entre las crías de *C. oaxacana* y *C. pectinata*. Las principales diferencias radican en la morfología posterior del cráneo y en los huesos nasales. Las crías de *C. oaxacana* se diferencian de las de *C. pectinata* en que los procesos supratemporales de hueso parietal se encuentran mucho más desarrollados, el ángulo entre los procesos posteriores del hueso nasal es menor, el cráneo es menos convexo y aumenta la proporción de las fenestras supratemporales como consecuencia de los cambios entre las

uniones de los huesos postorbitales y escamosos. Las gradillas de deformación que muestran las diferencias entre las crías de las dos especies se muestran en la Figura 18.

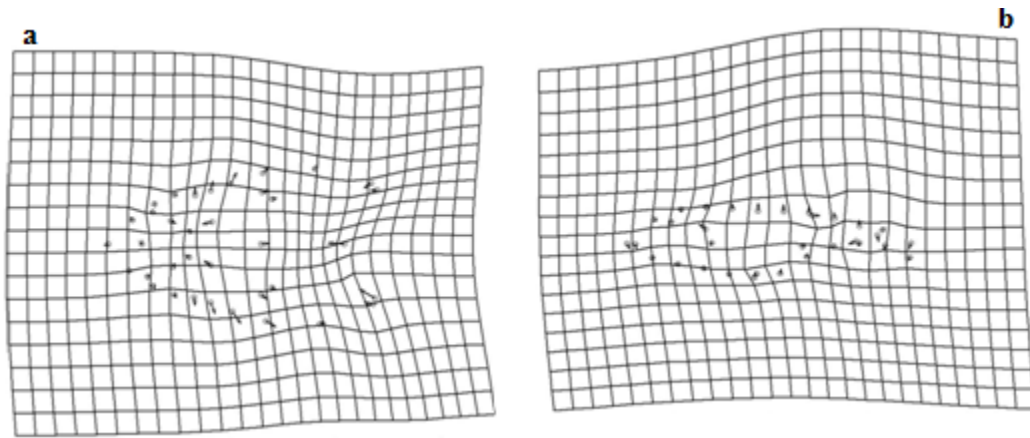


Figura 17. Gradilla de deformación que muestra los cambios morfológicos necesarios para llegar de la forma de los adultos de *C. pectinata* a los adultos de *C. oaxacana*; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

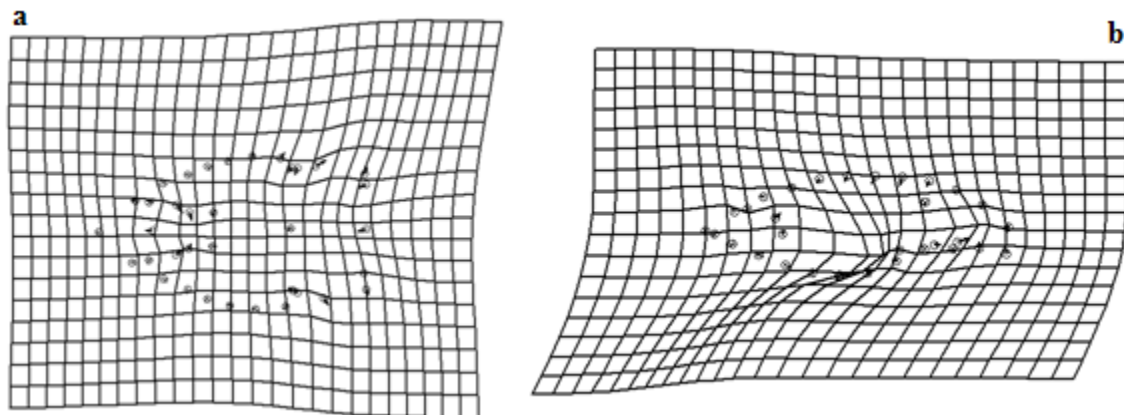


Figura 18. Gradilla de deformación que muestra los cambios morfológicos necesarios para llegar de la forma de las crías de *C. pectinata* a la de las crías de *C. oaxacana*; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

En la Figura 19 se presentan los gráficos de las variables morfométricas con respecto al tamaño del centroide para ver la relación de los cambios morfológicos con el crecimiento del cráneo. En estos gráficos se observa que *C. oaxacana* presenta un menor número de cambios morfológicos durante su crecimiento comparado con los cambios que

sufre *C. pectinata*. En la Figura 20 se presenta el gráfico de los cambios morfológicos junto con el logaritmo del tamaño del centroide.

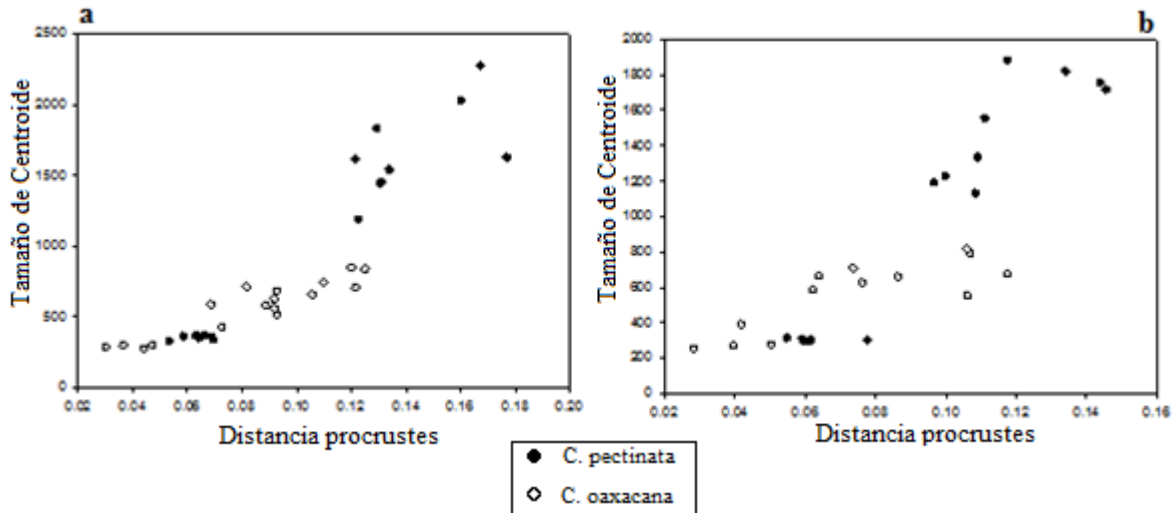


Figura 19. Relación entre los cambios morfológicos y de tamaño en *C. pectinata* y *C. oaxacana*; a) cambios observados desde la vista dorsal, b) cambios observados desde la vista lateral.

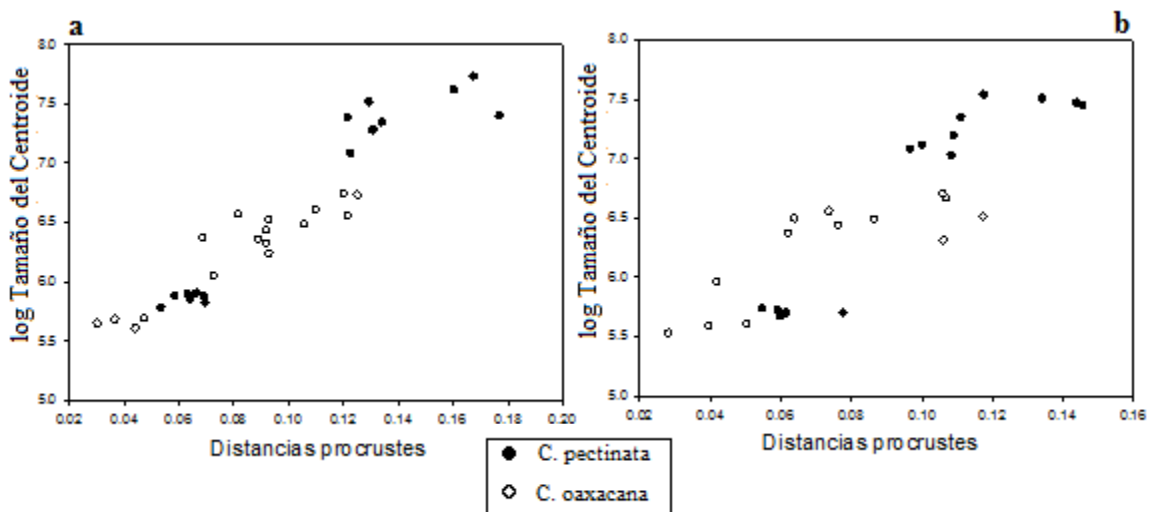


Figura 20. Relación entre los cambios morfológicos y de tamaño en *C. pectinata* y *C. oaxacana*, el crecimiento del cráneo se presenta en forma logarítmica; a) cambios observados desde la vista dorsal; b) cambios observados desde la vista lateral.

Las regresiones hechas con la morfología y el logaritmo del tamaño del centroide tuvieron unos coeficientes de correlación de 0.94 para el caso de la morfología dorsal y 0.88 para el caso de la morfología lateral. Estos datos demuestran que los cambios

morfológicos que registran las trayectorias ontogenéticas están dominados por cambios comunes al crecimiento.

Los análisis estadísticos rechazaron las hipótesis de que las dos especies presentan la misma serie de cambios morfológicos en el cráneo durante su ontogenia, y que por lo tanto las diferencias morfológicas son resultado de diferentes cambios alométricos en cada una de las especies estudiadas. Estas diferencias son las responsables de que las trayectorias ontogenéticas divergen en el morfoespacio.

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual en el cráneo de *Ctenosaura oaxacana*

El dimorfismo sexual es común en los reptiles (Agamidae: Thompson & Withers 2005; Eublepharidae: Kratochvil & Frynta 2002; Gekkonidae: Saenz & Conner 1996; Lacertidae: Braña 1996; Gvoždík & Van Damme 2003; Bruner *et al.* 2005) y en el género *Ctenosaura* (Arcos-García *et al.* 2001, Buckley 1997, Köhler 2002, Oerlich 1956), por lo cual no es sorprendente que *C. oaxacana* presente diferencias morfológicas entre machos y hembras adultos. Las principales diferencias morfológicas entre ambos géneros es que los machos presentan la zona parietal mucho más ensanchada y los procesos supratemporales más desarrollados.

En este estudio se encontró que no existen diferencias significativas entre machos y hembras en la proporción del tamaño del cráneo con el resto del cuerpo a pesar de que los machos presentan tallas mayores que las hembras. Estos resultados concuerdan con las observaciones realizadas por Köhler *et al.* (2000) quienes señalan dimorfismo en la longitud hocico-cloaca de los ejemplares que estudiaron; sin embargo, las razones de la longitud y el ancho del cráneo con respecto a la longitud hocico cloaca no presentan diferencias significativas entre los sexos.

En *Ctenosaura pectinata* los adultos presentan una variación en el ángulo de las crestas supratemporales con respecto a las crías relacionada con la hipertrofia de los músculos de la mandíbula, en especial el músculo pterygomandibular, los cuales les dan mayor fuerza a la mordida (Oerlich 1956). Es posible que la morfología que presentan los machos de *C. oaxacana* también estén relacionadas con la hipertrofia del músculo

pterygomandibular, ya que las principales diferencias entre los dos sexos radican en procesos supratemporales del hueso parietal del cráneo donde se insertan estos músculos. Esto significaría que los machos tienen una mordida mucho más fuerte que la de las hembras. Para honrar esto habría que estudiar la anatomía muscular, ecología y etología de *C. oaxacana* y verificar como influye el dimorfismo sexual del cráneo en su historia de vida; sin embargo, existen estudios en otros reptiles y en otras especies del género *Ctenosura* que nos pueden dar algunas pistas al respecto.

La relación del dimorfismo sexual en el tamaño de los reptiles con la selección sexual está bien documentada en la literatura. Los machos pueden tener enfrentamientos entre ellos en los cuales se muerden agresivamente y muchas veces los machos muerden la cabeza, el cuello o el torso de la hembra durante la cópula (Andersson 1994; Braña 1996; McBrayer 2002). Se ha observado que hay una correlación positiva entre la competencia que presentan los machos y la complejidad de las señales visuales entre los dos sexos con el dimorfismo sexual en el tamaño de los reptiles (Ord *et al* 2001). Dentro de *Ctenosaura* se ha observado que en la especie *Ctenosaura pectinata* los machos usan la cabeza de forma activa durante el cortejo, la cópula y la defensa del territorio (Villegas 1999). De acuerdo a estos datos es muy probable que el dimorfismo sexual observado en *C. oaxacana* esté relacionado con el rol sexual de machos y hembras.

Estado preliminar de las trayectorias ontogenéticas descritas en el presente trabajo.

Por cuestiones de logística fue imposible obtener ejemplares en estadio juvenil de las dos especies estudiadas. Los análisis aquí realizados fueron elaborados con series ontogenéticas incompletos, por lo cual, los resultados se consideran en una etapa preliminar. La

comparación dinámica de las forma se hizo contraponiendo los vectores que indican la ruta de cambios morfológicos que sufren las especies estudiadas. Los vectores se construyeron a partir de las regresiones de las variables morfométricas con respecto del logaritmo del cambio del tamaño. Este procedimiento permitió modelar de forma lineal los cambios de la forma con respecto al tamaño, sin embargo, es necesario confirmar si este modelo sigue siendo adecuado al momento de completar las series ontogenéticas (Alberch *et al.* 1979, Zelditch *et al.* 2004). Esto debido a que es común que la los cambios morfológicos durante el crecimiento de los seres vivos pueden modelarse linealmente, pero hay casos en que los cambios morfológicos no puedan modelarse de esta forma y hay que usar otros modelos que se adecuen a la realidad biológica de los organismos (Alberch *et al.* 1979, Zelditch *et al.* 2004). Así mismo la falta de ejemplares juveniles imposibilita observar si durante la ontogenia de las especies estudiadas se tiene una o varias direcciones de cambios en la morfología craneana de las especies estudiadas.

Dimorfismo sexual y cambios ontogenéticos en el cráneo de *Ctenosaura pectinata*.

Ctenosaura pectinata presenta un claro dimorfismo sexual en la morfología craneana. Este resultado es concordante con los trabajos que han documentado el dimorfismo sexual en el tamaño del cráneo (Buckley 1997, Köhler 2002) y en la musculatura de la mandíbula (Oerlich 1956).

Los resultados muestran que los dos sexos de esta especie siguen la misma serie de cambios morfológicos durante su ontogenia, es decir el mismo patrón de alometría. Sin embargo, los machos presentan algunos cambios extras que trascienden los cambios morfológicos de las hembras, lo cual origina el dimorfismo sexual en esta especie. El

patrón observado muestra que los cambios ontogenéticos de los machos recapitulan los cambios de las hembras, por lo cual se puede afirmar que los machos son peramórficos con respecto a las hembras (Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, McKinney 1988, Mitteroecker *et al.* 2004 a,b, Mitteroecker *et al.* 2005, Kaliontzopoulou *et al.* 2008). La peramorfosis y la pavidomorfosis han sido descrito como el resultado morfológico de procesos heterocrónicos (Gould1977, Alberch *et al* 1979, McNamara 2012).

La heterocronía se define como cambios en el tiempo o en la velocidad de los eventos que se dan durante la ontogenia con respecto a la ontogenia de un ancestro (Gould1977, Alberch *et al* 1979, McNamara 2012). Esta definición hace énfasis en la relación que se presenta entre la ontogenia y la filogenia, convirtiendo a la heterocronía en un motor de novedades evolutivas (McNamara 2012).Sin embargo, la heterocronía también puede actuar a nivel interespecífico, en especial entre los sexos de una misma especie, en estos casos se comparan las secuencias ontogenéticas que presenta la especie estudiada y no la ontogenia de la especie contra una ontogenia ancestral (McNamara 1995, McNamara 2012).

El análisis de trayectorias ontogenéticas hecho con morfometría geométrica sirven para detectar heterocronía a nivel morfológico (Zelditch & Fink 1996, Mitteroecker *et al.* 2004 a,b, Mitteroecker *et al.* 2005). La virtud de esta metodología es que nos permite estudiar los cambios en la morfología de forma multivariada e independientemente del tamaño. Esto hace posible verificar si las morfologías estudiadas presentan la misma dirección de cambios durante la ontogenia. Si se presentan diversos patrones se puede descartar automáticamente la hipótesis de heterocronía ya que las ontogenias presentan diversos eventos a nivel morfológico. Cuando se presenta el mismo patrón de cambios

morfológicos durante la ontogenia podemos afirmar que se presentan los mismos eventos durante el desarrollo, solo hay que verificar cuales son los cambios en el tiempo o en la velocidad de expresión que causan las diferencias morfológicas.

En la literatura encontramos trabajos que utilizaron técnicas de morfometría geométrica en reptiles para documentar casos en los que el dimorfismo sexual en la forma de la cabeza es resultado de la heterocronía. Kaliontzopoulou *et al.* (2007) analizaron los cambios ontogenéticos de la morfología externa de la cabeza de los lacértidos *Podarcis bocagei* y *Podarcis carbonelli*. En el caso de *P. bocagei* se observaron que las regresiones entre las variables morfológicas y de tamaño son similares en machos y hembras. Piras *et al.* (2011) compararon las trayectorias ontogenéticas de la morfología externa de la cabeza de otras especies del género *Podarcis*. La similitud de los patrones alométricos de crecimiento los llevaron a la conclusión de que la heterocronía es la responsable del dimorfismo sexual en la región cefálica en este género. Zuffi *et al.* (2011) estudiaron el comportamiento de la morfología del gekkonido *Tarentola mauritanica* durante su ontogenia pos-natal, llegando a la conclusión de que los machos y las hembras tienen trayectorias ontogenéticas similares.

En este caso solo se cuenta con los ejes de los cambios morfológicos y de tamaño. Por lo cual, sólo fue posible dilucidar que ambos sexos siguen el mismo patrón de alometría durante su crecimiento y que esta especie presenta expresiones morfológicas resultantes de eventos heterocrónicos. No fue posible analizar los cambios morfológicos con respecto a la edad de los organismos, lo que imposibilitó describir los procesos heterocrónicos que dieron origen al dimorfismo sexual entre machos y hembras. Así

mismo, se decidió no utilizar el tamaño como proxy del tiempo para hacer una descripción de los posibles procesos heterocrónicos que originaron el patrón morfológico observado.

Tomar el tamaño como proxy del tiempo nos puede llevar a errores a la hora de clasificar los tipos de heterocronía (Godfrey & Sutherland 1995). La bibliografía indica que en reptiles el dimorfismo sexual en el tamaño se puede generar por lo menos de dos maneras distintas. Las diferencias de tamaño entre ambos sexos pueden originarse cuando machos y hembras tienen la misma tasa de crecimiento, hasta que el sexo pequeño alcanza un tamaño asintótico mientras que el sexo de mayor tamaño sigue creciendo (i.e. Zweifel & Lowe, 1966); o porque los sexos tienen diversas tasas de crecimiento pre y/o post-eclosionales (i.e. Mayhew, 1963). Se ha reportado que en condiciones de cautiverio los machos de *Ctenosaura pectinata* crecen de forma más acelerada que las hembras (Arcos-García *et al* 2002). Tomando en cuenta la correlación que existe entre los cambios de forma y tamaño es posible tomar como hipótesis que las diferencias morfológicas observadas son originadas por el proceso heterocrónico de aceleración, es decir, a un cambio en la tasa de cambios morfológicos entre las ontogenias estudiadas (Gould 1977, Alberch *et al* 1979, McNamara 2012); sin embargo, poner a prueba esta hipótesis está fuera de los alcances de este trabajo.

En los reptiles el dimorfismo sexual en la talla y el tamaño de la cabeza está fuertemente relacionado con la selección sexual y la competencia entre los machos (Andersson 1994; Braña 1996, McBrayer 2002, Ord *et al* 2001). Tomando en cuenta que hay una fuerte relación entre los cambios morfológicos con los cambios en el tamaño de la cabeza y que las diferencias observadas entre los dos sexos están vinculadas con la hipertrofia de la musculatura de la mandíbula, que proporcionaría a los machos una

mordida más fuerte. Es muy probable que el dimorfismo sexual en la forma del cráneo esté relacionado con la selección sexual y la competencia entre los machos.

Comparación de la morfología craneana a través de las ontogenias de *Ctenosaura pectinata* y *C. oaxacana*

Los resultados obtenidos muestran claramente que *Ctenosaura oaxacana* y *C. pectinata* no siguen la misma serie de cambios morfológicos durante su crecimiento. A partir de esto podemos descartar la posibilidad de que las diferencias morfológicas del cráneo son producto de la heterocronía.

Las diferencias entre las dos especies se deben a que cada una tiene un patrón de crecimiento alométrico de los componentes óseos del cráneo distinto, ocasionando las diferencias en el ancho proporcional del cráneo, las diferencias en los huesos nasales y en el parietal. El término más adecuado que se encontró en la literatura para describir estos cambios no heterocrónicos es el de “allometric repatterning” (Webster & Zelditch 2005), el cual hace referencia a modificaciones en el patrón de cambios morfológicos durante la ontogenia. Los cambios heterocrónicos y los cambios en el patrón de alometría son mutuamente excluyentes. Esto se debe a que los cambios heterocrónicos a nivel morfológico mantienen los coeficientes de alometría y el paralelismo entre la ontogenia y la filogenia mientras que en el “allometric repatterning” no (Webster & Zelditch 2005).

En la literatura existen una gran cantidad de términos para clasificar los cambios no heterocrónicos (Zelditch & Fink 1996, Zelditch 2001, Webster & Zelditch 2005, Mitteroecker *et al.* 2004b, Fredérich & Sheets 2010). Muchas de estas diferencias fueron catalogadas como heterotopía (Zelditch & Fink 1996, Zelditch 2001). También se ha

definido heterotopía como los cambios en el lugar del que se origina una estructura o el cambio en la función de la estructura de un lugar determinado (Webster & Zelditch 2005), respetando más la etimología de este término. Otros eventos que pueden modificar las ontogenias a nivel morfológico es el cambio en el número de elementos que conforman una unidad anatómica y el cambio en las razones alométricas entre los diversos elementos de una estructura (Webster & Zelditch 2005).

Se han reportado varios ejemplos en los cuales las diferencias morfológicas interespecíficas son resultado de cambios en el patrón alométrico de las ontogenias. La mayor parte de los estudios de este tipo se han hecho en primates y homínidos. Bruner *et al.* (2003) describieron las diferencias en los cambios alométricos en el género *Homo*, poniendo especial énfasis en las diferencias en las trayectorias ontogenéticas de los linajes modernos y el linaje del Neandertal. Zollinkofer y Ponce de Leon (2004) compararon los modelos de crecimiento de los Neandertales y los humanos modernos llegando a la conclusión de que las diferencias en las trayectorias ontogenéticas no pueden ser explicados en simple términos de heterocronía sino como un cambio en el patrón alométrico de las dos especies. Mitteroecker *et al.* (2004a) comparan las trayectorias ontogenéticas de los grandes simios contra los de los humanos llegando a la conclusión de que las diferencias entre los humanos y los grandes simios no son resultado de la heterocronía.

Trayectorias ontogenéticas o trayectorias alométricas

Gran parte de los análisis hechos durante este proyecto fueron comparaciones de morfologías dinámicas utilizando morfometría geométrica. La morfometría geométrica permite analizar la forma y su variación desde una perspectiva matemáticas excluyendo los

efectos de localización, rotación y escala de los objetos estudiados (Bookstein 1991), lo que permita modelar los cambios morfológicos durante la ontogenia. En este caso, nuestro objeto de estudio son los cráneos de dos especies de *Ctenosaura*, los cuales están compuestos por diversos elementos óseos homólogos. Estos elementos óseos van teniendo un crecimiento alométrico durante el desarrollo de nuestras iguanas lo cual origina cambios en la forma total del cráneo. Al momento de digitalizar la forma de nuestros ejemplares se utilizaron landmarkas de tipo 1 (Bookstein 1991) en los puntos de intersección de la suturas de tres huesos y de tipo 2 (Bookstein 1991) en puntos distales de suturas entre dos huesos. Esto permite que al mismo tiempo que se observan los cambios morfológicos del cráneo durante la ontogenia también se aprecie el patrón alométrico de los diversos elementos óseos que componen esta estructura biológica. Así que cuando se describe un patrón morfológico relacionado con procesos de heterocronía se espera que las ontogenias comparadas sigan la misma dirección de cambios morfológica y por ende un paralelismo, esto porque ambas ontogenias conservan los mismos coeficientes de alometría de sus componentes durante el desarrollo (Webster & Zelditch 2005).

Por otro lado, cuando cambian los coeficientes de alometría las modificaciones morfológicas siguen diferentes direcciones y se pierde el paralelismo entre las ontogenias (Webster & Zelditch 2005). Las trayectorias ontogenéticas son al mismo tiempo trayectorias alométricas; sin embargo, esto no impide observar paralelismos en los cambios morfológicos de la forma total del objeto estudiado. Como punto final hay que recordar que los estudios de los cambios ontogenéticos se realizan a distintos niveles y con diversos elementos, y un patrón de heterocronía a un nivel no forzosamente se refleja en un cambio heterocrónico en un nivel superior. Como muestra de esto basta recordar que hay estudios a

nivel morfológico que muestran que los cambios en el patrón alométrico de la estructura completa pueden ser explicados por procesos de heterocronía en mosaico (Mitteroecker *et al.* 2004b).

Alcances y limitaciones de los modelos utilizados

Los estudios de morfometría geométrica son una poderosa herramienta para comparar formas estáticas y dinámicas. Sin embargo sus resultados son netamente matemáticos y estadísticos, su significado biológico se construye a partir de la inclusión del contexto biológico del problema que se quiere abordar. Los resultados que se obtuvieron al comparar las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras de *C. pectinata* son concordantes con otras observaciones que documentan presiones de selección sexual relacionadas a la etología de estos organismos, y esta información puede complementarse con otros aspectos de la biología de esta especie. En el caso de las diferencias descritas en las ontogenias de *C. pectinata* y *C. oaxacana* el presente trabajo se concretó a describir el patrón de cambios morfológicos que da origen a las diferencias entre estas especies, con el tiempo se pueden incluir elementos filogenéticos, ecológicos, etológicos, etc. para enriquecer el contexto biológico de este análisis, y así incrementar nuestro conocimiento del surgimiento de la diversidad biológica desde varios enfoques biológicos. De esta forma un antropólogo puede utilizar técnicas de morfometría geométrica para incluir los patrones de cambios morfológicos del cráneo de los homínidos vinculados al proceso de encefalización (i.e. Mitteroecker *et al.* 2004a,b, Mitteroecker *et al.* 2005, Bulygina *et al.* 2006), mientras que un biólogo puede utilizar técnicas de morfometría geométrica para ver si las diferencias morfológicas en los reptiles reflejan más aspectos filogenéticos o ecológicos (i.e. Stayton 2005).

CONCLUSIONES Y TRABAJOS A FUTURO

Dimorfismo sexual en el cráneo de *Ctenosaura. oaxacana*

El presente trabajo nos deja concluir que la especie *C. oaxacana* presenta un dimorfismo sexual en la forma del cráneo. Los análisis morfométricos nos permitieron comparar las morfología craneana de ambos sexos y detectar cuales son las diferencias que se presentan entre los machos y hembras de esta especie.

Como trabajos a futuro se propone hacer estudios anatómicos de la musculatura cefálica, ecológicos y etológicos que nos permitan entender la relación entre las morfologías observadas en esta especie con su historia de vida.

Dimorfismo sexual y cambios ontogenéticos en el cráneo de *Ctenosaura pectinata*.

Se pudo comprobar que los machos son peramórficos con respecto a las hembras. Los análisis morfométricos permitieron verificar que machos y hembras siguen la misma serie de cambios morfológicos durante su crecimiento, con la excepción de que los machos acumulan una serie de cambios extras al final de su ontogenia. También se concluye que los cambios morfológicos que sufre el cráneo de esta especie durante su desarrollo están fuertemente ligados el incremento de tamaño. Así vemos que las diferencias morfológicas y las diferencias de tamaño del cráneo están fuertemente relacionadas.

Como trabajos a futuro se sugiere analizar los cambios morfológicos del cráneo de *C. pectinata* con respecto al tiempo de vida de estos organismos y relacionar estos cambios con niveles de organización inferior. Por cuestiones de logística no se pudo incluir en este estudio la variable tiempo; sin embargo, para poder poner a prueba la hipótesis de que el

dimorfismo sexual en *C. pectinata* es ocasionado por el evento heterocrónico de aceleración es necesario contar con esta información. Sería recomendable estudiar la señalización molecular responsable de los cambios en la morfología craneana de esta especie.

Comparación de la morfología craneana a través de las ontogenias de *Ctenosaura pectinata* y *C. oaxacana*

Se concluyó que las diferencias morfológicas entre *C. pectinata* y *C. oaxacana* se deben a que cada especie presenta un patrón de alometría distinto de los elementos óseos que componen el cráneo. A través del análisis de la morfología craneana durante las ontogenias de las dos especies se descartó la hipótesis de que las dos especies tuvieran una serie de cambios morfológicos similares durante su desarrollo y durante la digitalización de la información geométrica se constató que los cráneos de las dos especies están constituidos por los mismos elementos óseos.

Como trabajo a futuro se propone ampliar el estudio de las trayectorias ontogenéticas a más especies del género *Ctenosaura*. Esto permitiría analizar como varían las trayectorias ontogenéticas en relación con las relaciones filogenéticas del grupo. Del mismo modo se puede analizarlas variaciones alométricas craneanas de las especies de este género con respecto a su ecología a lo largo de sus ontogenias.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberch, P., Alberch, J. (1981) Heterochronic mechanism of morphological diversification and evolutionary change in the Neotropical salamander *Bolitoglossa accidentalis*. (Amphibia: Pletodontidae). *Journal of Morphology* 167: 249-264.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., Wake, D. B. (1979) Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5(3): 296-317
- Allen, G. E. (2007) A century of evodevo: The dialectics of analysis and synthesis in Twentieth Century life scienc. *In: From Embryology to EvoDevo: A History of Developmental Genetics*. Laubichler M., & Maienschein J., (Eds.) M.I.T. Press. USA. Pp.123-168.
- Amundson, R. (2005) *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge University Press. UK . 294 P.
- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press. USA. 624 P.
- Arcos-García, J. L., Cobos, P. M. A., Reynoso, R. V. H., Mendoza, M. G. D., Ortega, C. M. E., Clemente, S. F. (2002) Caracterización del crecimiento de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en cautiverio. *Veterinaria México*. 33 (4): 410-419.
- Bookstein, F. L. (1991) *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press. 456 P.
- Braña, F. (1996) Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511-523.
- Bruner, E., Constantini, D., Fanfani, A., Dell'Omo, G. (2005) Morphological variation and sexual dimorphism of the cephalic scales in *Lacerta bilineata*. *Acta Zoologica* 86: 245-254.
- Buckley, L. J. (1997) *Phylogeny and evolution of the genus Ctenosaura* (Squamata: Iguanidae). Thesis doctoral. Department of Zoology in the Graduate School Southern Illinois University at Carbondale. 415 P.
- Burggren, W., Warburton, S. (2004) *Comparative Developmental Physiology: An Interdisciplinary Convergence*. *Annual Review of Physiology* 67: 203-223.
- Davis, D. D. (1949) *Comparative anatomy and the evolution of vertebrates*. *In: Genetics, Paleontology, and Evolution*. Jepsen G.L., Mayr E., Simpson G.G., (Eds.) Princeton, NJ. Princeton University Press. USA. Pp. 64-89.
- Etheridge, R.E. (1982) Checklist of the iguanine and Malagasy iguanid lizards. *In: Iguanas of the World*. Burghardt, G.M., Rand A.S. (Eds), William Andrew Publishing Pp. 7-37.

- Fairbairn, D. J. (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.
- Fink, W. L. (1981) Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in actinopterygian fishes. *Journal of Morphology* 167: 167-184.
- Fitch, H. S. (1981) Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence KS, University of Kansas Museum of Natural History* 70:1-72.
- Frédérich, B., Sheets H. D. (2010) Evolution of ontogenetic allometry shaping giant species: a case study from the damselfish genus *Dascyllus* (Pomacentridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 99-117.
- Gilbert, S. F., Optiz, J. M. Raff, R. A. (1996) Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology* 173: 357-372.
- Godfrey, L.R., Sutherland, M. R. (1995) Flawed inference: why size based tests of heterochronic processes do not work. *Journal of Theoretical Biology* 172: 43-61.
- Gould S. J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge. UK. 501 P.
- Gvoždík, L., Van Damme, R. (2003) Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: 7-13.
- Haeckel, E. (1866) *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer, Berlin. 574 P.
- Hall, B. K., Miyake, T. (1995) How do embryos measure time? In *Evolutionary change and heterochrony*. McNamara, K. J. (Ed.). Wiley & Sons USA Pp. 3-20
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. (2009-2012) *Paleontological Statistics* 2.16
- Hasbún, C. R., Gómez, A., Köhler, G., Lunt, D. H. (2005) Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology* 14: 3095-3107.
- Hews, D.K. (1996) Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard, *Uta palmeri*. *Journal of Zoology* 238: 743-757.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2008) Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 111-124.
- Kendall, D. (1977) The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430.
- Köhler, G. (2002) *Schwarzleguane. Lebensweise, Pflege, Zucht*. Offenbach (Herpeton). Deutschland 142P.

- Köhler, G., Klemmer, K. (1994) Eine neue Schwarzleguanart det Gattung *Ctenosaura* aus La Paz, Honduras. *Salamandra* 30: 197-208.
- Köhler, G., Schroth, W., Streit, B. (2000) Systematics of the *Ctenosaura* group of lizards (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 21: 177-191.
- Kratochvil, L., Frynta, D. (2002) Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 303-314.
- Lieberman, D. E., Carlo, J., Ponce de León, M., Christoph, P. E., Zollikofer, C. P. E. (2007) A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *Journal of Human Evolution* 52 (6): 647-662.
- Love, A. C. (2006) Evolutionary morphology and Evo-devo: hierarchy and novelty. *Theory in Biosciences* 124: 317-333.
- Maisano, J. A. (2001) Postnatal skeletal ontogeny in *Callisaurus draconoides* and *Uta stansburiana* (Iguania: Phrynosomatidae). *Journal of Morphology* 251 (2): 114-139.
- Mayhew, W. W. (1963) Biology of the granite spiny lizard, *Sceloporus orcutti*. *American Midland Naturalist* 69: 310-327.
- McBrayer L. D. (2002) Comparative studies in the functional morphology of lizards feeding: kinematics, behavior and biomechanics. College of Arts and Sciences of Ohio University. Ph. D Dissertation. 148 P.
- McKinney, K. J. (1988) Heterochrony in evolution: A Multidisciplinary Approachment. New York. Plenum Press. USA. 347 P.
- McKinney, M. L., McNamara, K. J. (1991) Heterochrony: The evolution of ontogeny. New York Plenum Press. USA. 456 P.
- McNamara, K. J. (1995) Evolutionary change and heterochrony. Wiley, Chichester, UK. 286 P.
- McNamara, K. J. (2012) Heterochrony: the Evolution of Development. *Evolution: Education and Outreach* 5 (2): 203-218.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., Bookstein, F. (2004a) Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46: 679-697.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bookstein, F. L. (2005) Heterochrony and geometric morphometrics: a comparison of cranial growth in *Pan paniscus* versus *Pan troglodytes*. *Evolution and Development* 7 (3): 244-258.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Wever, G. W., Bookstein, F. L. (2004b) Regional dissociated heterochrony in multivariate analysis. *Annals of Anatomy* 186: 462-470.

- Müller, G., Wagner, G. (1991) Novelty in evolution restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 156-229.
- Muragaki, Y., Mundlos, S., Upton, J., Olsen, B. R. (1996) Altered growth and branching patterns in *Synpolydactyly* caused by mutations in HOXD13. *Science* 272: 548-551.
- Oerlich, T. M. (1956) The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications University of Michigan Museum of Zoology* (49): 1-122
- Olson, M. E. (2007) Wood ontogeny as a model for studying heterochrony, with an example of paedomorphosis in *Moringa* (Moringaceae). *Systematics and Biodiversity* 5 (2): 145-158.
- Ord, T. J., Blumstein D. T., Evans C. S. (2001) Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in lizards. *Proceedings of the Royal Society. Biological Science* 268: 737-744
- Pérez, E. A., Gallardo, C., Meabe, J. (1998) Heterogeneidad vegetal en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Libro de Resúmenes, VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica* (18) 6.
- Piras, P., Salvi, D., Ferrera, G., Maiorino, L., Delfino, M., Pedde, L., Kotsakis, T. (2011) The role of post-natal ontogeny in the evolution of phenotypic diversity in *Podarcis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2705-2720.
- Post, L. C., Innis, J. W. (1999) Altered Hox expression and increased cell death distinguish Hypodactyly from Hoxa13 null mice. *International Journal of Developmental Biology* 43: 287-294.
- Rice, S. H. (1997) The analysis of ontogenetic trajectories: when a change in size or shape is not heterochrony. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 907-912.
- Richardson, M. K. (1999) Vertebrate evolution: the developmental origins of adult variation. *BioEssays* 21:604-613.
- Richardson, M. K., Oelschläger, H. H. A. (2002) Time, pattern, and heterochrony: a study of hyperphalangy in the dolphin embryo flipper. *Evolution and Development* 4 (6): 435-444.
- Rohlf, F. J. (1990) Rotational fit (Procrustes) methods. *In Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* (F. J. Rohlf and F. L. Bookstein, eds) University of Michigan Museum of Zoology. Pp. 227-236.
- Rohlf, J. (2006) tpsDig versión 2.10. Ecology and evolution, SUNY Stony Brook.
- Rosell, J. A., Olson, M. E. (2007) Testing implicit assumptions regarding the age vs size dependence of stem biomechanics using *Pittocaulon* (*Senecio*) *praecox* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 94 (2): 161-172.

- Saenz, D., Conner, R. N. (1996) Sexual dimorphism in head size of the mediterranean gecko *Hemidactylus turcicus* (Sauria: Gekkonidae). *Texas Journal of Science* 48: 207-212.
- Sheets, H. D (2000) TwoGroup versión 6f. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D (2000) VecCompare6. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D (2001) PCAGen versión 6n. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D (2003) Semiland versión 6th beta. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D (2004) Regress6k+. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D. (2000) CoordGen versión 6f. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Sheets, H. D. (2005) MakeFan versión 6th beta. Integrated Morphometrics Programs (IMP).
- Smith, K. K. (2001) Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:169-186.
- Strauss, R. E., Bookstein F. L. (1982) The truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology* 31: 113-135.
- Thompson, G.G., Withers, P.C. (2005) Size-free differences between male and female Western Australian dragon lizards (Agamidae). *Amphibia-Reptilia* 26: 55-63.
- Villegas, Z. F. (1999) Comportamiento de cortejo y evento de cópula de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). *Ciencia y Mar* 8: 44-46.
- Wake, D. B. (1980) Evidence of heterocronic evolution: A nasal bone in the Olympic salamander, *Rhyacotriton olimpicus*. *Journal of Morphology* 14: 292-295
- Watkins, G. G. (1996) Proximate causes of sexual size dimorphism in the iguanian lizard *Microlophus occipitalis*. *Ecology* 77: 1473-1482.
- Webster, M., Zelditch, M. L. (2005) Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond. *Paleobiology* 31 (3): 354-372.
- Wiegmann, A. F. A. (1834) *Herpetologia Mexicana, seu descriptio amphibiorum novae hispaniae, quae itineribus comitis de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede im Museum Zoologicum Berolinense Pervenerunt. Pars prima, saurorum species.* Berlin, Lüderitz, iv 54 P.
- Wourms, J. P. (2007) The relations between comparative embryology, morphology and systematic: An American Perspective. *In: From Embryology to EvoDevo: A History of Developmental Genetics.* Laubichler M., & Maienschein J., (Eds.) M.I.T. Press. USA. Pp. 215-266.

- Zarza, E., Reynoso, V. H., Emerson, B. C. (2008) Diversification in the northern neotropics: mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of the iguana *Ctenosaura pectinata* and related species. *Molecular Ecology* 17: 3259-3275.
- Zelditch M. L. (2001) Preface of “Beyond Heterochrony” in *Beyond Heterochrony. The Evolution of Development*. Zelditch M. L. (Ed). Wiley-Liss USA.
- Zelditch, M. L., Fink, W. L. (1996) Heterochrony and heterotopy: Stability and innovation in the evolution of form. *Paleobiology* 22: 241-254.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., Fink, W. L. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer*. Elsevier Academic Press. London. UK. 443 P.
- Zollikofer, C. P., Ponce De León, M.S. (2004) Kinematics of cranial ontogeny: heterotopy, heterochrony, and geometric morphometric analysis of growth models. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 302 (3): 332-340
- Zuffi, M. A. L., Sachii R., Pupin F., Cencetti, T. (2011) Sexual size and shape dimorphism in the Moorish gecko (*Tarentola mauritanica*, Gekkota, Phyllodactylidae). *North-western journal of zoology* 7 (2): 189-197.
- Zweifel, R.G., Lowe, C. H. (1966). The ecology of a population of *Xantusiavigilis*, the desert night lizard. *American Museum Novitates* 2247: 1-57.