



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Ecología

**Selección sexual en un gradiente de urbanización en  
la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus  
microlepidotus*)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Víctor Emmanuel Argaez Márquez**

**TUTOR PRINCIPAL**      Dra. Laura Roxana Torres Avilés  
Instituto de ecología  
**COMITÉ TUTOR:**      Dr. José, Jaime Zúñiga Vega  
Facultad de Ciencias  
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz  
Instituto de Biología

**MÉXICO, D.F. MARZO, 2015**



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 ECOLOGÍA

Ecología

**Selección sexual en un gradiente de urbanización en  
la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus  
microlepidotus*)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Víctor Emmanuel Argaez Márquez**

**TUTOR PRINCIPAL** Dra. Laura Roxana Torres Avilés  
Instituto de ecología  
**COMITÉ TUTOR:** Dr. José, Jaime Zúñiga Vega  
Facultad de Ciencias  
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz  
Instituto de Biología

**MÉXICO, D.F. MARZO, 2015**

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

Me permito informar a usted que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 20 de octubre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de del alumno **ARGAEZ MÁRQUEZ VICTOR EMMANUEL** con número de cuenta **303069267** con la tesis titulada "**Selección sexual en un gradiente de urbanización en la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus microlepidotus*)**", bajo la dirección de la **DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS**:

Presidente: DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA  
Vocal: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA  
Secretario: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA  
Suplente: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO  
Suplente: DRA. MARÍA DE LOURDES RUÍZ GÓMEZ

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de febrero de 2015.



**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del interesado.

# Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por haberme brindado la oportunidad de realizar estudios de maestría y sembrar en mí las bases para ejercer el quehacer científico.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por facilitarme el apoyo económico que sustentó mis estudios de maestría. Además, agradezco al proyecto de investigación PAPIIT IN206713 “Selección sexual en aves y reptiles” por haber financiado el proyecto. Asimismo, agradezco el apoyo económico otorgado por PAEP al financiar la estancia de investigación que se llevó a cabo en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, España. Así como al apoyo económico de Beca Mixta CONACyT que complementó mi manutención en dicha estancia de investigación.

Agradezco a los miembros del Comité Tutor por su dedicación y compromiso a lo largo de mis estudios de maestría: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y a la Dra. Laura Roxana Torres Avilés.

## Agradecimientos a título personal

A la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) por otorgar el permiso SGPA/DGVS/08284/12 para llevar a cabo el trabajo de campo. A la Secretaría de Medio Ambiente del Distrito Federal, a través de la dirección del Bosque de Chapultepec por el permiso SMA/DGBUEA/DBCH02520. A la Dirección General de Servicios Urbanos de la delegación Benito Juárez por el permiso DGSU/DSMU/CO/AV/045/2013 para trabajar en el Parque Hundido. A la dirección general del Centro de Educación Ambiental Sierra de Guadalupe por el permiso 212D1A000/919/2012. También agradezco a la comunidad del Jardín Didáctico de Cactáceas de Teotihuacán por abrirme las puertas, especialmente a la señora María de los Ángeles Galicia Sánchez por su siempre buena disposición y amabilidad.

A mis sinodales. Dr. Constantino Macías, de quien he aprendido bastante por sus excelentes charlas académicas y no académicas. A los doctores Carlos Cordero, Hibraim Pérez y María de Lourdes Ruiz, gracias por sus valiosos comentarios. Agradezco especialmente al Dr. Jaime Zúñiga por su excelente guía en la parte demográfica y estadística, por su tiempo y buena disposición en todo momento.

A la Dra. Roxana Torres, por haber dirigido desde hace seis años mi formación académica. Por todo el apoyo brindado, por fomentar siempre en mí el pensamiento crítico, teórico y práctico, y por mostrar siempre entusiasmo por el quehacer científico. Gracias Rox, por las constantes enseñanzas, por presionarme siempre al máximo, por enseñarme a mejorar hasta el último detalle, por tu paciencia y sobre todo por la dirección de este trabajo. Por confiar en mí y aceptar trabajar con un nuevo modelo de estudio, las lagartijas... He aprendido mucho con tu guía, y me falta aprender aún más. Seguiré tus enseñanzas en todo momento de mi vida académica.

Al Biol. Edgar Ávila por el apoyo técnico y logístico para llevar a cabo los experimentos de conducta, además por tener siempre a tiempo el material de campo y los recursos financieros. También muestro mi gratitud al “foro de lunáticos” por iluminar mi mente en cada reunión y por enriquecer el contenido de mi tesis.

A todos mis amigos que participaron en el trabajo de campo, por su paciencia en esas largas caminatas, y porque no les importaron las miradas extrañas de la gente al vernos abrazar árboles, al final valió la pena. Eli Campos y Pavel Nieto, con ustedes comenzó el verdadero trabajo de campo en aquel lejano diciembre de 2012, gracias por iniciar conmigo este gran viaje. Martha, Itzi, Pablo, ¿qué tal esa aventura en Sierra de Guadalupe entre telarañas, serpientes, esquivas lagartijas y baterías descargadas?, gracias por ser parte de esta aventura. A mi hermano Alfredo, por esas 11 lagartijas atrapadas en la Sierra ese seis de enero tan especial. Eveline, por los emocionantes “ahí”, “arriba”, “abajo”, “izquierda” o “derecha”, “no sé”..., es decir por la emoción de cada lagartija atrapada y también por la conmoción de aquellas lastimadas. Al equipo ganador Fauno y Mirna que rompió el récord de récords: 33 lagartijas en ese excelente día de abril en Chapul. A mi estimado amigo Checo (Dr. Sergio Ancona; también por la ayuda con la estadística), Nata Lifshitz (y también a Pacha) y Miguel por no quejarse de los raspones por abrazar árboles esa tarde soleada de mayo en Chapul. Al mismísimo Chac y al Dani por aquellas primeras salidas en CU. Dani, te debo por ahí unas muy

buenas fotos. Sabel, gracias por tu entrega y entusiasmo en cada salida al campo. Joselin, aprendí más de plantas en aquella salida a la Sierra que en mis clases de licenciatura. Erénédira, agradezco tu ayuda aquella mañana nublada en Chapultepec, se te extraña Ery. También a la bandita que me ayudo de último momento: Selene, Eira, Palo, Moerelia, Pamela y Sarmiento. Luis, Areli (kisi), Rodrigo (manitas) y Ulianov, gracias por acompañarme en las primeras salidas de prospección para buscar sitios chéveres para trabajar. En fin, gracias a todos, sin ustedes simplemente hubiera sido muy complicado.

A Paulina Arroyo por las desmañanadas y por ayudarme con las colectas y los registros de conducta. Fue muy divertido trabajar contigo a pesar de que te burlabas de mí cuando quedaba atrapado entre telarañas.

Al Sr. Carlos Arguez por ayudar en el diseño y en la construcción de los terrarios para el cautiverio de mis lagartijas ¡Nos quedaron bien chidos! Tu ayuda fue fundamental para la culminación de este proyecto. También agradezco al Sr. Carlos Martínez por el apoyo técnico para la instalación eléctrica de los terrarios. A Manuel Hernández y Martín Contreras por prestarme herramientas para la construcción de los terrarios.

A mis amigos que nunca fallaron y que siempre estaban ahí, dispuestas a caminar bajo el ardiente sol, sin importar el cansancio, el hambre, la desilusión de no atrapar lagartijas y a veces mi mal humor. Yoali, jamás se quitaron las manchas de lodo en mi libreta de Parque Hundido, ahí me saludas a Mili, ojalá pronto nos sumerjamos en otra nueva aventura. Primo (Alejandro Martínez), qué tal el desayuno de campeones (guajolotas con atole) para comenzar el día, qué tal las horas de chisme como verdaderas comadres, no más nos faltaron los lavabos, la ropa y el jabón. Gracias por el apoyo y por los récords obtenidos en P. Hundido y en la Sierra. Mayra, lamento mucho despertarte temprano para luego hacerte esperar unos minutos con el frío de la mañana (“peldón”). Nunca olvidaré como corríste por tu vida cuando casi te come una lagartija, como tampoco se me olvidan todas esas lagartijas que dejaste ir. Rubens, gracias por la compañía y siempre hacer el mejor esfuerzo por no dejar escapar ni una lagartija. Esas largas charlas de fotografía hacían muy ameno el trabajo de campo, aun recuerdo la salida de mayo donde nunca bajamos la guardia hasta atrapar las 15 lagartijas que necesitábamos. Nallely, gracias por esas tardes en Chapul y P. Hundido, aunque luego nos iba mal con las capturas, tu compañía y la luz de tus ojos alegraban la tarde, gracias por no desistir a pesar de mis arrebatos de mal humor. Además, te agradezco por el apoyo incondicional y siempre estar conmigo cuando lo necesito; siempre serás una pieza clave en mi vida, se te quiere bastante, gracias por tu sincera amistad. A todos, les agradezco la dedicación, el profesionalismo y por siempre mantener el optimismo en los buenos y malos momentos. Ustedes, fueron pieza clave para la culminación de este proyecto.

A mis compañeras del laboratorio de conducta del este, que me acompañaron en esta aventura de principio a fin y siempre estuvieron ahí para resolver juntos encrucijadas académicas y personales. Ha sido un verdadero placer convivir con ustedes todos los días, como lo ha sido también hacerle los mandados a Monchis jeje, ya enserio, gracias por tu compañerismo Monse. Marcela Mendéz Janovitz, gracias por esas dosis diarias de alegría. Nadis, invítame ya a una nueva aventura de piratas como en los viejos tiempos. Ruth, el laboratorio sería un desastre sin ti, no se podría trabajar con tanto

desorden. Yoli, deberías sacar la fiesta más seguido. Ceci, por tu buena disposición de tomar una chela en cualquier momento. Sayuri, a pesar que me desesperabas con frecuencia, fueron muy divertidas esas charlas domingueras. A pesar del sufrimiento, por fin logramos terminar nuestras tesis. A todas gracias por alimentarme... Sinceramente las admiro mucho, las voy a extrañar.

Al Dr. Beamonte por despejar mis dudas estadísticas. A Bibiana Montoya por esas charlas siempre enriquecedoras y por ayudarme a aclarar y aterrizar mis ideas. A Melissa Plasman, por ayudarme con los experimentos de conducta.

A mis colegas del laboratorio de conducta del oeste, que mostraron siempre su profesionalismo y me ayudaron a resolver cualquier duda académica: Lynna, Ale, Ilse y Oscar que me acompañó del otro lado del muro hasta altas horas de la noche. A mi buen y queridísimo amigo Josecito Champiñón (Dr. Jocelyn Champagnon) por ayudarme con la estadística y la demografía. Disfruté mucho tu compañía, buen humor, buena vibra y alegría.

Al Dr. Juan Antonio Fargallo, por recibirme en su laboratorio, mi estancia enriqueció mi formación académica. Fue una extraordinaria experiencia, aprendí mucho y ese viaje ha sido una gran motivación para continuar en este camino. Agradezco a la Dra. Isabel López-Rúll por profundizar en mi tesis y sobre todo por las enseñanzas que me condujeron a realizar un trabajo de campo adecuado.

A mis padres Marco Antonio Arguez y María del Socorro Márquez por brindarme lo necesario para continuar con mi desarrollo académico, gracias por apoyarme en todos los aspectos de la vida. A mis hermanos Alfredo y Karen por seguir molestando todos los días. A la familia Alcalá-Martínez por su interés en mi formación académica; espero asistir con mayor frecuencia a las reuniones familiares. Al Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez por sus valiosos comentarios a mi tesis, tus observaciones ayudaron a enriquecer su contenido.

Finalmente, pero no menos importante, me entusiasma una vez más, tener el privilegio de expresar mi profundo agradecimiento a mi alma mater, la Universidad Nacional Autónoma de México. Es un halago formar parte de su comunidad. He crecido personal y académicamente a través de sus aulas, sus laboratorios, sus bibliotecas, sus pasillos y sus jardines, y he sentido encharcar mi piel al escuchar el majestuoso rugido de su gooya. Defenderé siempre con orgullo lo que en mi persona sembró y le retribuiré con mi causa. México, Pumas, Universidad...



Esta tesis se concluyó bajo un ambiente de brutal represión del estado mexicano en complicidad con el crimen organizado, atentando en contra de la libre expresión y de la educación pública. Como miembro de la comunidad estudiantil de la UNAM, condeno la desaparición forzada de 43 normalistas de la Escuela Normal Rural “Isidro Burgos” en Ayotzinapa, Guerrero, en septiembre del 2014. Expreso mi solidaridad con las familias de los desaparecidos y exijo el esclarecimiento de los hechos, la impartición de justicia y el castigo penal a todos los responsables. Así como la institucionalización de medidas que garanticen que hechos como éste no se repitan.

AYOTZINAPA,  
¡CRIMEN DE ESTADO!

A la Memoria de  
Reyes Hernández Calderón  
Con todo mi cariño.

Índice	Página
❖ Resumen	12
❖ Abstrack	13
❖ Introducción	14
➤ Urbanización	14
➤ Selección sexual y heterogeneidad ambiental	16
▪ Selección sexual	16
▪ Caracteres sexuales y heterogeneidad ambiental	18
▪ Época de reproducción y urbanización	20
▪ Supervivencia y sus efectos en la selección sexual	21
▪ Variación en la preferencia de las hembras	22
➤ Urbanización y caracteres sexuales coloridos	25
➤ Lagartijas y urbanización	26
➤ La lagartija del mezquite <i>Sceloporus grammicus</i>	28
❖ Objetivos	31
❖ Hipótesis	32
❖ Métodos	33
➤ Zonas de estudio e índice de urbanización	33
❖ Comparación entre poblaciones	36
➤ Descripción de la actividad conductual y frecuencia de avistamiento de crías entre poblaciones	36
➤ Variación fenotípica y de coloración	36
➤ Análisis estadísticos	38
▪ Actividad conductual y avistamiento de crías	38
▪ Variaciones morfológicas y de coloración	38
➤ Análisis demográfico	40

▪ Modelo multiestado	41
▪ Densidad poblacional	43
▪ Proporción de sexos entre poblaciones	43
❖ Experimento para evaluar si las preferencias femeninas varían entre poblaciones	44
➤ Diseño experimental	45
▪ Confiabilidad intra-observador	50
➤ Análisis estadísticos	50
❖ Resultados	52
❖ Comparación entre poblaciones	52
➤ Variación en la actividad conductual y en la frecuencia de crías	52
➤ Variación fenotípica entre poblaciones	57
▪ Peso y talla	57
▪ Variación en la coloración azul ventral de machos	60
▪ Variación en la coloración ventral de hembras	64
➤ Análisis demográfico: modelo multiestado	67
▪ Densidad poblacional	70
▪ Proporción de sexo entre poblaciones	70
❖ Experimento para evaluar si las preferencias femeninas varían entre poblaciones	71
➤ Comparación de las variables fenotípicas y conductuales	71
➤ Respuesta de las hembras a la manipulación del color azul ventral de los machos	71
❖ Discusión	76
❖ Comparación entre poblaciones	76
➤ Peso y talla entre poblaciones	76

➤ Variación temporal en la actividad conductual, avistamiento de crías y coloración ventral	78
➤ Probabilidad de supervivencia y densidad poblacional	83
❖ Experimento para evaluar si las preferencias femeninas varían entre poblaciones	85
❖ Conclusiones	89
❖ Referencias	90
❖ Anexos	101

## **RESUMEN**

La evolución de caracteres sexuales está determinada por una interacción entre el genotipo y las condiciones ambientales que prevalecen en cada lugar. La urbanización representa uno de los cambios ambientales más drásticos debido a que modifica por completo el paisaje. Estos cambios ambientales podrían afectar la expresión de distintas características reproductivas. En este estudio evaluamos si la urbanización influye en los patrones de reproducción (estimado de forma indirecta a partir del patrón de actividad conductual y avistamiento de crías), en la expresión de señales sexuales (coloración azul ventral de machos), en la supervivencia y en la preferencia de las hembras en la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus*. Se estudiaron cinco poblaciones que difieren en el grado de urbanización: Parque Hundido (PH), Ciudad Universitaria (CU), Chapultepec (Ch), Sierra de Guadalupe (SG) y Teotihuacán (Teo). Para evaluar si existen diferencias entre poblaciones en la preferencia por la coloración azul ventral de los machos se hicieron pruebas de elección en las que una hembra podía elegir (en nuestro experimento, acercarse, desplegar conductas de cortejo o rechazo) entre tres machos con coloración azul contrastante. Encontramos que en CU y Ch la reproducción parece ser continua a lo largo del año (crías todo el año), por lo que la urbanización si parece influir en la duración de la época de reproducción. Además, los machos de las poblaciones más y menos urbanizadas (PH y SG) presentan coloraciones ventrales más brillantes, por lo que no queda claro el efecto de la urbanización en la coloración ventral de los machos. Por otro lado, no se detectaron diferencias en las tasas de supervivencia entre poblaciones. Con respecto a la preferencia de las hembras, nuestros resultados sugieren que existen diferencias en el proceso de evaluación de parejas entre poblaciones. Las hembras de Ch parecen ser más selectivas y basan su elección en más de una característica (coloración ventral y gular). Mientras que las hembras de SG parecen ser menos selectivas y basan su elección principalmente en el color de la garganta de los machos. Este trabajo ejemplifica, cómo la urbanización puede afectar la selección sexual en una especie que se distribuye en una gran variedad de hábitats como lo es la lagartija del mezquite.

## **ABSTRACT**

The evolution of sexual characters is determined by the interaction between the genotype and the environmental conditions prevailing in each place. Urbanization is one of the most drastic changes because completely modifies the landscape. These environmental changes could affect the expression of different reproductive characteristics. In this study, we evaluated whether urbanization influences reproductive patterns (estimated indirectly from the pattern of behavioral activity and the sighting hatchlings), expression of sexual signals (blue belly patch of males), survival and the female choice in the mezquite lizard *Sceloporus grammicus*. Five different populations in the degree of urbanization were studied: Parque Hundido (PH), Ciudad Universitaria (CU), Chapultepec (Ch), Sierra de Guadalupe (SG) y Teotihuacán (Teo). To evaluate whether there are differences between populations for the preference of the blue belly patch of males, we made choice tests in which a female could choose (in our experiment: approach, displaying courtship behavior or rejection) between three males blue belly contrasting patch. We found that in CU and Ch reproduction seems to be continuous throughout the year (hatchlings all year), so that urbanization does seem to influence the duration of the breeding season. However, males of the most and least urbanized populations (PH and SG) have brighter blue belly patch, so, the effect of urbanization on the ventral coloration in males is not clear. Furthermore, no differences in survival rates between populations were detected. In relation to the female preference, our results suggest that there are differences in the evaluation of couple between populations. Females of Ch appear to be more selective and base their choice on more than one trait (blue belly patch and throat coloration), while females of SG appear to be less selective and base their choice mainly in the throat coloration of the males. This study exemplifies how urbanization alters sexual selection in a species that is distributed in a variety of habitats such as the mezquite lizard.

## **INTRODUCCIÓN**

### **Urbanización**

La urbanización es uno de los principales procesos que modifica el paisaje, ya que cambia el uso de suelo, fragmenta el hábitat, y reemplaza el terreno natural por uno dominado por edificaciones humanas, conduciendo a una alteración del clima, de la flora y de la fauna del lugar (Gering y Blair 1999; Blaird 2004; Mccleery et al. 2008). Debido al aumento de la población humana y al desarrollo económico e industrial, en las últimas décadas los asentamientos urbanos se han expandido a una gran velocidad (Marzluff 2001), alcanzado zonas rurales adyacentes (Chace y Walsh 2006; Shochat et al. 2006). En general, diferentes estudios muestran que la urbanización aumenta la extinción y tiene efectos negativos al reducir la biodiversidad (McKinney 2002; 2006).

A pesar del disturbio masivo creado por el crecimiento de las ciudades y los altos niveles de estrés inducido por las actividades humanas como por ejemplo: ruido, contaminación y disturbios humanos directos, los hábitats urbanos son caracterizados por una alta densidad poblacional de algunas especies que han logrado adaptarse a las nuevas condiciones ambientales (McKinney 2006). Por ejemplo, distintas especies de aves son más abundantes en zonas urbanas que en condiciones naturales (Chace y Walsh 2006), probablemente debido a una mayor abundancia de recursos alimenticios, así como por la disminución de depredadores nativos (McKinney 2002; 2006; Anderies et al. 2007).

Debido a la variación espacial en los parches de recursos (parques, basureros, centrales de alimentos humanos), las ciudades presentan cierta heterogeneidad ambiental. Sin embargo, estos parches mantienen constante la disponibilidad de recursos alimenticios, lo que parece disminuir la variación temporal en la disponibilidad de comida y agua (Shochat et al. 2006). Por ejemplo, en los basureros, los desperdicios de comida así como frutas y semillas están disponibles en cualquier época del año. Además, los planes de manejo de parques y jardines dentro de las ciudades, promueven vegetación perene como consecuencia del riego continuo durante todo el año, aumentando así la productividad



primaria de los ecosistemas urbanos (Blair 2004; Shochat et al. 2006). La homogenización de recursos en estos tipos de parches provee las condiciones adecuadas que favorecen el aumento en la densidad poblacional de distintas especies (Shochat et al. 2006).

Los distintos grupos de animales que han logrado adaptarse a ambientes urbanos deben lidiar con nuevas fuerzas selectivas producto de las actividades humanas, alterando su conducta y características fenotípicas (Ditchkoff et al. 2006; Shochat et al. 2006; Chamberlain et al. 2009; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2010; Suárez-Rodríguez et al. 2013). Por ejemplo, en las grandes ciudades las actividades humanas son mayores en horas diurnas, causando que algunas especies de aves ajusten sus patrones de actividad cantando en periodos crepusculares (Ditchkoff et al. 2006). Por otro lado, el ruido vehicular podría tener un efecto negativo en la comunicación vocal. En la Ciudad de México, el pinzón mexicano (*Carpodacus mexicanus*) tiene la capacidad de ajustar de manera plástica la frecuencia de su canto en función del nivel de ruido urbano que experimentan, evitando así un enmascaramiento de las señales auditivas con el ruido de la ciudad (Bermúdez-Cuamatzin et al. 2010). Además, las hembras parecen preferir a machos que tienen la capacidad de ajustar su canto cuando el nivel de ruido ambiental se incrementa (Bermúdez-Cuamatzin et al. 2010).

También, en distintas especies de Paseriformes, la conducta de construcción de nidos y los materiales utilizados en ellos han sido modificados por el cambio de recursos que las ciudades ofrecen. Por ejemplo, en la Ciudad de México tanto el gorrión europeo (*Passer domesticus*), como el pinzón mexicano (*Carpodacus mexicanus*) incorporan a sus nidos materiales como plástico, papel, hilo y curiosamente filtros de cigarro (Suárez-Rodríguez 2012). Suárez-Rodríguez, López-Rull y Macías-García (2013) evaluaron el efecto que tienen los filtros de cigarros en la abundancia de ectoparásitos dentro del nido. Encontraron que la incorporación de este material aparentemente les otorga beneficios a las aves al disminuir la cantidad de ectoparásitos dentro del nido, ya que los filtros de cigarro retienen sustancias como la nicotina que pueden actuar como insecticidas, aumentando así su supervivencia y éxito reproductivo. Sin embargo, la incorporación de

filtros de cigarrillos podría tener un alto costo al incorporar sustancias cancerígenas que promuevan un daño oxidativo en las células. Estos ejemplos muestran cómo la urbanización puede tener un impacto en la conducta y reproducción de los organismos que habitan zonas urbanas. Además, el impacto de las ciudades también podría influir en los patrones de selección sexual. Existen algunos estudios en lagartijas, donde se ha evaluado el efecto que tiene la urbanización en distintas características como por ejemplo: el ámbito hogareño (Prosser et al. 2006), niveles de estrés (French et al. 2008), abundancia (Sullivan et al. 2014) y en las tasas de mortalidad (Koenig et al. 2008). No obstante, hasta la fecha no se ha encontrado en la literatura cómo la urbanización podría influir en los procesos de selección sexual de este grupo de animales

## **Selección sexual y heterogeneidad ambiental**

### *SELECCIÓN SEXUAL*

En la naturaleza existe una gran diversidad de organismos que presentan caracteres sexuales secundarios altamente elaborados o extravagantes, como coloraciones brillantes o armas que parecen limitar la supervivencia del portador, por lo que teóricamente no deberían ser favorecidos por la selección natural (Andersson 1994). Darwin (1859; 1871) propuso la idea de selección sexual para explicar el origen, evolución y mantenimiento de estas características. La selección sexual favorece características elaboradas, siempre y cuando éstas confieran ventajas en la competencia por parejas sobre otros individuos del mismo sexo (Darwin 1859; 1871; Andersson 1994). En principio la selección sexual puede actuar a través de dos procesos: la competencia entre machos o selección intrasexual, y la elección femenina o selección intersexual. Aunque más recientemente, se ha sugerido que el conflicto sexual también puede ser una fuerza importante en la evolución de características que influyen en el éxito de apareamiento y la reproducción (Parker 1979; Fricke et al. 2010).

Darwin propuso que estructuras en forma de armas evolucionan al conferir ventajas en los combates entre machos por acceso a las hembras, mientras que los ornamentos evolucionan en respuesta a la elección femenina. La elección de la hembra puede estar basada en una fuerte correlación genética entre el atributo de los machos y la preferencia de las hembras, así, si estos atributos son heredables, la descendencia masculina de estos apareamientos tendría también una ventaja reproductiva, por lo cual las hembras que favorezcan a estos machos tendrían un mayor éxito reproductivo (Fisher 1930). Esta relación genética favorece una coevolución rápida, resultando en un atributo cada vez más elaborado, a lo que Fisher (1930) llamó “Runaway” (desbocamiento, o proceso desbocado). Por otro lado, se ha propuesto que las características usadas en la elección de pareja deberían ser indicadores “honestos” de la calidad genética de los individuos; es decir, desarrollarlos y mantenerlos debería implicar un alto costo, por lo que sólo los individuos de buena calidad serían capaces de producirlos y mantenerlos. Esta idea es conocida como “Handicap” (Zahavi 1975). Las hembras pueden beneficiarse directa o indirectamente de esta elección (Anderson 1994). La obtención de recursos, territorios de alta calidad, alimento o el cuidado parental, son algunos de los beneficios directos que puede adquirir la hembra al elegir a machos de buena calidad (Anderson 1994), mientras que en los beneficios indirectos, la descendencia hereda del macho seleccionado alelos favorables que la hacen más viable, competitiva o atractiva durante la elección de pareja (Fisher 1930; Zahavi 1975; Huk y Winkel 2008).

Las ventajas reproductivas asociadas a armas y ornamentos pueden favorecer un mayor nivel de dimorfismo sexual, como consecuencia de la intensa selección por algún atributo en particular. Así, el grado de dimorfismo sexual se ha usado como un indicador de la intensidad de la selección sexual (Cox 2010). También, diferencias en las condiciones ambientales pueden tener efectos importantes en la intensidad de la selección sexual, resultando en cambios en la expresión de caracteres sexuales y en la condición de los individuos.

*CARACTERES SEXUALES Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL*

La evolución de los caracteres sexuales está determinada por una interacción entre el genotipo, la heterogeneidad ambiental y la plasticidad fenotípica que operan en diferentes escalas de tiempo y espacio. Esta interacción, provoca que la selección de caracteres sexuales fluctúe en fuerza y dirección a través de distintos ambientes (Cornwallis y Uller 2009). Así, la expresión de caracteres sexuales puede ser el reflejo de las condiciones ambientales que prevalecen, ya que por ejemplo, la depredación, la densidad poblacional, disponibilidad de recursos alimenticios o contaminación pueden afectar su expresión (Candolin et al. 2007; Cockburn et al. 2008; Gosden y Svensson 2008). Diferencias locales en condiciones ecológicas y ambientales podrían influir en la expresión de caracteres relacionados con la reproducción y probablemente cambiar el rumbo de la selección sexual (Cornwallis y Uller 2009).

Por ejemplo, en el caballito del diablo *Ischnura elegans*, se encontró que la talla de los machos varía dependiendo de las condiciones ambientales y sociales que prevalecen, sugiriendo que el tamaño corporal es afectado por cambios en la densidad poblacional y en la frecuencia de las hembras (Gosden y Svensson 2008). En la oveja *Ovis aries*, el tamaño de los cuernos de los machos, varía dependiendo de las condiciones ambientales. En condiciones favorables, los recursos son suficientes para ser asignados tanto al crecimiento de los cuernos como a una mayor inversión en la reproducción, extendiéndose así la temporada reproductiva; mientras que en condiciones con escasez de recursos el tamaño de los cuernos decrece y la temporada reproductiva es más corta (Robinson et al. 2008). Otro ejemplo se observa en las hembras del pez guppy (*Poecilia reticulata*), las cuales muestran preferencias por el brillo de la coloración de los machos. Sin embargo, en poblaciones con alta densidad de depredadores, las hembras relajan su preferencia por el brillo de la coloración, ya que tanto los machos como las crías de machos con coloraciones brillantes son más depredados que individuos menos brillantes; por lo tanto, en estas poblaciones los machos presentan en promedio coloraciones menos brillantes que en poblaciones con bajas probabilidades de depredación (Endler 1978;

Stoner y Breden 1988). Esto sugiere que características bajo intensa selección natural deberían relajar las presiones de selección sexual (Stoner y Breden 1988).

Por otro lado, cambios ambientales inducidos por actividades humanas, como la contaminación, también podrían afectar la expresión de caracteres sexuales. Por ejemplo, en el pez *Girardinichthys multiradiatus*, la exposición a insecticidas (organofosforados) en etapas tempranas del desarrollo, afecta el tamaño y el color amarillo de las aletas de los machos, lo cual podría influir en la preferencia de las hembras (Arellano-Aguilar y Macías-García 2008). El tamaño corporal de los machos del pez marino *Pomatoschistus minutus* confiere ventajas reproductivas sobre machos de menor tamaño. Sin embargo, en poblaciones donde la turbidez del agua es mayor debido al crecimiento de las algas por la eutrofización, el tamaño corporal no confiere ventajas en el éxito reproductivo, ya que la poca visibilidad del agua complica el acaparamiento de las hembras por machos grandes, de tal forma que los machos de distintos tamaños tienen las mismas oportunidades de apareamiento. Por otro lado, en aguas claras, los machos de mayor tamaño tienen ventajas sobre los machos más pequeños al acaparar con mayor éxito a las hembras (Järvenpää y Lindström 2004). Esto sugiere que el aumento en la turbidez del agua y por lo tanto la disminución de la visibilidad disminuyen las oportunidades de competir por parejas entre machos de diferentes tamaños. Un fenómeno similar sucede con las poblaciones del pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) del mar Báltico, donde la eutrofización ha reducido la visibilidad del agua aumentando los costos de reproducción ya que incrementa el tiempo y energía invertida en la búsqueda de parejas (Candolin et al. 2007). En ambientes con poca visibilidad, el color rojo de los machos y el cortejo se relajan ya que pierden su valor adaptativo (Candolin et al 2007). Estos ejemplos muestran cómo diferencias ambientales generadas por el humano, pueden causar cambios en la expresión de caracteres sexuales y en la preferencia de las hembras, provocando así variación en la selección sexual a través del tiempo y del espacio (Cornwallis y Uller 2009).

### ÉPOCA DE REPRODUCCIÓN Y URBANIZACIÓN

Las nuevas condiciones urbanas (recursos alimenticios, temperatura, refugios, depredación) pueden afectar directamente el momento y la duración de la época reproductiva, el tamaño de la camada y la adquisición de parejas (Ditchkoff et al. 2006; Candolin et al. 2007). En una especie de urraca (*Pica pica*) que se distribuye dentro y en los alrededores de Sofía, Bulgaria, se encontró que las poblaciones urbanas establecen la puesta en promedio 3 semanas antes que en poblaciones silvestres. Además, las poblaciones urbanas tienen un mayor éxito de emplumado en comparación con las poblaciones silvestres (Antonov y Atanasova 2003). Este adelanto en la reproducción y mayor éxito reproductivo en zonas urbanas, podría deberse a un aumento en la disponibilidad de recursos que estimula el momento adecuado para la reproducción. (Antonov y Atanasova 2003; Ditchkoff et al. 2006). También, las condiciones urbanas parecen favorecer el éxito reproductivo del carbonero (*Parus major*) y herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), al adelantar la fecha de anidación. A pesar de poner nidadas más pequeñas, tienen mayor éxito de emplumado y los pollos abandonan el nido a edades más tempranas, en comparación con poblaciones silvestres (Jerzy y Mirosława 2012). Es probable que la continua disponibilidad de alimentos y condiciones ambientales favorables en zonas urbanas, permita extender la temporada de reproducción o incluso favorecer una pérdida de la estacionalidad reproductiva para algunos grupos de animales (Shochat et al 2006). Estos ejemplos muestran cómo la heterogeneidad ambiental causada por el impacto de las actividades humanas puede provocar cambios en las estrategias reproductivas y por lo tanto podrían influir directamente en la competencia entre machos y/o en la preferencia de las hembras.

*SUPERVIVENCIA Y SUS EFECTOS EN LA SELECCIÓN SEXUAL*

La selección sexual puede imponer costos en términos de supervivencia afectando diferencialmente a cada sexo, es decir, las estructuras que confieren ventajas en la competencia por parejas podrían disminuir la probabilidad de supervivencia. Por ejemplo, la mortalidad de machos adultos de distintas especies de mamíferos puede incrementarse debido a la intensidad de conflictos agonísticos por acceso a las hembras (Promislow 1992). Así, competencia intensa por parejas podría conllevar costos en términos de tiempo, energía y en algunos casos hasta la muerte del competidor (Andersson 1994; Møller y Szép 2002). En un estudio comparativo se evaluaron 194 especies de aves y se encontró una asociación positiva entre la mortalidad de los machos y la intensidad de interacciones agonísticas (Liker y Székely 2005).

Las hembras de la golondrina *Hirundo rustica* muestran fuertes preferencias por la longitud de la cola de los machos; sin embargo, la supervivencia de los machos disminuye al aumentar la longitud de la cola, ya que son más vulnerables a los depredadores y aumenta el costo de forrajeo (Møller y Szép 2002). Igualmente, el tamaño de las aletas de los machos de *Girardinichthys multiradiatus*, un carácter sujeto a elección femenina, afecta la probabilidad de supervivencia (Macías-García et al. 1998). Así, el riesgo de depredación podría ser un factor importante que influye en la preferencia de las hembras (Stoner y Breden 1988; Godin y Briggs 1996). En ambientes con baja probabilidad de supervivencia las hembras de guppies relajan la preferencia por el color anaranjado de los machos, ya que tanto los machos más coloridos como sus crías son más depredados, mientras que son más selectivas en poblaciones con altas tasas de supervivencia, donde el carácter puede ser más exagerado sin comprometer su supervivencia (Stoner y Breden 1988; Godin y Briggs 1996). Estos ejemplos sugieren que diferencias en la dinámica de la selección sexual puede generar efectos negativos en las tasas de supervivencia entre sexos. Debido a que los machos de la lagartija del mezquite presentan coloraciones azules ventrales, es probable que individuos con coloraciones más intensas tengan menores

probabilidades de supervivencia, ya que serían fácilmente detectados por los depredadores.

#### *VARIACIÓN EN LA PREFERENCIA DE LAS HEMBRAS*

Diferentes estudios han mostrado que la elección femenina no se expresa como una preferencia fija, sino más bien, parece ser una característica plástica que puede depender de varios factores, como por ejemplo el ambiente social (Alonzo y Sinervo 2001), experiencia individual (Morris et al. 2010) o bien, dependiendo de las condiciones ecológicas y ambientales que prevalecen (Cornwallis y Uller 2009). Por ejemplo, en la lagartija común de manchas (*Uta stansburiana*), los machos presentan coloraciones polimórficas de garganta (amarillo, anaranjado y azul), y la preferencia de las hembras parece responder a la frecuencia de morfos que prevalece en la población. Alonzo y Sinervo (2001) encontraron variación temporal en la preferencia de las hembras, ya que en años donde hay una explosión demográfica de algún morfo, las hembras muestran preferencias por el morfo menos frecuente. Sin embargo, en otros años las hembras pueden favorecer a los morfos más abundantes. Esta variación anual en la preferencia de las hembras podría ayudar a mantener la varianza genética que promueve el polimorfismo en la población (Alonzo y Sinervo 2001).

También, en otros grupos de animales como aves y peces, existen ejemplos que muestran que las condiciones ambientales parecen influir en la preferencia de las hembras. Por ejemplo, en la alondra *Calamospiza melanocorys*, se evaluó la preferencia de la hembra por diferentes atributos de los machos durante 7 años consecutivos. Se encontró que ciertos atributos fenotípicos se asociaban positivamente con el éxito de emplumado en algunos años pero no en otros, de tal forma que las preferencias de las hembras cambiaban (Chaine y Lyon 2009). Esto sugiere que la variación en la preferencia femenina a través de los años, está sujeta a la asociación entre la característica de los machos y su éxito reproductivo, el cual varía dependiendo de las condiciones ambientales que prevalecen, así las hembras pueden maximizar su adecuación cada año (Chaine y Lyon 2009). Por otro lado, en el pez *Xiphophorus multilineatus*, se encontró que la calidad de la



hembra (estimada como peso) influye directamente en su preferencia. Así, las hembras de alta calidad (más pesadas) tienen una fuerte preferencia por machos grandes, mientras que hembras de baja calidad aceptan indiscriminadamente machos grandes y pequeños para copular (Morris et al. 2010). De igual forma, la calidad de las hembras puede variar entre años y por lo tanto sus preferencia (Morris et al. 2010). Las hembras del pez guppy (*Poecilia reticulata*) parecen ajustar su preferencia en función de las presiones de depredación (Endler 1978; Stoner y Breden 1988; Godin y Briggs 1996). En presencia de peces cíclidos (*Crenicichla alta*) las hembras relajan su preferencia por el brillo de los machos, mientras que en ausencia de depredadores las hembras muestran fuertes preferencias por machos más brillantes (Godin y Briggs 1996). Se ha sugerido que los costos asociados a la elección de pareja como por ejemplo: el tiempo invertido en el muestreo de diferentes machos, o bien el riesgo de depredación asociado a la evaluación de machos, pueden ser una potencial restricción que influye en la optimización de la elección; favoreciendo en las hembras tácticas que reduzcan dichos costos como por ejemplo relajando la preferencia por ciertas características de los machos. Por lo tanto, cambios temporales en los costos de elección pueden promover plasticidad en la preferencia de las hembras (Jennions y Petrie 1997). También, variaciones en la calidad de los territorios y recursos que defienden los machos puede influir en la variación de la elección de pareja (Jennions y Petrie 1997).

Por otro lado, variaciones en las capacidades sensoriales pueden ser influenciadas por las condiciones ambientales; por ejemplo, el ruido (Bermúdez-Cuamatzin et al. 2010), la luz (Järvenpää y Lindström 2004) o la contaminación (Candolin et al 2007), ya que podrían afectar y enmascarar la detección de la señal y su información (Jennions y Petrie 1997). Estas nuevas presiones selectivas pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales que prevalecen y por lo tanto influir directa o indirectamente en la preferencia de las hembras (Jennions y Petrie 1997).

Aunque existen estudios que han mostrado cómo la variación ambiental puede afectar los procesos de selección sexual en distintas especies, sigue siendo difícil predecir

de qué forma diferencias ecológicas y ambientales pueden afectar la selección sexual de distintos organismos en condiciones en las que el humano ha modificado el paisaje (Cockburn et al. 2008). Se espera que los caracteres sexuales estén asociados a la condición individual, por lo que estos deberían ser sensibles a las condiciones ambientales. Por ejemplo, en ambientes con alta variación en la disponibilidad de alimentos, las hembras prefieren aparearse con machos que expresen caracteres sexuales exagerados. En tal escenario, cuando la cantidad de recursos alimenticios es limitada, las hembras preferirán a los pocos machos que sean capaces de expresar caracteres sexuales exagerados; por lo tanto las presiones de selección sexual aumentan debido a la alta competencia por apareamientos que estarían acaparados por un puñado de machos. Sin embargo, también podría pasar lo contrario, disminuyendo las presiones de selección sexual, ya que los pocos machos con caracteres sexuales exagerados, no estarían disponibles para el resto de las hembras y por lo tanto aumentaría el tiempo de búsqueda (mayores costos) de estos machos (Cockburn et al. 2008). Un tercer escenario sería un ambiente donde las condiciones son ricas y favorables para la reproducción. En este sentido, las predicciones también pueden ir en ambas direcciones: en un caso, todos los machos podrían exceder el ornamento preferido por las hembras, disminuyendo así la intensidad de selección sexual debido a que cualquier pareja potencial indica alta calidad. Pero, por otro lado, podría aumentar la competencia debido a que todos los machos tendrían recursos suficientes para asignar a interacciones agresivas y a la reproducción (Cockburn et al. 2008). Una idea que podría mejorar las predicciones acerca de la dirección de la selección sexual, radica en los costos de muestreo (tiempo invertido en el muestreo y riesgo de depredación) asociados a la búsqueda de pareja por parte de las hembras. Al aumentar estos costos, la selectividad de las hembras debería de reducirse (Cockburn et al. 2008).

Por otro lado, Cornwallis y Uller (2009) han intentado hacer predicciones acerca de cómo la heterogeneidad ambiental podría influir en la expresión de caracteres sexuales secundarios, llegando a concluir que es difícil predecir una sola dirección sobre la expresión de dichos caracteres. Por ejemplo, durante condiciones pobres individuos de

mejor calidad con altas probabilidades de supervivencia podrían reducir la expresión de sus caracteres sexuales administrando sus recursos hasta que las condiciones de reproducción mejoren, mientras que los individuos de baja calidad con menores probabilidades de supervivencia podrían invertir todos sus recursos en la expresión de caracteres sexuales y así tener ventajas sobre individuos de mejor calidad (Cornwallis y Uller 2009).

### **Urbanización y caracteres sexuales coloridos**

La disponibilidad de recursos tiene una gran influencia en la expresión de caracteres sexuales. Las zonas urbanas se caracterizan por tener un suministro constante de recursos alimenticios, que son aprovechados por distintos grupos de animales. Así, las ciudades proveen recursos suficientes que pueden ser asignados tanto a la reproducción como a la supervivencia. De esta forma, en las poblaciones urbanas es probable que los grupos de animales que desplieguen características coloridas, expresen coloraciones más intensas que poblaciones silvestres. Sin embargo, Hasegawa y colaboradores (2014) encontraron lo contrario en el pinzón mexicano (*Carpodacus mexicanus*). Estos autores evaluaron la agresividad de machos de poblaciones urbanas y silvestres y encontraron que, en las poblaciones urbanas los individuos eran menos agresivos y encontraron una mayor variación en la intensidad de la coloración roja del pecho; encontrando con mayor frecuencia individuos menos competitivos y por lo tanto menos coloridos que en zonas rurales. Esto sugiere que la abundancia de recursos puede favorecer la prevalencia de competidores débiles (Hasegawa et al. 2014). Esta menor competencia podría deberse a que los individuos de zonas urbanas tienen acceso a una mayor cantidad de recursos por lo que los costos de la reproducción serían menores que en zonas no urbanizadas (Shochat 2004). Este es el único ejemplo encontrado en la literatura que relaciona indirectamente el efecto de la urbanización en la expresión de una característica colorida, como lo es el pecho rojo del pinzón mexicano.

Por otro lado, es bien sabido que la expresión de características coloridas en peces (Kortet et al. 2003), anfibios (Butman et al. 1979), reptiles (Cox et al. 2005) y aves (Evans et al. 2000) parecen estar controlados por los niveles de hormonas sexuales. La exposición constante a contaminantes ambientales pueden acumularse en diferentes tejidos animales. Tal acumulación puede afectar la regulación hormonal y puede inducir cambios en los caracteres sexuales secundarios (Schwendiman y Propper 2012). Por ejemplo, en la rana roja *Hyperolius argus* la exposición constante a organoclorados presentes en insecticidas como el DDT (dicloro difenil tricloetano) acelera el desarrollo de la coloración adulta en individuos juveniles (Noriega y Hayes 2000). También, se ha visto que los compuestos orgánicos aromáticos como el fenol producto de la industria farmacéutica modifica la conducta sexual en los machos de la rana *Xenopus tropicalis*, al actuar posiblemente como un estrógeno (Schwendiman y Propper 2012). Así, la contaminación química presente en las ciudades puede actuar como precursores hormonales que podrían afectar la expresión de caracteres sexuales.

### **Lagartijas y urbanización**

A pesar del alto impacto de las ciudades, miembros de distintos grupos de animales como por ejemplo aves (Crocì et al. 2008), mamíferos (Riley 2006), anfibios (Hamer y McDonnell 2008) y reptiles (Barrett y Guyer 2008; Sullivan y Sullivan 2008; Hamer y McDonnell 2010) han logrado establecerse exitosamente en estos ambientes. Distintos autores han investigado cómo los ambientes urbanos pueden inducir cambios en las historias de vida de estos grupos de animales. Por ejemplo, en la lagartija australiana de jardín (*Lampropholis guichenoti*) una mayor temperatura del aire en las ciudades parece aumentar las velocidades de escape, lo que permite buscar parejas en zonas más alejadas de sus refugios (Prosser et al. 2006). También, se ha encontrado que en la lagartija arborícola *Urosaurus ornatus*, las poblaciones que habitan ciudades del sur de Arizona, EUA, presentan niveles bajos de estrés (menor corticosterona en sangre) como

consecuencia de la frecuente exposición a disturbios humanos y al aumento en la cantidad y acceso a recursos alimenticios (French et al. 2008).

Por otro lado, también se han encontrado efectos negativos en diferentes especies que habitan zonas urbanas. Por ejemplo, las tasas de mortalidad de la lagartija de lengua azul (*Tiliqua scincoides*) aumentan en la época de reproducción, debido a que los machos son más activos y sufren muertes al ser atropellados y son perseguidos y capturados por depredadores domésticos como perros y gatos (Koenig et al. 2002). Además, la abundancia de dos especies de lagartos cornudos (*Phrynosoma platyrhinos* y *Phrynosoma solare*) en ciudades del sur de Arizona, EUA, ha disminuido como consecuencia de la disminución de su principal presa, las hormigas cosechadoras de semillas, que se han visto afectadas por el uso constante de insecticidas utilizados en zonas urbanas (Sullivan et al. 2014). Pérez-Mendoza y colaboradores (2013; 2014) evaluaron los efectos potenciales del disturbio humano en las tasas de supervivencia y reproducción en la lagartija del mezquite. Sin embargo, no encontraron diferencias en la probabilidad de supervivencia y tasa de reproducción en zonas urbanas comparadas con zonas naturales o con zonas de agricultura. Encontraron, que la disponibilidad de micro hábitas y refugios adecuados son características ambientales claves que pueden influir directamente en las tasas vitales en la lagartija del mezquite.

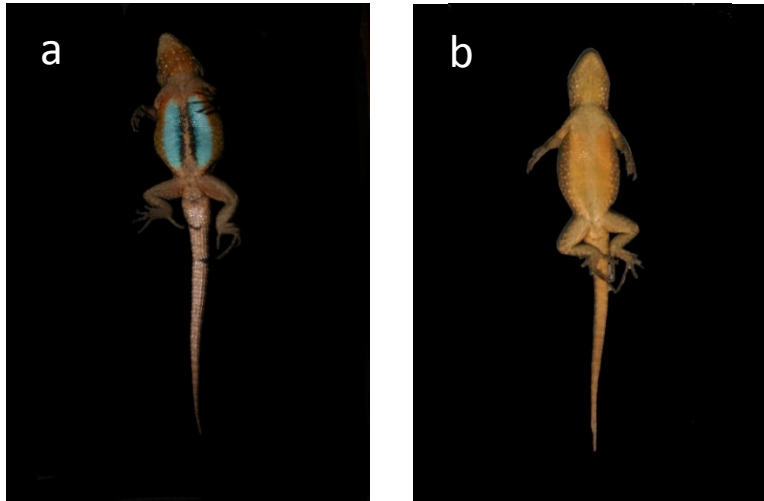
A pesar de existir diferentes enfoques de estudio en relación con la urbanización y con la biología de este grupo de animales, hasta la fecha no se ha encontrado en la literatura algún trabajo que haya evaluado directamente el efecto que tiene la urbanización en la expresión de caracteres sexuales, o en las preferencias de las hembras de alguna especie de lagartijas y mucho menos en la lagartija del mezquite. En este estudio evaluamos el efecto que tiene la heterogeneidad ambiental a través de un gradiente de urbanización sobre la conducta, época de reproducción, expresión de caracteres sexuales, supervivencia y preferencias femeninas en la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus*.

## La lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus*

La lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus*) es una especie pequeña con una longitud hocico cloaca (LHC) promedio de 68 mm, aunque algunos individuos pueden alcanzar los 80 mm (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Meyen 2010). Presenta una amplia distribución, desde el sur de Texas, EUA, hasta el norte de Oaxaca, México (Arévalo et al. 1991). Habita principalmente zonas áridas y semi-áridas del centro de México, aunque también se le puede encontrar en ambientes de alta montaña (Arévalo et al. 1991; Sites et al. 1992; Jiménez et al. 2005). Debido a su amplia distribución geográfica, la lagartija del mezquite experimenta una alta variación ecológica, dando como resultado una gran variación morfológica y genética; hasta el momento se han identificado 8 razas cromosómicas (Sites 1983; Arévalo et al. 1994).

Debido a la fragmentación del paisaje y al incremento de las ciudades, la lagartija del mezquite con frecuencia habita regiones urbanas. En la ciudad de México es común encontrarla en áreas verdes, así como en camellones que dividen vialidades públicas y en algunas zonas en los jardines y azoteas de las casas (obs. personal).

*Sceloporus grammicus*, es una especie vivípara, de hábitos arbóreos y saxícolas. Al igual que la mayoría de las especies del género, los machos presentan en el vientre una coloración azul formada por dos parches paralelos y dos franjas delgadas negras en el centro, normalmente de la misma longitud que los parches azules (Leyte et al. 2005; Figura 1a). Las hembras presentan una ligera coloración anaranjada en el vientre. Al igual que en los machos, esta coloración forma dos parches paralelos (Figura 1b). En poblaciones cercanas a la ciudad de México (Teotihuacán Edo. Mex), se ha documentado que los machos alcanzan la madurez sexual a una edad de entre 6 y 7 meses al tener una talla de 44.5 mm LHC (Jiménez et al. 2005). Por otro lado, las hembras alcanzan la madurez sexual a una menor talla con 44.1 mm LHC; sin embargo, presentan una menor tasa de crecimiento ya que alcanzan esta longitud a la edad de entre 8 y 9 meses (Jiménez et al. 2005).



**Figura 1.** Dimorfismo sexual en coloración en la lagartija del mezquite. (a) Los machos presentan un par de parches azules en el vientre con dos franjas negras al centro. (b) Las hembras presentan dos parches ventrales ligeramente anaranjados (fotos Víctor Argaez).

De acuerdo a la literatura, en las especies vivíparas del género *Sceloporus* los ciclos reproductivos pueden ser sincrónicos, con cortejo y fecundación otoñal, o asincrónicos, con cortejo y cópulas en el verano y fecundación otoñal (Méndez de la Cruz et al. 1998). La lagartija del mezquite según la población, puede presentar ciclos reproductivos sincrónicos o asincrónicos (Méndez de la Cruz et al. 1998). Las hembras producen una sola camada al año y presentan máxima actividad reproductora durante el otoño, cuando se lleva a cabo el cortejo, el apareamiento y la fertilización, seguida de la gestación invernal, para posteriormente parir durante la primavera (Guillette y Casas-Andreu 1980; Gadsden et al. 2005; Ramírez Bautista et al. 2005). Sin embargo, en la ciudad de México, se han avistado crías recién nacidas a lo largo de todo el año, lo que sugiere algún desfase en la época de reproducción (obs. personal).

En este proyecto se evaluó, si la urbanización, influye en la conducta, en la época de reproducción, en la expresión de la coloración azul de los machos, supervivencia y en la preferencia de las hembras en la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus microlepidotus*. El proyecto se dividió en dos secciones, por un lado se describió la

variación conductual y fenotípica dentro y entre poblaciones con distintos grados de urbanización. Además, se realizó un estudio demográfico en el cual se estimó la probabilidad de supervivencia y densidad en diferentes poblaciones. Y por otro lado, se realizó un estudio experimental de preferencias femeninas con dos poblaciones que difieren en el grado de urbanización. En Total se estudiaron 5 poblaciones: 3 poblaciones urbanas (Bosque de Chapultepec, Ciudad Universitaria y Parque Hundido) y 2 poblaciones naturales (Teotihuacán y Sierra de Guadalupe).



## **OBJETIVOS**

- 1) Describir la actividad conductual durante un año en poblaciones que habitan sitios con distintos grados de urbanización.
- 2) Describir usando indicadores indirectos (frecuencia de avistamiento de crías) la estacionalidad reproductiva en poblaciones con distintos grados de urbanización.
- 3) Evaluar si los patrones de coloración ventral de machos y hembras varían a lo largo del gradiente de urbanización.
- 4) Evaluar si la probabilidad de supervivencia y densidad poblacional varían en el gradiente de urbanización.
- 5) Explorar experimentalmente si la variación ambiental generada por la urbanización influye en la intensidad de las preferencias de las hembras por la coloración azul ventral de los machos.

## ***HIPÓTESIS SOBRE EL EFECTO DEMOGRÁFICO***

La urbanización ofrece mejores condiciones para la reproducción al afectar positivamente la disponibilidad de recursos, aumentando las probabilidades de supervivencia, la densidad poblacional y favoreciendo la expresión de la coloración azul ventral. Si la urbanización ofrece mejores condiciones para la lagartija del mezquite esperamos que en comparación con poblaciones menos urbanizadas, en las poblaciones más urbanizadas:

- 1) los individuos cortejarán y se reproducirán (frecuencia de crías) a lo largo del año,
- 2) los machos invertirán más en la expresión de caracteres sexuales y por lo tanto presentarán parches ventrales más coloridos, y
- 3) la probabilidad de supervivencia y la densidad poblacional será mayor.

## ***HIPÓTESIS SOBRE LA PREFERENCIA DE LAS HEMBRAS***

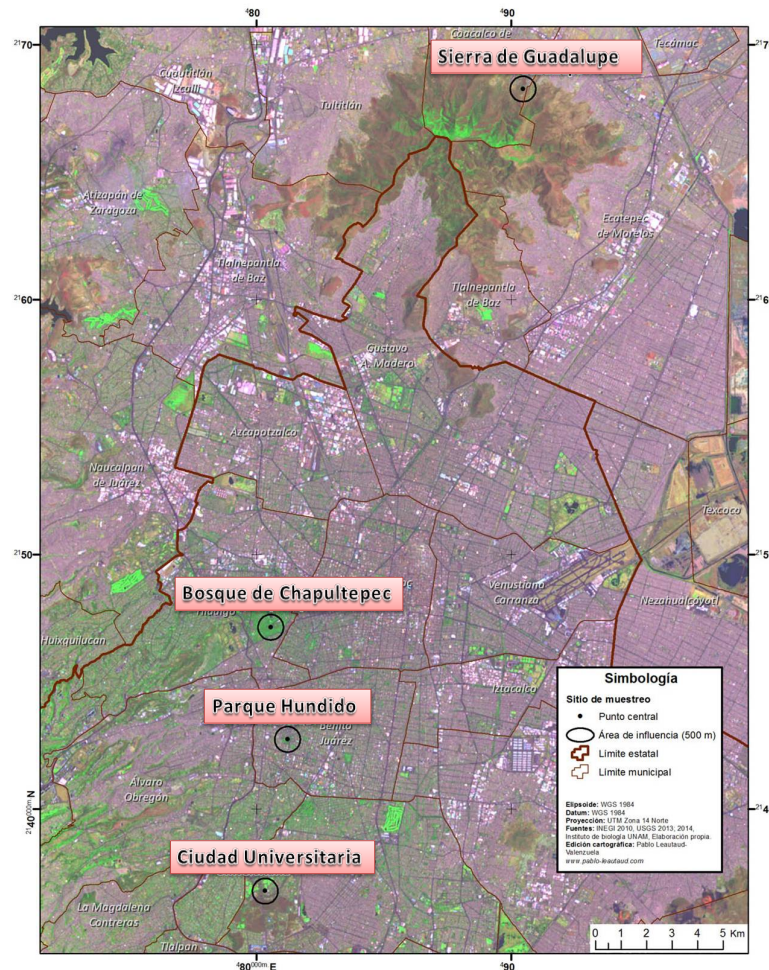
La selectividad de las hembras disminuye en ambientes urbanos con alta disponibilidad de machos de buena condición. Por lo tanto al manipular la coloración azul ventral de los machos esperamos que comparadas a las hembras de una población urbana (Ch), las hembras de una población rural (SG):

- 1) pasen más tiempo cerca de los machos con vientre azul más brillante (macho atractivo)
- 2) desplieguen más conductas de aceptación a los machos con vientres más brillantes
- 3) desplieguen menos conductas de rechazo a los machos con vientres más brillantes.

## **MÉTODOS**

### **Zonas de estudio e índice de urbanización**

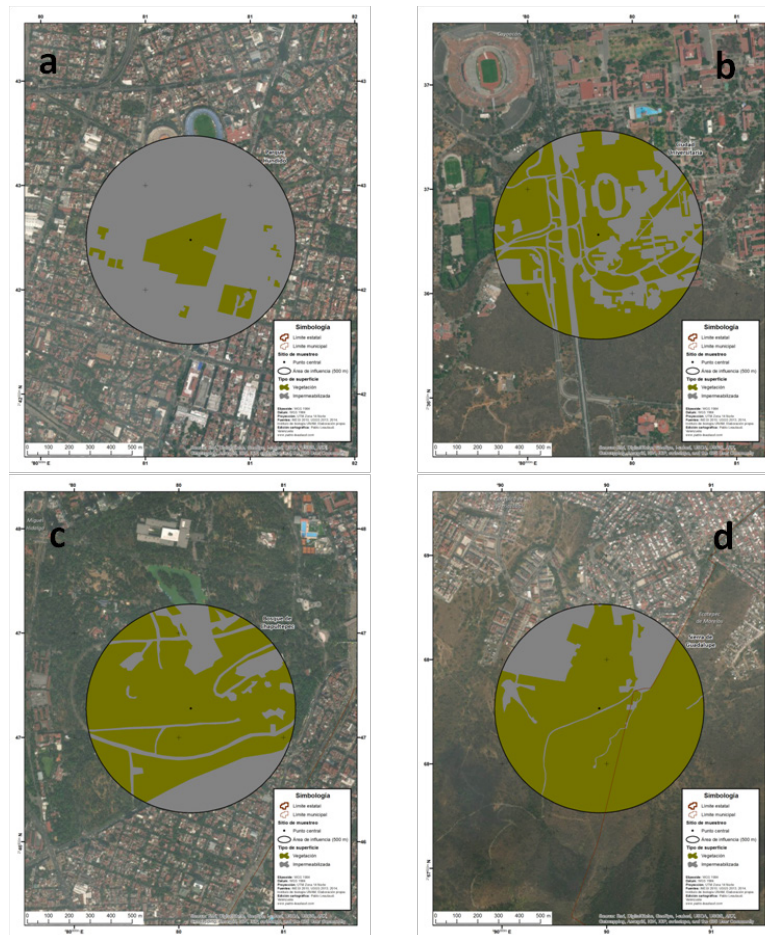
Se estudiaron 4 poblaciones de la lagartija del mezquite: Ciudad Universitaria (CU), Parque hundido (PH) y Bosque de Chapultepec (Ch) en el Distrito Federal, y Sierra de Guadalupe (SG) en el municipio de Coacalco en el Estado de México (Figura 2). Originalmente, la población de lagartijas de Teotihuacán (T) Edo. Méx. estaba incluida en los muestreos; sin embargo, debido al tipo de vegetación no se logró capturar suficientes individuos al mes para llevar a cabo un estudio demográfico y fenotípico. De esta población, sólo se reporta la actividad conductual y avistamiento de juveniles durante todo el año. Los 5 sitios de estudios varían en el tipo de vegetación y en el índice de urbanización (ver más abajo). En cada población determinamos una sola área de captura en la que las lagartijas fueran lo suficientemente abundantes. Las áreas de captura median: PH 110 × 60 m (6600 m<sup>2</sup>), CU 100 × 70 m (7000 m<sup>2</sup>), Ch 105 × 68 m (7140 m<sup>2</sup>) y SG 160 × 40 m (6400 m<sup>2</sup>).



**Figura 2.** Localización espacial de las cuatro poblaciones. Los puntos negros indican la población y el círculo se refiere al área de influencia en el cual se estimó el porcentaje de cobertura vegetal y área impermeabilizada.

Para determinar el grado de urbanización de cada población, descargamos fotografías aéreas libres de errores y deformaciones, conocidas como ortofotos del portal Web del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI; [www.inegi.org.mx](http://www.inegi.org.mx) 2013). Mediante el programa de sistemas de información geográfica ArcGis, se midió el porcentaje de cobertura vegetal y el porcentaje de zona impermeable y/o de construcciones en un radio de 500 m, tomando como punto central el área de captura de cada población. El análisis espacial indicó que el PH es la población con mayor porcentaje

de área impermeable con el 85.82 % (Figura 3a). La segunda población con mayor grado de urbanización es CU con un 39 % de área impermeabilizada (Figura 3b), seguida de Ch con un 30.44 % de área impermeabilizada (Figura 3c). Finalmente, la población de SG es la menos urbanizada con un 21.20 % de área impermeabilizada (Figura 3d).



**Figura 3.** Porcentaje de cobertura vegetal (color verde) y área impermeabilizada (color gris) para las 4 poblaciones: (a) Parque Hundido, (b) Ciudad Universitaria, (c) Bosque de Chapultepec, y (d) Sierra de Guadalupe. El punto negro en el centro corresponde a la zona de estudio.

## ***I. COMPARACIÓN ENTRE POBLACIONES***

### **Descripción de la actividad conductual y frecuencia de avistamiento de crías entre poblaciones**

Entre enero y diciembre del 2013 se llevaron a cabo registros sistemáticos de conducta, en los que en cada población se realizaron 2 visitas mensuales completando un mínimo de 6 horas de observación por mes (rango 6-8, media 7.3 hrs.). Se establecieron 2 rutas (longitud aproxima 200 m, en forma de zigzag dentro de los transectos) que se recorrían por la mañana de 9:00 – 11:00 hrs y por la tarde de 15:00 – 17:00 hrs. En cada recorrido se buscaban lagartijas adultas en troncos de árboles y en las rocas que estuvieran alrededor de la ruta (distancia promedio 10 m). Al divisar una lagartija, se registraba durante un periodo de 5 minutos la frecuencia de flexiones (Push-ups, Full-shows; Martins 1993), movimientos de cabeza (head bobbing; Martins 1993), persecuciones, mordidas, movimientos de cola (vertical y horizontal) y el número de cópulas (Anexo 1). Al finalizar el tiempo de registro se continuaba el recorrido hasta encontrar una siguiente lagartija. Además, en cada recorrido se registraba la frecuencia de avistamiento de crías recién nacidas que tuvieran una longitud total (hocico-cola) no mayor a 3 cm. Estos registros pueden ser una medida indirecta de la época de apareamiento.

### **Variación fenotípica y de coloración**

Entre el 4 de diciembre de 2012 y el 18 de diciembre de 2013, las poblaciones de estudio fueron muestreadas durante 4 días consecutivos cada mes. Las capturas se realizaron a mano, sin ayuda de caña de pescar o liga, entre las 7:30 y 16:30 hrs, buscando a las lagartijas entre las cortezas de los árboles, en grietas de troncos y debajo de las rocas. Las lagartijas capturadas fueron guardadas en costales de manta durante aproximadamente 3 hrs. hasta que se lograba la captura de entre 10 y 15 lagartijas. Una vez concluido el trabajo de captura, las lagartijas fueron pesadas con una balanza electrónica ( $\pm 0.01$  g) y se les tomaron medidas morfométricas con un vernier ( $\pm 0.01$  mm). Las medidas

morfométricas registradas fueron: longitud hocico cloaca (LHC), longitud de la cola (LC) y longitud total (LT).

Para describir la coloración de las lagartijas capturadas y evaluar cómo varía a través del tiempo y entre poblaciones, a cada lagartija capturada se le midió el color del parche azul (machos) y parche anaranjado (hembras), así como también el color del saco gular (garganta) con un espectrofotómetro (Minolta CM-2600d). El espectrofotómetro calcula las curvas del porcentaje de reflectancia desde la región UV hasta los rojos lejanos (360 a 740 nm) con intervalos de registro de 10 nm. El espectrofotómetro se puso en contacto sobre el vientre y la garganta de la lagartija, respectivamente, con un ángulo de 90°. Para los análisis se usaron las curvas de color de los 360 a los 700 nm debido a que éste es posiblemente el rango en que las lagartijas pueden ver (Honkavaara et al. 2002). De las curvas de reflectancia se calcularon el croma azul (suma de reflectancia de 450 a 490 nm dividido por el total de reflectancia hasta 700 nm) y el porcentaje de reflectancia máxima (Rmax) de la coloración ventral de machos. Así mismo se calculó el croma anaranjado (suma de reflectancia de 590 a 620 nm dividido por el total de reflectancia hasta 700 nm) y reflectancia máxima de la coloración ventral de hembras. Finalmente, se calculó el croma anaranjado de la coloración gular de machos y hembras (Hill y McGrew 2006). El croma azul es una medida de la saturación del color, mientras que Rmax es un índice que indica que tan luminosa es una superficie. En este caso, Rmax se encontró dentro del rango que corresponde a la coloración azul (440-500 nm) por lo que valores altos de Rmax más altas corresponden a coloraciones azules más brillantes y de un azul más claro.

## **Análisis estadísticos**

### *Actividad conductual y avistamiento de crías*

Para evaluar si existen diferencias en la actividad conductual entre poblaciones y a través del tiempo, se utilizaron modelos lineales generalizados con una distribución de tipo Poisson y la función de enlace log, debido a que la frecuencia de conductas difirió de una distribución normal (Shapiro-Wilk  $P < 0.001$ ). Por otro lado, la frecuencia de avistamiento de crías, se analizó en términos de proporciones, por lo tanto se utilizaron modelos lineales generalizados con una distribución binomial y la función de enlace logit. Los modelos iniciales incluyeron como efectos fijos la población, y como covariable la fecha de captura, así como la interacción población  $\times$  fecha de captura. En todos los modelos se evaluaron los efectos lineales, cuadráticos y cúbicos de la fecha de captura. A partir de un modelo saturado, se utilizó el método de simplificación de modelos por eliminación de variables no significativas hasta llegar al modelo mínimo (Guyon y Elisseff 2003). Los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico SAS 9.2 con el modulo GLMMIX 9.1 y PROC MIXED 9.0, respectivamente.

### *Variaciones morfológicas y de coloración*

Para evaluar si existen diferencias fenotípicas (talla, peso y coloración) a lo largo del año y entre poblaciones se utilizaron modelos mixtos generales. La identidad de los individuos se incluyó en los modelos como una variable aleatoria, debido a que algunas lagartijas se capturaron varias veces a lo largo del año como consecuencia del estudio demográfico que se llevó a cabo (captura-recaptura; ver más abajo). El modelo inicial para la talla y el peso incluyó como efectos fijos a la población, el sexo, la fecha y todas las interacciones de segundo grado. Los modelos iniciales para analizar las variables de color incluyeron como efectos fijos la población y como covariables la fecha (efecto lineal y cuadrático), la talla de los individuos y todas las interacciones de segundo grado. Para las variables de



color se corrieron análisis independientes para machos y hembras. Los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico SAS 9.2 con el modulo PROC MIXED 9.0.

Además, se calculó un valor de dimorfismo sexual en talla (LHC) en cada población. Se restó la talla promedio de los machos menos la talla promedio de las hembras de cada población y se dividió la diferencia por la talla promedio de las hembras. De esta forma se controló las diferencias en talla entre las poblaciones. Finalmente, para evaluar si existe alguna relación entre el dimorfismo sexual en talla y las variables de color de machos y hembras se realizaron correlaciones de Pearson. Se utilizó el valor promedio del croma azul (machos), el croma anaranjado ventral (hembras) y el Rmax de la coloración ventral. De igual forma, se utilizó el croma anaranjado y Rmax de la garganta de los machos y de las hembras.

## Análisis demográfico

En cada una de las cuatro poblaciones muestreadas se utilizó el método marca-recaptura para estimar la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) de machos y hembras en cada población. Este método consiste en atrapar, marcar y liberar a las lagartijas, con la finalidad de recapturarlas en visitas futuras que se realizan durante un determinado periodo de tiempo. El marcaje y recaptura de las lagartijas se realizó entre diciembre de 2012 y diciembre de 2013 (excepto septiembre ya que la lluvia impidió lograr un porcentaje de capturas adecuada). Durante estos 13 meses se realizaron visitas mensuales a cada una de las 4 poblaciones, en donde se atraparon y marcaron en promedio 30 individuos en el menor tiempo posible (2 a 4 días). Así, con los individuos recapturados en las subsecuentes ocasiones de captura se puede estimar la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y la probabilidad de recaptura ( $p$ ) a través de máxima verosimilitud. Éste es un método de inferencia estadística que permite estimar el valor de los parámetros de interés que con mayor probabilidad dieron origen a los datos obtenidos en campo (Lebreton et al. 1992).

Para el estudio demográfico las lagartijas fueron marcadas produciéndoles cicatrices por cauterización. Este método consiste en hacer una cicatriz a través de calor con un cauterizador médico portátil (marca Bovie), el cual tiene una resistencia metálica que se calienta al activarlo. Una vez caliente, se hace contacto en las escamas donde se pretende dejar la cicatriz. Este método no parece tener efectos negativos a largo plazo y las cicatrices permanecen visibles durante más de un año (Ekner et al. 2011). Para poder identificar a las lagartijas individualmente se utilizó una clave numérica por ubicación de la cicatriz. Cada lagartija tuvo como máximo 3 cicatrices. Las cicatrices se colocaron en la parte ventral de las extremidades siguiendo una clave numérica del 1 al 8 (sin repetir números; Anexo 2).

### *Modelo multiestado*

Los análisis de supervivencia se hicieron con la ayuda del software MARK (White y Burnham 1999). Con los datos obtenidos a partir de las capturas-recapturas se hicieron historias de encuentros para cada individuo. Con la finalidad de evaluar si la supervivencia y recaptura de machos y hembras se relaciona con la coloración del vientre, utilizamos un modelo multiestado. Este modelo permite estimar si la supervivencia varía entre dos o más categorías, que en nuestro caso se refiere a mayor o menor cromas ventral. En el modelo multiestado, además de estimar la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y probabilidad de recaptura ( $p$ ), también es posible estimar la probabilidad de transición ( $\psi$ ) entre categorías que puede cambiar a través del tiempo (White y Burnham 1999; Lebreton et al. 1992). En nuestro caso, los individuos pueden pasar de vientres menos coloridos a más coloridos a través del tiempo y viceversa.

Los individuos se clasificaron como muy coloridos (a) cuando su cromas azul de machos, o anaranjado de hembras, tuvo un valor mayor que el valor promedio de su misma población, y se consideraron de bajo colorido (b) cuando sus cromas estuvieron por debajo del promedio de su misma población. Además, los modelos incluyeron el efecto del sexo y de la población como grupos (se obtuvieron 8 grupos), y como covariables la talla (LHC) y el cromas anaranjado de la garganta (Anexo 3). En este estudio el número de muestreos por población difirió ligeramente debido a variaciones ambientales o problemas logísticos. En CU y BC se realizaron 12 muestreos (diciembre 2012 a diciembre 2013), en Sierra de Guadalupe 11 y en el PH 8 muestreos. Sin embargo, el programa MARK permite incluir datos faltantes al indicar con un punto en la historia de encuentros las fechas en las que no se realizaron muestreos.

Se pusieron a prueba diferentes modelos en los cuales los parámetros de  $\phi$ ,  $p$  y  $\psi$  podían ser afectados por la población, el sexo, o bien por las covariables agregadas al modelo: talla, o el cromas anaranjado de garganta, o bien ser simplemente constantes. También, se probaron modelos aditivos que evalúan el efecto de 2 o más factores. Finalmente, se probaron modelos con interacción, en los cuales los parámetros de interés

( $\phi$  y  $p$ ) además de estar afectados por 2 o más factores podrían estar afectados por la interacción de estos mismos factores.

Para seleccionar el modelo más verosímil y parsimonioso, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike 1973; Burnham y Anderson 2002). Así, el modelo con mayor apoyo es aquél que tiene un valor de AIC más bajo. El criterio numérico para decidir si un modelo es mejor que otro se basa en las diferencias en sus valores AIC ( $\Delta$ AIC). Si las diferencias entre modelos son menores a 2, ambos modelos están igualmente apoyados. Además, el programa MARK calcula un valor del peso de cada modelo ( $w$ ). Estos valores indican el apoyo relativo que tiene cada modelo. De tal forma que el modelo con un valor de AIC más bajo y un mayor peso relativo será el modelo que con mayor probabilidad dio origen a los datos obtenidos en campo (White y Burnham 1999). Debido a que existe incertidumbre con respecto al resto de los modelos, se calculan los promedios ponderados de los parámetros estimados usando los pesos relativos de todos los modelos (Johnson y Omland 2004).

### *Densidad poblacional*

La densidad poblacional fue estimada como el número total de lagartijas capturadas por población entre su correspondiente probabilidad estimada de recaptura (Zúñiga-Vega 2011). Posteriormente, este valor se dividió entre el área total de cada zona de muestreo. Además, también se calculó el error estándar para cada densidad poblacional utilizando la siguiente fórmula.

$$EE(N) = (n \times EE[p]) / p^2$$

Donde  $n$  es el número total de lagartijas capturadas por población y  $EE[p]$  es el error estándar de la probabilidad de recaptura de cada población, la cual es estimada por el programa MARK (Zúñiga-Vega et al. 2012).

### *Proporción de sexos entre poblaciones*

La proporción de sexos fue estimada como el número total de machos y hembras capturados por cada población entre su correspondiente probabilidad estimada de recaptura, a partir del modelo:  $\phi(\text{constante}) p(\text{población} * \text{sexo})$  y  $\psi(\text{constante})$ . Posteriormente, de los valores obtenidos se calculó el porcentaje de machos y hembras de cada población. Además, se hizo una prueba de  $\chi^2$  para evaluar si la proporción de sexos obtenida difiere de una proporción 1:1.

## **II. EXPERIMENTO PARA EVALUAR SI LAS PREFERENCIAS FEMENINAS VARÍAN ENTRE POBLACIONES**

Entre el 5 y 9 de diciembre del 2013 se colectaron 13 machos y 13 hembras del Bosque de Chapultepec y 13 machos y 16 hembras de Sierra de Guadalupe. En ambas poblaciones los individuos colectados eran sexualmente maduros, ya que tenían una longitud hocico cloaca (LHC) mayor a 44.5 mm (Jiménez et al. 2005). Cada lagartija se guardó en un costal de manta y se marcó el lugar de captura con un GPS para regresar a las lagartijas al mismo sitio en que fueron capturadas al final del experimento.

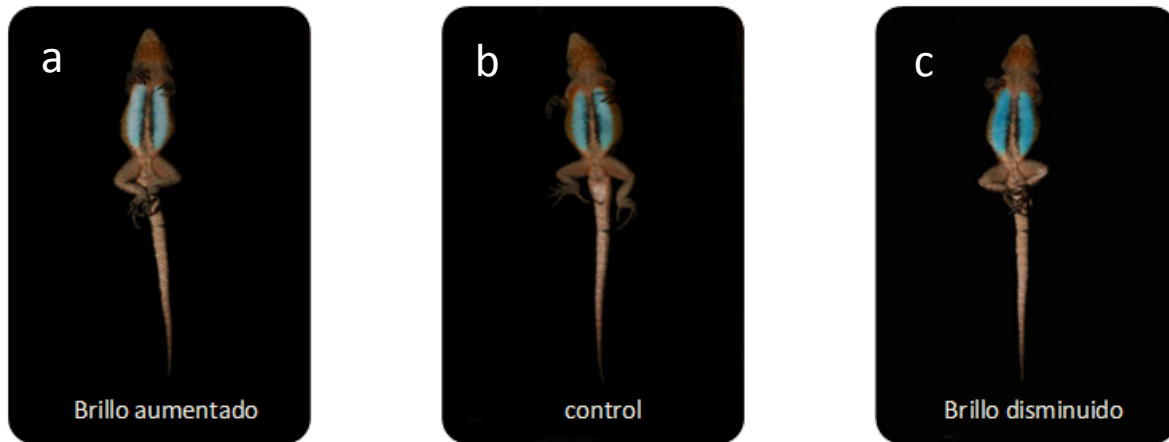
Al llegar al laboratorio, las lagartijas fueron pesadas con una balanza electrónica ( $\pm 0.01$  g) y se midió la longitud hocico cloaca (LHC) con un vernier ( $\pm 0.01$  mm). Además, se tomaron medidas del color del parche ventral y del saco gular de machos y hembras con un espectrofotómetro Minolta CM-2600d. De las curvas de reflectancia se calcularon croma azul y la  $R_{max}$  de los parches ventrales de los machos y el croma anaranjado y  $R_{max}$  de los parches ventrales de las hembras y el croma anaranjado de los gulares de machos y hembras (ver arriba índices de color).

Antes de iniciar con los experimentos, las lagartijas se mantuvieron en promedio cuatro días en terrarios individuales de 40 × 27 × 25 cm en el Instituto de Ecología de la UNAM. Los terrarios tenían una temperatura de 27 °C y un fotoperiodo de 12 h luz con lámparas que emiten en el UV (debido a que en lagartijas es necesaria para la fijación de calcio, vitamina A y D3; Adkins et al. 2003). Los encierros contaron con agua *ad libitum*, y las lagartijas fueron alimentadas con seis larvas de tenebrios (*Tenebrio molitor*) al día. De acuerdo con la literatura, la lagartija del mezquite presenta reproducción otoñal, por lo que las lagartijas deberían estar sexualmente receptivas durante los experimentos (entre el 12 y 17 de diciembre), ya que se hicieron al final del otoño (Gadsden et al. 2005).

## Diseño experimental

Para evaluar si la urbanización influye en la intensidad de la preferencia de las hembras se realizó un experimento de elección femenina usando lagartijas de dos poblaciones que contrastan en el índice de urbanización y la densidad poblacional. Las poblaciones usadas en este experimento fueron el Ch, mayor urbanización y con mayor densidad de lagartijas, y SG, la menos urbanizada y con menor densidad poblacional. Además, el color azul de los parches ventrales de los machos de estas dos poblaciones difieren: el croma azul y la Rmax de los machos es mayor en SG que en Ch.

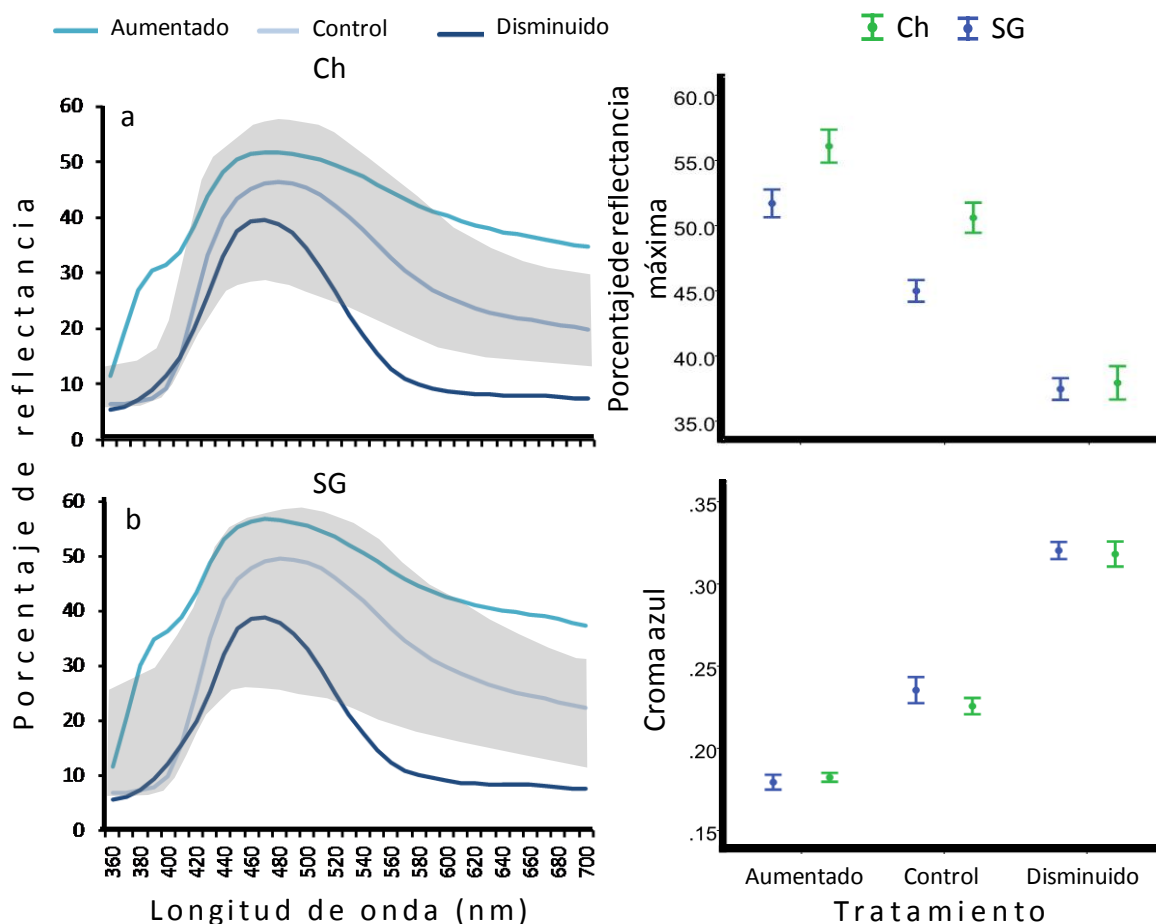
Para los experimentos, presentamos una hembra ante tres machos de la misma población con talla similar (talla promedio  $69.23 \pm EE 4.12$  mm; diferencias promedio en talla entre machos de cada ensayo  $2.12 \pm EE 1.43$  mm). Para evaluar si la preferencia de las hembras por el azul de los parches ventrales (1) ocurre en las dos poblaciones y (2) si es más intensa en la población menos urbanizada, se manipuló el color del parche azul de los machos usando un maquillaje intensivo no tóxico con base en cera (marca Laukrom color azul y EYIM color blanco). Los machos fueron asignados aleatoriamente a uno de tres grupos: grupo disminuido, en el cual se pintaron los parches ventrales con un maquillaje azul oscuro (para disminuir el brillo), grupo aumentado, en el cual se pintaron los parches ventrales con un maquillaje blanco (para aumentar el brillo) o grupo control, en el cual se simuló la manipulación de color sin cambiar el color original (Figura 4). Cada macho fue utilizado más de una vez (promedio cuatro pruebas) y se manipularon en repetidas ocasiones. En total se realizaron 87 manipulaciones de color. La coloración de los machos se midió antes y después de la manipulación de color y las manipulaciones se hicieron unos minutos antes de iniciar las pruebas de elección. El color previo a la manipulación no difirió entre tratamientos (croma azul  $F_{2,86} = 2.18$ ,  $P = 0.11$ , Rmax  $F_{2,86} = 0.72$ ,  $P = 0.48$ ).



**Figura 4.** Manipulación del brillo de la coloración azul ventral. (a) Brillo aumentado con maquillaje blanco, (b) grupo control, y (c) brillo disminuido con maquillaje azul oscuro.

En ambas poblaciones, la manipulación de la coloración azul de los machos logró aumentar y disminuir dentro del rango de variación natural el porcentaje de reflectancia que corresponde a la coloración azul en los grupos experimentales (Figura 5a-b). Después de la manipulación, el brillo y el croma azul de los machos controles, aumentados y disminuidos difirió estadísticamente ( $F_{2,86} = 104.13, P < 0.001$ ; Figura 5c;  $F_{2,86} = 138.12, P < 0.001$ ; Figura 5d).

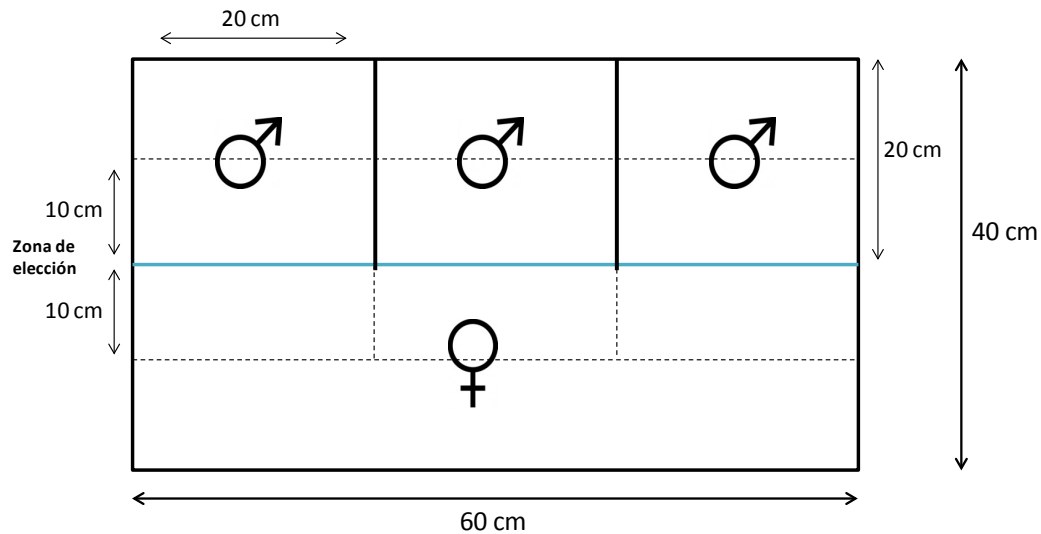




**Figura 5.** Resultados de la manipulación del color. Curvas de reflectancia promedio de los grupos experimentales y control para el (a) Bosque de Chapultepec y (b) Sierra de Guadalupe. El área sombreada muestra el rango de variación natural para cada población. (c) Reflectancia máxima (promedio  $\pm$  EE) después de la manipulación del parche azul de los machos en los grupos experimentales y control de las dos poblaciones. (d) Croma azul (promedio  $\pm$  EE) después de la manipulación del parche azul de los machos en los grupos experimentales y control de las dos poblaciones.

Las pruebas de elección consistieron en colocar en una arena de elección de 60  $\times$  40  $\times$  30 cm dividida en cuatro compartimientos a tres machos separados por un cristal opaco, para evitar contacto visual y olfativo entre ellos, y del otro lado de la arena una hembra separada por un cristal delgado y transparente, de tal forma que la hembra podía tener contacto visual con los tres machos, pero los machos no se veían entre sí (Figura 6).

No encontramos sesgos en la posición que ocuparon los machos con los diferentes tratamientos dentro de la arena de elección. Se colocaron cartulinas plastificadas de color negro en las paredes del terrario para evitar perturbación externa, y hojas de triplay como sustrato. Después de cada prueba, las cartulinas y el triplay se lavaron con agua y cloro para eliminar olores que los individuos en la prueba pudieran haber dejado, y los mismos terrarios se volvieron a utilizar en promedio 2 veces por día. Cada terrario fue iluminado desde arriba con 2 bombillas incandescentes de 60 W y una lámpara UV debido a que algunos grupos de lagartijas pueden percibir la reflectancia en UV y esta puede desempeñar un papel importante en la comunicación social (Adkins et al. 2003). Las arenas de elección tenían una temperatura entre 29 y 30 °C, que es la temperatura a la que estas lagartijas se encuentran activas (Woolrich-Piña et al. 2006). Al inicio de cada evento las cuatro lagartijas (tres machos y una hembra) se mantuvieron sin contacto visual durante 10 minutos con la finalidad de que se aclimataran al nuevo terrario antes de iniciar los registros de conducta. Una vez transcurrido el tiempo de aclimatación, la división que impedía el contacto visual hacia los machos se levantó mediante un grupo de poleas. Las pruebas de preferencia tuvieron una duración de 30 minutos (sin incluir el tiempo de aclimatación) y fueron grabados con videocámaras (Sony DCR-SR220 60G, Panasonic Hc-v130) montadas en tripiés.



**Figura 6.** Arena de elección. La hembra tenía contacto visual con los tres machos, sin embargo los machos no podían verse entre sí (líneas continuas gruesas en la zona de los machos). Las zonas de acercamiento son los rectángulos con líneas punteadas que se encuentran frente al cristal de división. El cristal de división es la línea azul continua que divide la zona de machos y hembras.

A partir de los videos se registró el tiempo que la hembra pasó junto a cada macho (de aquí en adelante los llamaremos acercamientos), el tiempo que los machos pasaron junto a la hembra, la frecuencia de despliegues de aceptación y la frecuencia de rechazos que realizaron los machos y hembras. Para registrar los acercamientos se trazaron líneas paralelas de cada lado y a 10 cm de distancia del cristal que separaba a la hembra de los machos, y dos líneas perpendiculares al cristal en el área de la hembra que dividió el compartimiento de la hembra en tres. Los acercamientos se registraron como el tiempo en segundos que la hembra o los machos pasaron en estos rectángulos junto al cristal de separación (Figura 6). Las conductas clasificadas como despliegues de aceptación fueron: push-ups (elevaciones del cuerpo por la flexión y estiramientos de las extremidades), movimientos horizontal y vertical de cola, head bobs (movimientos verticales de cabeza en forma de sí) y lengüetazos (Bleay y Sinervo 2007). En un estudio detallado con la lagartija *S. graciosus*, Martins (1993) encontró que las conductas antes mencionadas, eran

desplegadas con mayor frecuencia en la época de apareamiento. Cualquiera de estas conductas acompañadas de full-show (compresión lateral y arqueado de espalada) fueron registradas como rechazos (Anexo 1; Martins 1994; Bleay y Sinervo 2007), ya que al menos en *S. graciosus* es frecuente este tipo de despliegues en encuentros agonísticos (Martins 1993). Cada hembra participó una sola vez, y estuvo frente a un macho con brillo aumentado, macho control y macho con brillo disminuido. Cada macho participó solo en una prueba por día, pero en total participó en promedio entre tres y cinco pruebas. El orden que ocuparon los machos en la arena de elección fue aleatorio. Las pruebas de elección se realizaron de la misma forma para ambas poblaciones. En total se realizaron 29 pruebas: 13 de Ch y 16 de SG.

#### *Confiabilidades intra-observador*

Todos los registros de conducta los realizó la misma persona (Víctor Arguez) y antes de obtener la información de los vídeos se hicieron 6 pruebas de confiabilidad intra-observador usando el índice de concordancia (Martin y Bateson 1986), el cual indicó una confiabilidad del 93 % entre los registros.

#### **Análisis estadísticos**

Para evaluar si las hembras prefieren (estimada como las conducta de acercamientos y el total de despliegues de aceptación de las hembras), o rechazan a los machos con más coloración azul y si la respuesta de las hembras difiere entre poblaciones se usaron modelos lineales mixtos generalizados, que incluyen la identidad de la hembra como una variable aleatoria ya que se evaluó la respuesta de cada hembra ante tres tratamientos diferentes (macho con brillo aumentado, control y disminuido). Además, las variables de respuesta (acercamientos, despliegues de aceptación y rechazos) tuvieron una distribución de tipo Poisson y se utilizó la función de enlace log. Debido a que algunas conductas ocurrían con una frecuencia muy baja, no se pudieron analizar por separado,

por esta razón se decidió sumar todas las conductas relacionadas con despliegues de aceptación (Bleay y Sinervo 2007).

Los modelos iniciales incluyeron como variables de respuesta el acercamiento, el total de despliegues de aceptación y la ocurrencia de rechazos. Esta última se evaluó como una variable binomial. Como efectos fijos se incluyeron el tratamiento (aumentado, control y disminuido) y la población (Ch y SG). Como covariables el total de despliegues de aceptación de los machos, la diferencia en el croma anaranjado de las gargantas entre los machos y las hembras para evaluar la posibilidad de apareamiento concordante por el color de la garganta, el croma anaranjado de la garganta de las hembras, ya que en otras especies de *Sceloporus* se ha encontrado que es un indicador del estado reproductivo (Weeiss 2002; 2006) y una variable de condición de las hembras (residuales entre el peso y la talla estandarizados). Además, se incluyeron las interacciones de segundo grado que incluyeron la población, aceptación de los machos y la diferencia en el color de las gargantas con el tratamiento, e interacciones de tercer grado: tratamiento por población por aceptación y diferencia en el color de la garganta. Por otro lado, se evaluó la ocurrencia de rechazos como una variable binomial con la función de enlace logit. El modelo inicial incluyó: el tratamiento, la población y su interacción. Para obtener el modelo mínimo utilizamos el método de reducción de variables por términos no significativos (Guyon y Elisseeff 2003). Los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico SAS con el modulo SAS GLMMIX 9.1.

## **RESULTADOS**

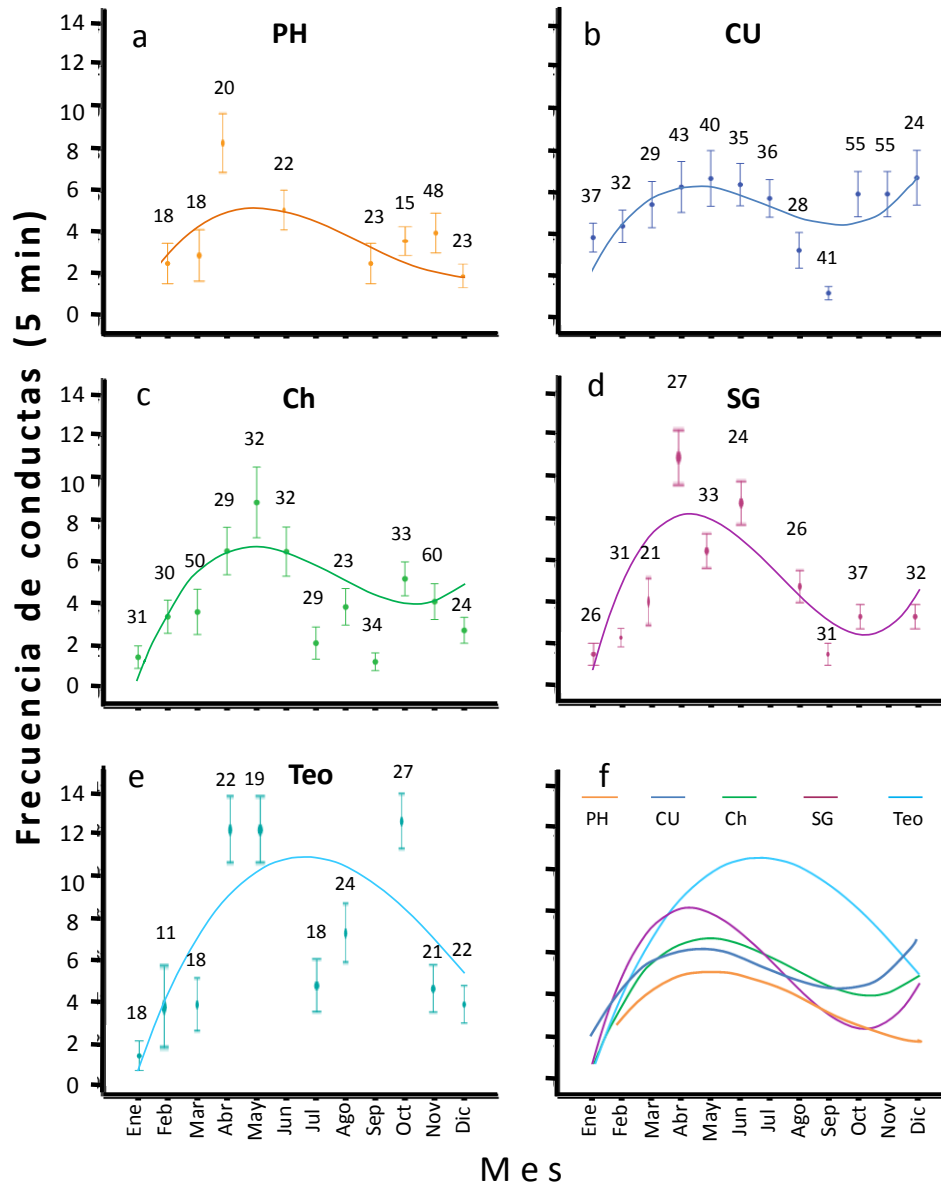
### ***I. COMPARACIÓN ENTRE POBLACIONES***

#### **Variación en la actividad conductual y en la frecuencia de crías**

Encontramos un efecto cúbico con respecto a la fecha y la población en la actividad conductual (Tabla 1; Figura 7), lo que sugiere que en algunas poblaciones puede haber dos picos de actividad en el año. En términos generales las cinco poblaciones aumentan su actividad conductual en el mes de marzo, llegando a un primer pico máximo de actividad en los meses de abril y mayo. Posteriormente la actividad disminuye para tener un nuevo y ligero repunte en los meses otoñales (octubre – diciembre). Sin embargo, existen particularidades en cada población (Figura 7a-f). La población de PH (más urbanizada) presenta un único pico de actividad en el mes de abril, mientras que para el resto del año no parece haber diferencias claras. Por otro lado, la población de CU (la segunda más urbanizada) aunque con ligeras fluctuaciones parece ser más constante en su actividad conductual a lo largo del año, con excepción de los meses de agosto y septiembre donde se observa una disminución en la conducta (época de lluvia). Las poblaciones de Bc y SG (las siguientes menos urbanizadas respectivamente) presentan mayor variación en la actividad conductual a lo largo del año. En ambas poblaciones se observa un drástico aumento en la actividad conductual en los meses de abril, mayo y junio, seguidos de un descenso hasta el mes de septiembre, y finalmente un segundo aumento en los meses otoñales. Estos cambios drásticos son evidenciados por un mayor cambio en la pendiente que en las poblaciones con mayor grado de urbanización, siendo más intensa para la población de SG que es la población menos urbanizada. Finalmente, en la población de Teo el ajuste muestra un único pico a mediados del año (Figura 7e).

**Tabla 1.** Actividad conductual y avistamiento de crías. En negritas se muestra los términos significativos del modelo reducido.

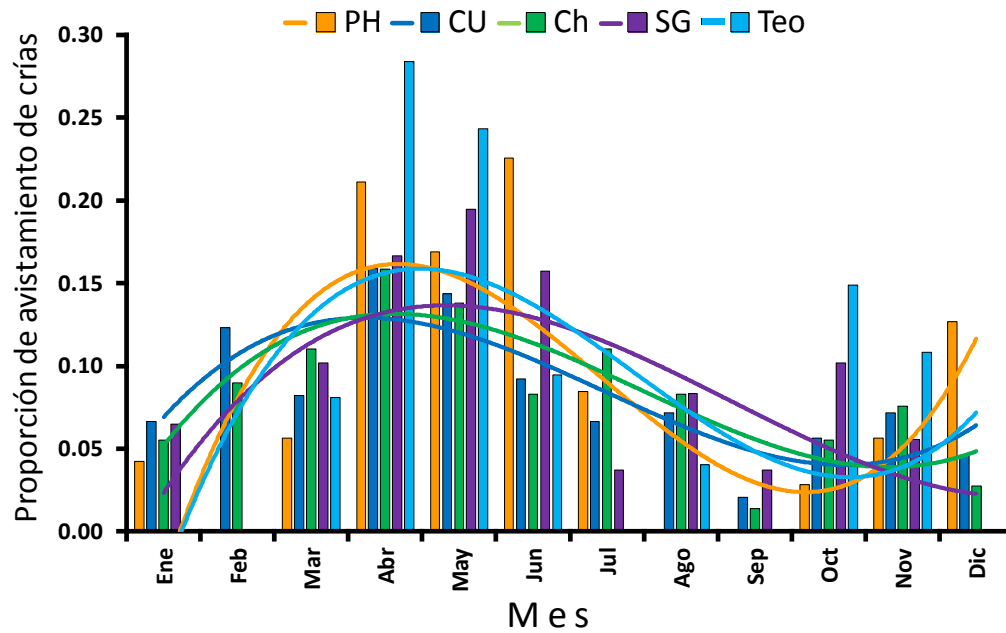
Variable	Conductas		Crías	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Población	<b>20.19</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>5.51</b>	<b>0.001</b>
Fecha	<b>395.50</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>71.15</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Fecha <sup>2</sup>	<b>332.03</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>69.25</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Fecha <sup>3</sup>	<b>255.39</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>59.25</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Población*Fecha	<b>17.53</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>5.59</b>	<b>0.001</b>
Población*Fecha <sup>2</sup>	<b>13.86</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>5.41</b>	<b>0.001</b>
Población*Fecha <sup>3</sup>	<b>11.74</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>5.33</b>	<b>0.001</b>
gl del error del modelo final	1587		52	



**Figura 7.** Variación temporal en la frecuencia de conductas en las 5 poblaciones estudiadas (a) Parque Hundido, PH ( $F_{1,253} = 12.43$ ,  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.04$ ,  $\beta_1 = 4.45$ ,  $\beta_2 = -0.6$ ,  $\beta_3 = 0.02$ ), (b) Ciudad Universitaria, CU ( $F_{1,451} = 82.95$ ,  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.02$ ,  $\beta_1 = 3.53$ ,  $\beta_2 = -0.63$ ,  $\beta_3 = 0.03$ ), (c) Bosque de Chapultepec, Ch ( $F_{1,403} = 71.01$ ,  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.05$ ,  $\beta_1 = 4.15$ ,  $\beta_2 = -0.62$ ,  $\beta_3 = 0.02$ ), (d) Sierra de Guadalupe, SG ( $F_{1,284} = 172.52$ ,  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.17$ ,  $\beta_1 = 7.67$ ,  $\beta_2 = -1.19$ ,  $\beta_3 = 0.05$ ), (e) Teotihuacán, Teo ( $F_{1,196} = 38.91$ ,  $P < 0.001$ ;  $R^2 = 0.11$ ,  $\beta_1 = 3.48$ ,  $\beta_2 = -0.24$ ). Solo para simplificar la figura (no para el análisis) se muestra la frecuencia promedio ( $\pm 1$  EE) de conductas por mes registradas en intervalos de 5 minutos (ver métodos) y las curvas ajustadas para cada población. (f) Curvas ajustadas para las 5 poblaciones.



Con respecto a la proporción de crías avistadas, encontramos un efecto cúbico entre la fecha y la población (Tabla 1). Esto sugiere que el patrón de nacimientos difiere entre poblaciones, es decir que para algunas poblaciones puede haber dos picos de nacimientos al año. De manera general la proporción de avistamiento de crías llega a su nivel más alto en los meses de abril y mayo. Posteriormente la proporción de crías disminuye y comienza un nuevo incremento en octubre y noviembre (Figura 8). En las poblaciones de CU y CH se pueden observar crías durante todo el año, mientras que en las poblaciones más y menos urbanizadas (PH y Teo respectivamente) la mayor proporción de crías se observa en primavera y con menor intensidad en el otoño. La población de SG (la segunda menos urbanizada) fue la única que no presenta un ajuste cúbico con respecto a la fecha; aumentando los avistamientos de crías únicamente en primavera (Figura 8).

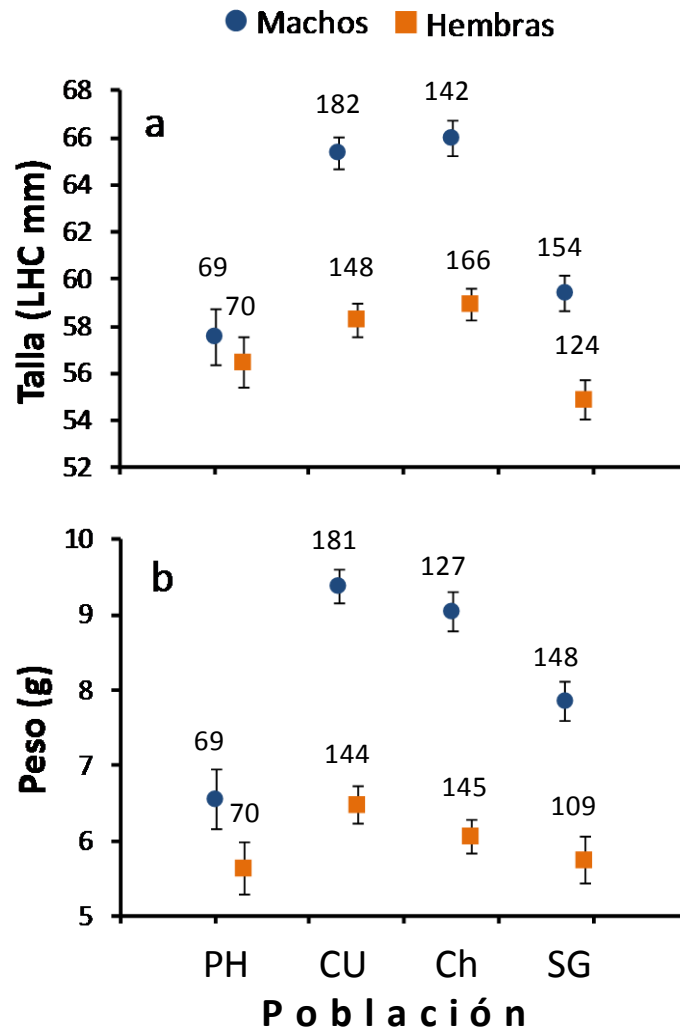


**Figura 8.** Proporción de avistamiento de crías en las 5 poblaciones estudiadas de enero a diciembre 2013. Ajuste cúbico: PH ( $t$ -test = 5.19,  $P = < 0.001$ ,  $R^2 = 0.33$ ,  $\beta_1 = 8.84$ ,  $\beta_2 = -20.23$ ,  $\beta_3 = 11.64$ ), CU ( $t$ -test = 3.25,  $P = 0.011$ ,  $R^2 = 0.52$ ,  $\beta_1 = 6.62$ ,  $\beta_2 = -16.22$ ,  $\beta_3 = 9.28$ ), Ch ( $t$ -test = 2.42,  $P = 0.042$ ,  $R^2 = 0.57$ ,  $\beta_1 = 7.04$ ,  $\beta_2 = -15.63$ ,  $\beta_3 = 8.39$ ), SG ( $t$ -test = 1.34,  $P = 0.21$ ,  $R^2 = 0.25$ ,  $\beta_1 = 5.16$ ,  $\beta_2 = -9.89$ ,  $\beta_3 = 4.54$ ), Teo ( $t$ -test = 4.37,  $P = 0.002$ ,  $R^2 = 0.07$ ,  $\beta_1 = 6.42$ ,  $\beta_2 = -13.77$ ,  $\beta_3 = 7.45$ ).

## Variación fenotípica entre poblaciones

### *Peso y talla*

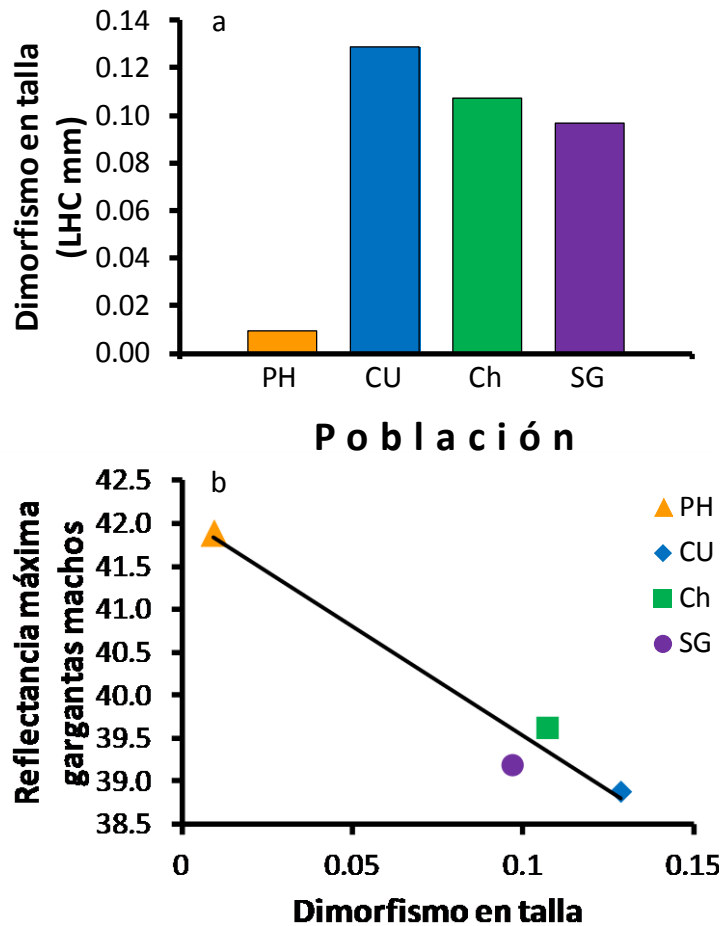
En la lagartija del mezquite los machos son en promedio 9% más grandes y 30% más pesados que las hembras (LHC: machos  $63.63 \pm 8.68$  mm, hembras  $57.8 \pm 6.88$  mm; peso: machos  $8.74 \pm 3.13$  g, hembras  $6.09 \pm 1.9$  g). La talla y el peso de machos y hembras difirió significativamente entre poblaciones (Talla:  $F_{3,665} = 4.46$ ,  $P = 0.004$ ; Peso:  $F_{3,648} = 4.43$ ,  $P = 0.004$ ). En las poblaciones de CU y Ch los machos son 4% más grandes y 11% y 2% más pesados respectivamente que el promedio general (Figura 9). Mientras que los machos de SG y PH son respectivamente 4% y 9% más pequeños y 4% y 25% menos pesados que el promedio (Figura 9). Las diferencias entre poblaciones en la talla de las hembras siguieron un patrón similar al de los machos. Las hembras de CU y Ch son 1% y 3% más grandes y 7% y 1% más pesadas respectivamente que el promedio general, mientras que las hembras de PH y SG son 2% y 5% más pequeñas y 8% y 6% menos pesadas que el promedio general (Figura 9).



**Figura 9.** Diferencias morfológicas entre sexo y población. a) talla y b) peso. Los números encima de cada barra indican el tamaño de muestra.

Con respecto al dimorfismo sexual en talla, encontramos que las mayores diferencias en tamaño entre machos y hembras se encuentran en la población de CU (0.12) seguidas de Ch (0.10) y SG (0.09). La población de PH (más urbanizada) es la que presenta el menor dimorfismo en talla (0.009; Figura 10a). Además, encontramos una asociación negativa entre el dimorfismo sexual en talla y la reflectancia máxima de la garganta de los machos (Pearson = -0.976,  $P = 0.024$ ,  $N = 4$ ; Figura 10b). Es decir en las poblaciones en donde el

dimorfismo sexual en talla es menor el color de la garganta de los machos es más brillante.



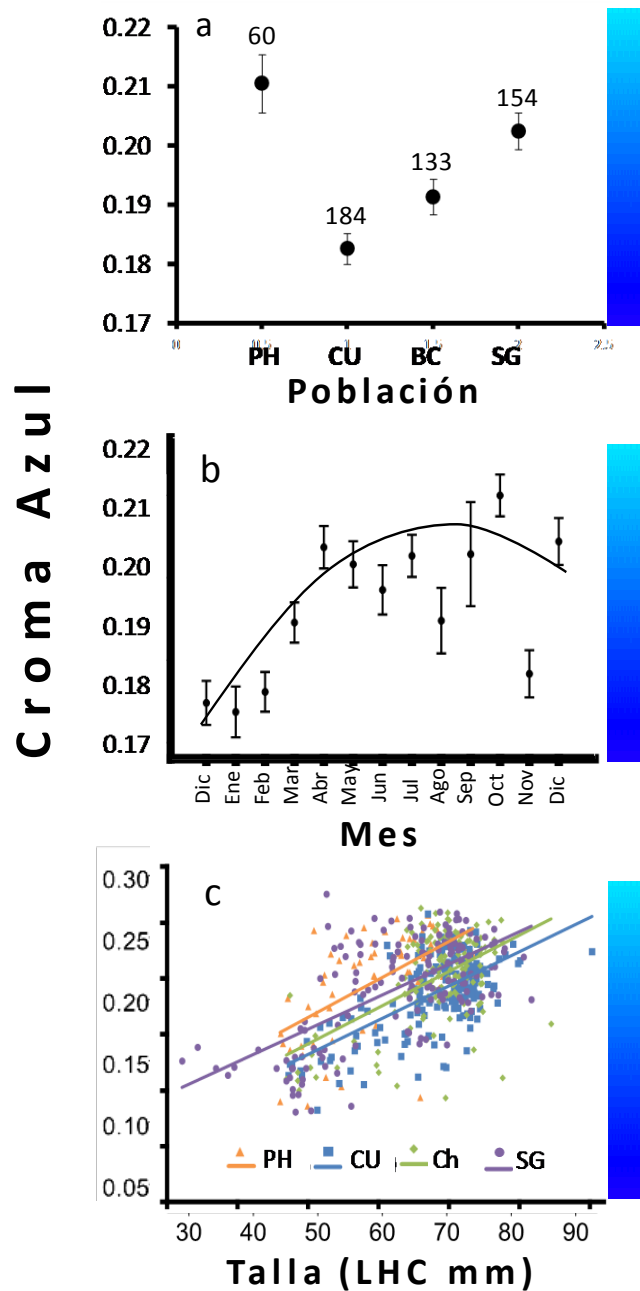
**Figura 10.** Dimorfismo sexual en talla. a) diferencia en la talla entre machos y hembras con respecto al tamaño proporcional de las hembras en cada población. b) relación entre dimorfismo sexual en talla y la Reflectancia máxima de la garganta de los machos ( $F_{1,3} = 40.90$ ,  $P = 0.24$ ,  $R^2 = 0.95$   $\beta = -0.97$ ).

### Variación en la coloración azul ventral de machos

Con respecto a la coloración de los machos, encontramos diferencias entre poblaciones y a través del tiempo para el croma azul y el brillo (Tabla 2). La población de PH presentó los niveles más altos de croma azul ( $21\% \pm 0.004$ ), seguida de la población de SG ( $20\% \pm 0.003$ ) y Ch ( $19\% \pm 0.003$ ), mientras que los machos con coloraciones ventrales menos saturadas fueron los de CU ( $18\% \pm 0.002$ ; Figura 11a). Además, encontramos que el croma azul cambia a través del tiempo, sin embargo, este cambio parece no diferir entre poblaciones (Tabla 2; Figura 11b). También encontramos una asociación positiva y significativa entre el croma y la talla de los machos. Sin importar la población, los machos más grandes tienden a tener coloraciones ventrales más saturadas (Tabla 2; Figura 11c).

**Tabla 2.** Análisis de la variación del croma azul (suma del porcentaje de reflectancias de 450-490 nm/reflectancia total de 360-700) y la reflectancia máxima (Rmax) de los parches azules de los machos. En negritas se presentan los términos significativos del modelo reducido.

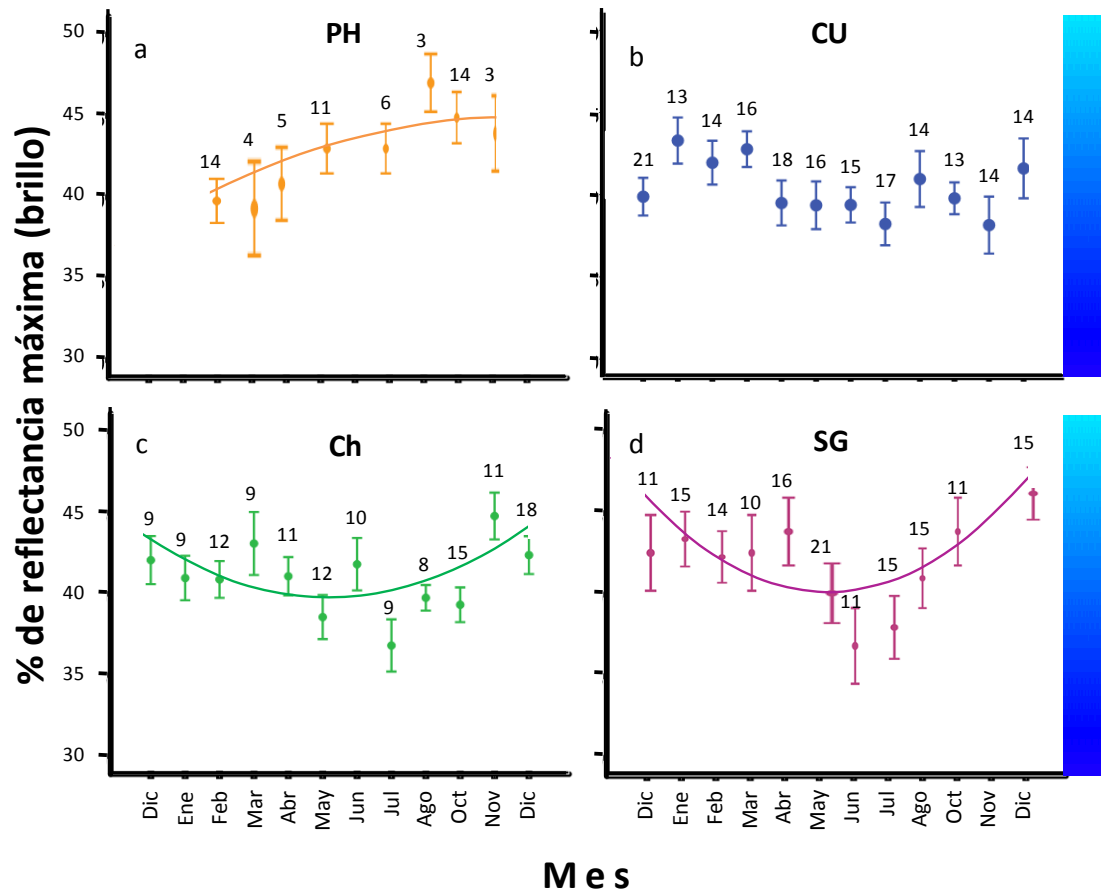
Variable	gl num	gl den	Croma Azul		gl den	Rmax	
			F	P		F	P
Población	<b>3</b>	<b>325</b>	<b>11.43</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>483</b>	<b>2.66</b>	<b>0.047</b>
Talla	<b>1</b>	<b>445</b>	<b>289.19</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>431</b>	<b>61.39</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Fecha	<b>1</b>	<b>476</b>	<b>57.07</b>	<b>&lt; 0.001</b>	516	0.38	0.53
Fecha <sup>2</sup>	<b>1</b>	<b>473</b>	<b>42.58</b>	<b>&lt; 0.001</b>	516	0.12	0.72
Fecha*Población	3	429	0.53	0.66	466	2.29	0.07
Fecha*Talla	1	508	0.80	0.37	515	0.79	0.37
Fecha <sup>2</sup> *Población	3	428	0.86	0.46	<b>468</b>	<b>2.74</b>	<b>0.042</b>
Fecha <sup>2</sup> *Talla	1	512	1.72	0.18	516	0.41	0.52



**Figura 11.** Croma azul: a) diferencias entre población en el porcentaje de azul (saturación) de la coloración ventral. Los números encima de cada barra indican el tamaño de muestra. b) Aumento de la saturación a través del tiempo para todas las poblaciones ( $F_{1,528} = 28.57$ ,  $P = < 0.001$ ;  $R^2 = 0.09$ ,  $\beta_1 = 0.24$ ,  $\beta_2 = -6.9$ ). c) Relación entre la talla y el croma azul de la coloración ventral de macho en cada población. PH ( $F_{1,59} = 32.18$ ,  $P = < 0.001$ ;  $R^2 = 0.35$ ,  $\beta_1 = 0.59$ ), CU ( $F_{1,183} = 126.27$ ,  $P = < 0.001$ ;  $R^2 = 0.41$ ,  $\beta_1 = 0.64$ ), Ch ( $F_{1,132} = 52.46$ ,  $P = < 0.001$ ;  $R^2 = 0.28$ ,  $\beta_1 = 0.53$ ) y SG ( $F_{1,153} = 109.36$ ,  $P = < 0.001$ ;  $R^2 = 0.41$ ,  $\beta_1 = 0.64$ ).

En cuanto a la reflectancia máxima de la coloración azul ventral de los machos se encontró que cambia dependiendo de la fecha, pero de forma diferente entre poblaciones (Tabla 2). En promedio, los machos de PH ( $43.44 \pm 0.84$ ), junto con los de SG ( $42.81 \pm 0.51$ ) presentan coloraciones ventrales más brillantes, es decir tonos azul claro, mientras que los machos de Ch ( $40.26 \pm 0.5$ ) y CU ( $39.61 \pm 0.44$ ) presentan coloraciones azules menos brillantes. En el PH la reflectancia máxima aumenta desde febrero hasta llegar a un punto máximo en agosto (Figura 12a). En CU la variación en el brillo de la coloración ventral de los machos no se relaciona significativamente con la fecha (Figura 12b). En Ch y SG el brillo de los parches azules de los machos parece estar asociado al invierno (Figura 12c-d). Igual que ocurre con el croma azul, el brillo de los parches azules aumenta con la talla de los individuos (Tabla 2).





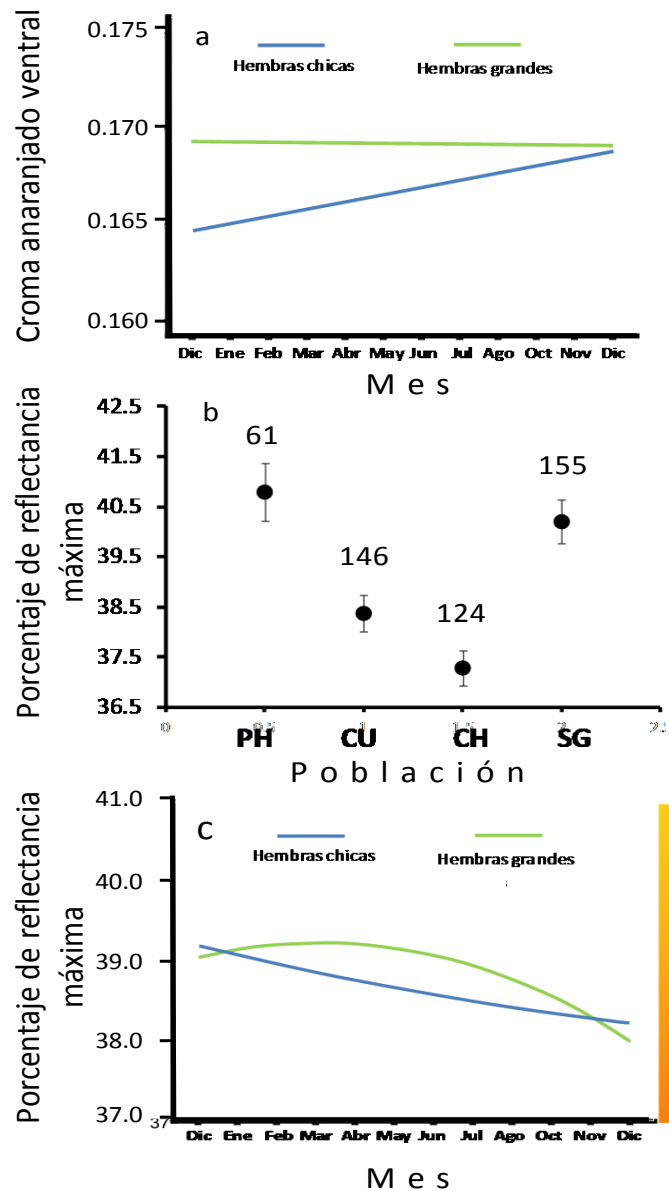
**Figura 12.** Variación en el brillo de la coloración a través del tiempo en cada población. La curva muestra el ajuste cuadrático. a) Parque Hundido ( $F_{1,69} = 6.58$ ,  $P = 0.003$ ;  $R^2 = 0.18$ ;  $\beta_1 = -1.87$ ,  $\beta_2 = -0.08$ ), b) Ciudad Universitaria ( $F_{1,183} = 1.43$ ,  $P = 0.24$ ;  $R^2 = 0.01$ ;  $\beta_1 = -0.56$ ,  $\beta_2 = 0.03$ ), c) Bosque de Chapultepec ( $F_{1,141} = 3.34$ ,  $P = 0.038$ ;  $R^2 = 0.04$ ;  $\beta_1 = -1.27$ ,  $\beta_2 = 0.09$ ) y d) Sierra de Guadalupe ( $F_{1,153} = 6.39$ ,  $P = 0.002$ ;  $R^2 = 0.07$ ;  $\beta_1 = -2.03$ ,  $\beta_2 = 0.15$ ). Los números encima de cada barra indican el tamaño de muestra.

### *Variación en la coloración ventral de hembras*

Entre hembras no encontramos diferencias en el croma anaranjado en función de la población, pero la fecha y la talla de las hembras se relacionaron con la variación en el croma anaranjado (Tabla 3). El croma anaranjado de hembras de talla grande (hembras con LHC por arriba del promedio) no parecen variar significativamente con la fecha, mientras que el croma anaranjado de hembras de talla pequeña (hembras con LHC por debajo del promedio) tiende a aumentar a través del tiempo (Figura 13a). Por otro lado, se detectaron diferencias en la reflectancia máxima de la coloración ventral de las hembras de diferentes poblaciones (Tabla 3). Las hembras que presentan coloraciones ventrales más brillantes (tonos amarillos) pertenecen a las poblaciones más y menos urbanizadas, PH y SG, ( $40.79 \pm 0.57$ ;  $40.2 \pm 0.43$  respectivamente), seguidas de CU ( $38.37 \pm 0.37$ ) y Ch ( $37.28 \pm 0.36$ ; Figura 13b). Sin importar la población, hay una asociación entre la reflectancia máxima y la talla de las hembras, esta vez con un efecto cuadrático de la fecha. Las hembras de talla grande parecen mantener el brillo de la coloración desde diciembre hasta junio, seguido de una disminución hacia finales del año, mientras que las hembras de talla pequeña tienden a disminuir de manera constante el brillo de la coloración a lo largo del año (Figura 13c).

**Tabla 3.** Coloración ventral de hembras. Análisis de la variación del croma anaranjado (suma del porcentaje de reflectancias de 590-620 nm/ reflectancia total de 360-700) y reflectancia máxima (Rmax) de los parches anaranjados de las hembras. En negritas se presentan los términos significativos del modelo reducido.

Variable	gl num	gl den	Croma Anaranjado		gl den	Rmax	
			<i>F</i>	<i>P</i>		<i>F</i>	<i>P</i>
Población	3	461	1.45	0.22	<b>313</b>	<b>13.17</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Talla	<b>1</b>	<b>478</b>	<b>11.84</b>	<b>&lt; 0.001</b>	471	0.01	0.90
Fecha	<b>1</b>	<b>476</b>	<b>6.09</b>	<b>0.014</b>	470	1.23	0.26
Fecha <sup>2</sup>	1	466	0.10	0.74	<b>476</b>	<b>4.09</b>	<b>0.043</b>
Fecha*Población	3	459	1.84	0.13	466	0.93	0.42
Fecha*Talla	<b>1</b>	<b>478</b>	<b>5.68</b>	<b>0.017</b>	470	1.34	0.24
Fecha <sup>2</sup> *Población	3	457	1.89	0.12	466	0.94	0.42
Fecha <sup>2</sup> *Talla	1	466	0.45	0.50	<b>476</b>	<b>4.24</b>	<b>0.04</b>



**Figura 13.** Figura 12. (a) Variación anual en el croma ventral anaranjado de hembras de talla grande (LHC 57.7 – 76.4 mm) y chica (LHC 44.8 – 57.6 mm). (b) Diferencias entre poblaciones en el porcentaje de reflectancia máxima de la coloración anaranjada ventral de hembras. Los números encima de cada barra indican el tamaño de muestra. (c) Variación anual en el porcentaje de reflectancia máxima de la coloración ventral anaranjada de hembras de talla grande (LHC 57.7 – 76.4 mm) y chica (LHC 44.8 – 57.6 mm).

## Análisis demográfico: modelo multiestado

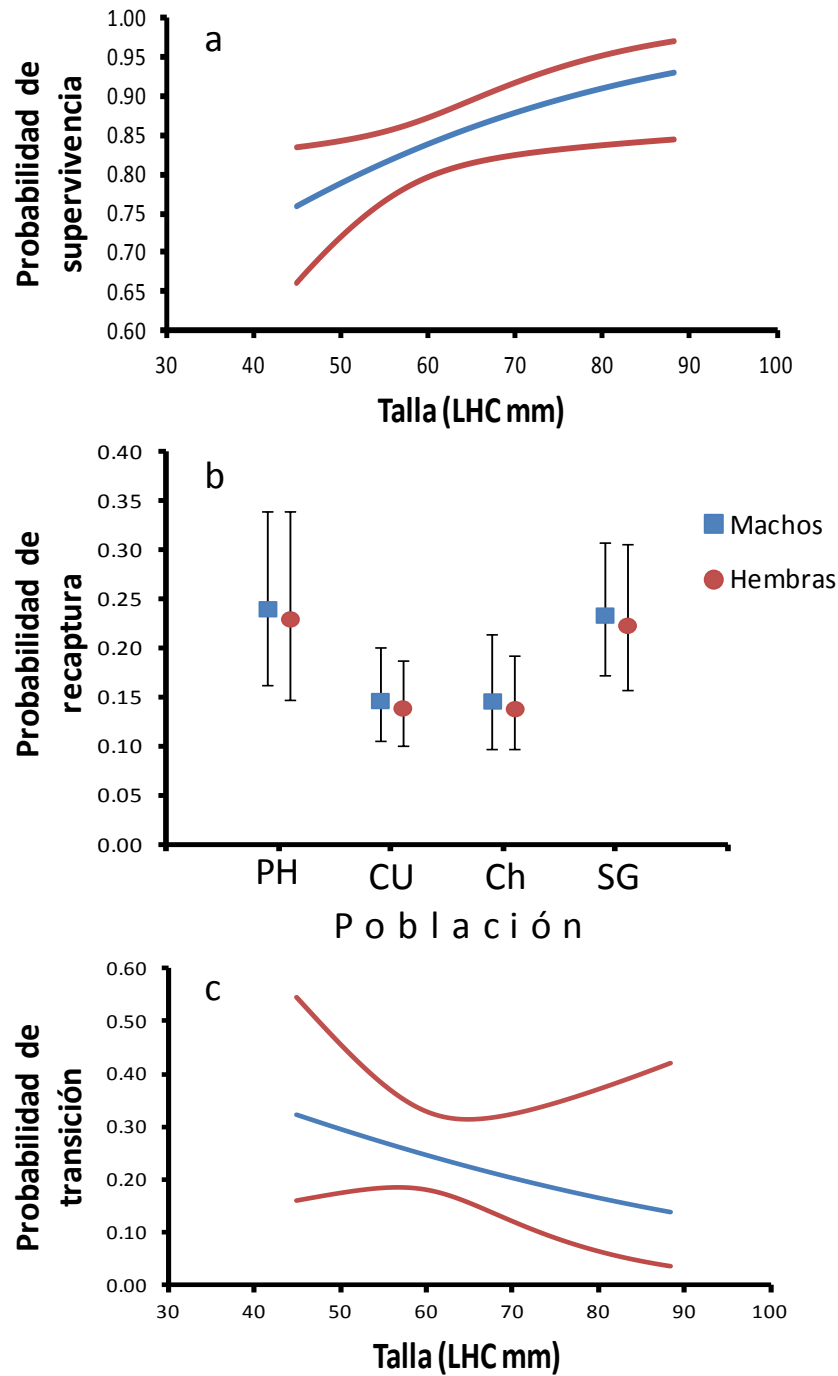
En total se construyeron 417 modelos con distintas combinaciones de factores que pudieran afectar  $\phi$ ,  $p$  y  $\psi$  (Tabla 4). El modelo que mejor apoya los datos obtenidos en campo sugiere que la supervivencia está en función únicamente de la talla. La probabilidad de recaptura está en función de la población, y la probabilidad de transición también es una función de la talla ( $\phi(\text{talla})p(\text{pob})\psi(\text{talla})$ ; AIC = 1772.13,  $w = 11\%$ ; tabla 4). El segundo y tercer modelo difieren únicamente en la probabilidad de transición. En el segundo modelo  $\psi$  varía entre población y en el tercero en función de la interacción entre población y talla (modelo 2:  $\phi(\text{talla})p(\text{pob})\psi(\text{pob})$ ;  $\Delta\text{AIC} = 0.31$ ,  $w = 9\%$ ; modelo 3:  $\phi(\text{talla})p(\text{pob})\psi(\text{pob}*\text{talla})$ ;  $\Delta\text{AIC} = 1.37$ ,  $w = 5\%$ ; tabla 4). El cuarto modelo con mejor apoyo, sugiere que la supervivencia está en función del color de la garganta ( $\phi(\text{garg})p(\text{pob})\psi(\text{talla})$ ;  $\Delta\text{AIC} = 1.47$ ; tabla 4). Debido a que hay incertidumbre entre estos cuatro modelos ( $\Delta\text{AIC} < 2$ ) se calculó el peso acumulado de cada factor (Tabla 5), lo cual apoya de manera robusta que la supervivencia y la probabilidad de transitar de un estado a otro (cambio de color) solo dependen de la talla, ya que contiene el mayor peso acumulado (50 y 40 % de apoyo respectivamente). Por otro lado la probabilidad de recaptura varía con la población (Tabla 5; Figura 14). Nuestros resultados sugieren que la coloración ventral no afecta la supervivencia, ya que el modelo que incluye el efecto de la coloración del vientre tiene un delta AIC  $> 2$  y un apoyo relativo de apenas el 3.5 %.

**Tabla 4.** Lista de modelos con mejor ajuste (se muestran los 10 mejores modelos) que estiman la supervivencia, tasa de recaptura y probabilidad de transición de *S. grammicus*. Se presenta el valor de AIC, la diferencia de los valores de AIC comparando con el mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y el apoyo relativo de cada modelo ( $w$ ), así como en número de parámetros de cada modelo.

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	$w$	Parámetros
$\Phi(\text{talla})\rho(\text{pob})\psi(\text{talla})$	1772.13	0	0.11	8
$\Phi(\text{talla})\rho(\text{pob})\psi(\text{pob})$	1772.44	0.31	0.09	10
$\Phi(\text{talla})\rho(\text{pob})\psi(\text{pob}*\text{talla})$	1773.50	1.37	0.05	14
$\Phi(\text{garg})\rho(\text{pob})\psi(\text{talla})$	1773.61	1.47	0.05	8
$\Phi(\text{pob}+\text{talla})\rho(\text{sexo}+\text{talla})\psi(.)$	1774.26	2.12	0.03	9
$\Phi(\text{cat})\rho(\text{pob})\psi(\text{sex})$	1774.50	2.36	0.03	8
$\Phi(\text{talla})\rho(\text{sexo}+\text{pob}+\text{talla})\psi(\text{sex})$	1775.23	3.09	0.02	10
$\Phi(\text{cat}*\text{talla})\rho(\text{pob})\psi(\text{talla})$	1775.35	3.21	0.02	10
$\Phi(\text{cat})\rho(\text{pob})\psi(\text{talla})$	1775.39	3.26	0.02	8
$\Phi(\text{cat})\rho(\text{pob})\psi(\text{pob})$	1775.47	3.33	0.02	10

**Tabla 5.** Peso acumulado de cada factor en los 30 modelos mejor apoyados para supervivencia, probabilidad de recaptura y cambio en la coloración (transición).

Factor	Supervivencia ( $\phi$ )	Recaptura ( $\rho$ )	Transición ( $\psi$ )
<b>Población</b>	0.059	<b>0.731</b>	0.267
Sexo	0.098	0.190	0.122
Color	0.227	0.0	0.0
<b>Talla</b>	<b>0.511</b>	0.179	<b>0.399</b>
Garganta	0.089	0.0	0.0
Constante	0.020	0.0	0.038



**Figura 14.** a) Efecto de la talla sobre la supervivencia. Las curvas rojas muestran un intervalo de confianza del 95 %. b) Diferencias entre poblaciones en la probabilidad de recaptura. Las barras muestran intervalos de confianza del 95 %. c) Efecto de la talla sobre la probabilidad de transitar entre las distintas categorías de color. Las curvas rojas muestran un intervalo de confianza del 95 %.

Se encontró que los individuos más grandes sin importar el sexo o la población (Figura 14a) tienen mayor probabilidad de supervivencia que individuos de tallas menores. Con respecto a la probabilidad de recaptura, nuestros resultados sugieren que hay diferencias entre poblaciones (Figura 14b). En las poblaciones de PH y SG el éxito de recaptura fue mayor, mientras que en las poblaciones de CU y Ch fue menor. Encontramos que la talla parece ser un factor importante en la probabilidad de transición, es decir en la probabilidad de pasar de ser un individuo poco colorido a ser un individuo más colorido y viceversa. Los individuos de tallas pequeñas tienen mayor probabilidad de modificar la coloración del vientre, que individuos de mayor talla. Es decir, los individuos más grandes tienden a conservar la intensidad de la coloración ventral.

#### *Densidad poblacional*

La densidad poblacional de la lagartija del mezquite difirió entre las poblaciones estudiadas. Las poblaciones con mayor número de lagartijas por m<sup>2</sup> son CU y Ch con 0.24/m<sup>2</sup> ( $\pm 0.034$  y  $0.033$  EE respectivamente) en ambas poblaciones, seguidas de SG con 0.16 ( $\pm 0.021$  EE) lagartijas por m<sup>2</sup> y PH con una densidad poblacional muy baja de tan sólo 0.04 ( $\pm 0.008$  EE) lagartijas por m<sup>2</sup>.

#### *Proporción de sexos entre poblaciones*

La proporción de sexos de la lagartija del mezquite no difiere de una proporción 1:1 en tres de las cuatro poblaciones estudiadas: CU 49% hembras y 51% machos ( $\chi^2 = 0.04$ ,  $P = 0.84$ ), Ch 54% hembras y 46% machos ( $\chi^2 = 0.64$ ,  $P = 0.42$ ), SG 56% hembras y 44% machos ( $\chi^2 = 1.44$ ,  $P = 0.23$ ). Únicamente la proporción sexual de la población de PH está sesgada a hembras, 66% hembras 34% machos ( $\chi^2 = 10.24$ ,  $P = 0.003$ ).



## **II. EXPERIMENTO PARA EVALUAR SI LAS PREFERENCIAS FEMENINAS VARÍAN ENTRE POBLACIONES**

### **Comparación de las variables fenotípicas y conductuales de los machos**

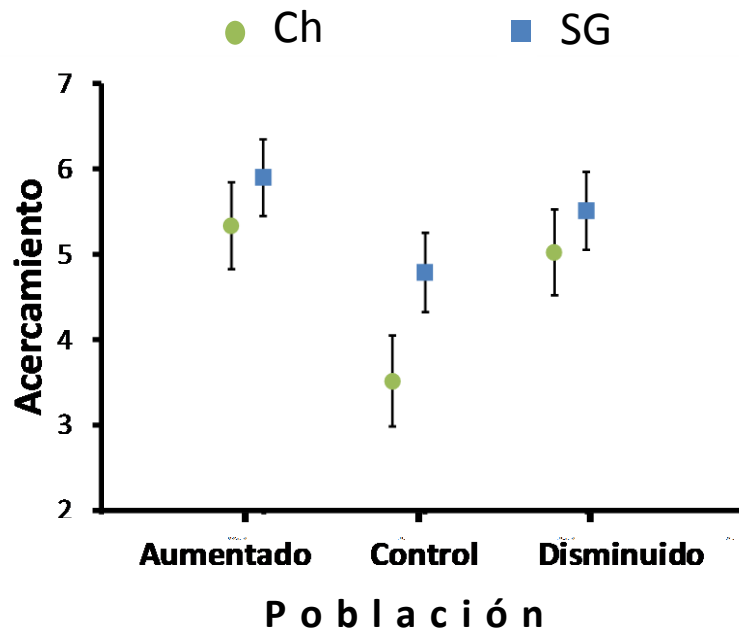
Los machos de Ch fueron en promedio más grandes ( $71.3 \pm 0.6$  mm) que los de SG ( $67.5 \pm 0.5$  mm;  $F_{1,86} = 20.98$ ,  $P = < 0.001$ ), y 74% más activos durante los 30 minutos que duró el ensayo (frecuencia promedio de conductas totales Ch  $39.33 \pm 6$  vs SG  $13.812 \pm 5.96$ ,  $F_{1,86} = 8.209$ ,  $P = 0.005$ ). El color de la garganta (croma anaranjado) difirió entre poblaciones ( $F_{1,86} = 9.464$ ,  $P = 0.005$ ). Sin embargo, entre los machos asignados a cada tratamiento no se encontraron diferencias en la conducta, la talla, el peso ni en el color de la garganta ( $P > 0.51$  en todos los casos). Por lo tanto, aunque hay diferencias fenotípicas entre poblaciones, no detectamos sesgos en las variables fenotípicas y conductuales de los machos que fueron asignados a los diferentes tratamientos.

### **Respuesta de las hembras a la manipulación del color azul ventral de los machos**

Las hembras pasaron en promedio 39% más tiempo con los machos a los que se les aumentó y a los que se les disminuyó el color de los parches ventrales en comparación al tiempo que pasaron con los machos control (Tabla 6; Figura 15). Además, las hembras pasaron más tiempo junto a machos que desplegaron con mayor frecuencia conductas de cortejo, aunque el efecto fue marginal ( $P = 0.050$ ). La población, la condición de las hembras, el color de la garganta de las hembras y la diferencia entre el color de la garganta de la hembra y el macho no afectaron el tiempo de acercamiento de las hembras (Tabla 6).

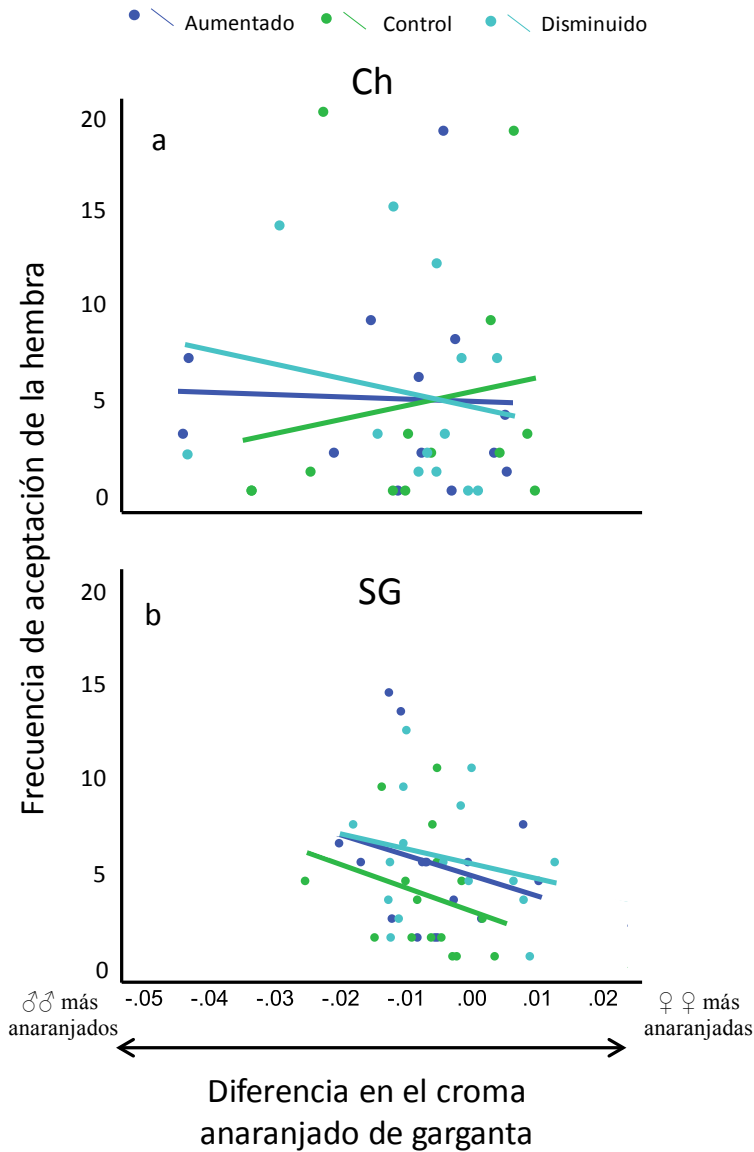
**Tabla 6.** Preferencias femeninas. Acercamiento de la hembra a los machos y frecuencia de despliegues de aceptación de la hembra a los machos. En negritas se presentan los términos significativos del modelo reducido.

Variable	gl num.	gl den.	Acercamientos		gl den.	Aceptación	
			F	P		F	P
<b>Tratamiento</b>	<b>2</b>	<b>65.14</b>	<b>4.58</b>	<b>0.013</b>	71	0.58	0.526
Población	1	64.52	3.48	0.066	70.86	0.48	0.517
<b>Aceptación ♂</b>	<b>1</b>	<b>63.84</b>	<b>3.99</b>	<b>0.050</b>	<b>58.63</b>	<b>9.15</b>	<b>0.003</b>
Dif garg	1	62.17	0.01	0.904	71	1.73	0.192
Croma anaranjado garganta ♀	1	62.72	2.09	0.153	64.8	0.01	0.905
Condición de hembras	1	60.12	1.34	0.876	68.03	1.06	0.421
Tratamiento*población	2	59.26	0.26	0.769	71	0.88	0.420
Tratamiento* Aceptación ♂	2	56.48	0.22	0.804	58.38	0.32	0.725
Tratamiento* Dif garg	2	61.95	0.73	0.487	71	0.27	0.762
Tra*pob* Aceptación ♂	3	53.14	1.72	0.173	68	0.19	0.903
<b>Tra*pob* Dif garg</b>	<b>3</b>	<b>55.90</b>	<b>1.44</b>	<b>0.240</b>	<b>71</b>	<b>3.56</b>	<b>0.018</b>



**Figura 15.** Acercamiento de las hembras de Chapultepec (Ch) y Sierra de Guadalupe (SG) a los machos. Se muestran los estimados del modelo para el tiempo promedio ( $\pm$  EE) que pasaron las hembras de cada población junto a los machos en los grupos experimentales aumentado, control y disminuido.

La frecuencia de conductas de aceptación de las hembras se relacionó positivamente con la frecuencia de conductas de aceptación de los machos (Tabla 6). Interesantemente, la frecuencia de conductas de aceptación de las hembras difirió entre tratamientos y poblaciones, dependiendo de qué tan diferentes eran el macho y la hembra en términos del croma anaranjado de sus gargantas (tratamiento\* población\* diferencia en el color de la garganta, Tabla 6; Figura 16). En Ch, la frecuencia de conductas de aceptación en el grupo disminuido fue mayor cuando los machos presentaron gargantas más anaranjadas que las hembras, mientras que en el grupo control las hembras tendieron a disminuir sus despliegues cuando el macho tenía una garganta más anaranjada que ellas; en el grupo aumentado, la diferencia en el color de gargantas entre el macho y la hembra no parece influir en la frecuencia de aceptaciones de las hembras (Figura 16a). En SG, sin importar el tratamiento, las hembras desplegaron más conductas de aceptación cuando los machos tenían gargantas más anaranjadas que ellas (Figura 16b). Ni el croma anaranjado de las hembras ni su condición influyeron en la frecuencia de aceptaciones (Tabla 6).



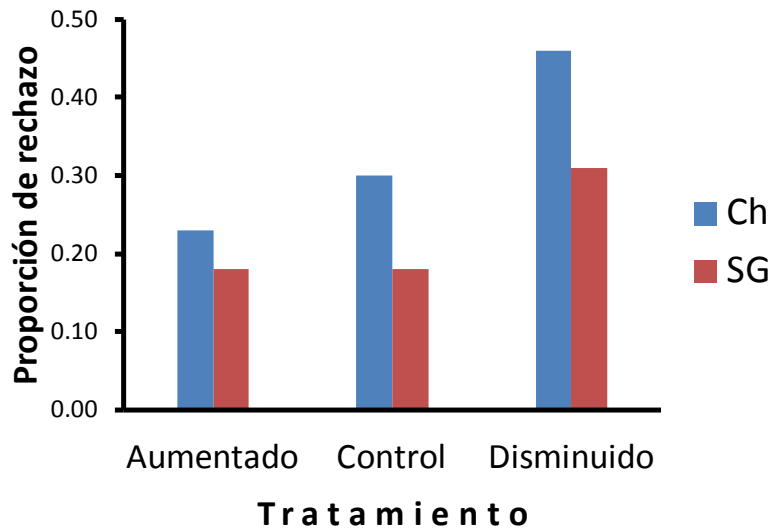
**Figura 16.** Frecuencia de conductas de aceptación de las hembras a los machos en los grupos experimentales aumentado (azul fuerte), control (verde), y disminuido (azul claro) en relación a la diferencia en el cromatismo anaranjado de gargantas entre hembras y machos. (a) Chapultepec y (b) Sierra de Guadalupe.

A pesar de que en Ch, parece haber una tendencia a desplegar con más frecuencia conductas de rechazo a los machos con brillo disminuido, no se encontraron diferencias significativas asociadas al tratamiento (Tabla 7; Figura 17). Sin importar el tratamiento, las

hembras de Ch tendieron a rechazar más a los machos que las hembras de SG (Tabla 7; Figura 17).

**Tabla 7.** Análisis de la variación en la ocurrencia de rechazos por parte de la hembra hacía los machos. Se utilizó un modelo mixto en el que se incluyó la identidad de la hembra como una variable aleatoria y la ocurrencia de conductas de rechazo se analizó como una variable binomial. En negritas se presentan los términos significativos del modelo reducido.

Variable	gl num.	gl den.	F	P
Tratamiento	2	83	0.15	0.821
<b>Población</b>	<b>1</b>	<b>85</b>	<b>5.09</b>	<b>0.026</b>
Tratamiento*población	2	81	0.89	0.413



**Figura 17.** Proporción de ensayos en los que la hembra desplegó conductas de rechazo a machos en los grupos aumentado, control y disminuido. En azul la población de Ch, y en rojo la población de SG.

## **DISCUSIÓN**

### **I. COMPARACIÓN ENTRE POBLACIONES**

#### **Peso y talla entre poblaciones**

Como se había reportado, la lagartija del mezquite muestra dimorfismo sexual en la talla y el peso, con machos más grandes en LHC y más pesados que las hembras. Las diferencias en talla y peso de machos y hembras variaron entre poblaciones, pero no se encontró un patrón claro entre la variación en el dimorfismo sexual y el grado de urbanización de las poblaciones estudiadas. Las poblaciones menos y más urbanizadas SG y PH respectivamente, son las que mostraron un menor dimorfismo sexual. Se ha sugerido que la intensidad de selección sexual es uno de los principales procesos que favorece la variación en el dimorfismo sexual en tamaño, promoviendo en varios grupos de animales que los machos sean más grandes que las hembras (Andersson 1994; Cox et al. 2003; 2007; Blanckenhorn 2005). Estas diferencias en talla confieren ventajas a los machos en el establecimiento y defensa de territorios, acaparamiento de las hembras u otros recursos que favorezcan la competencia por parejas (Andersson 1994 Cox et al. 2003; 2007). En el grupo de las lagartijas se ha visto que las especies territoriales presentan alto dimorfismo sexual en tamaño, lo cual promueve una mayor intensidad en la competencia entre machos en comparación con especies no territoriales y con menor dimorfismo sexual en tamaño (Cox et al. 2003). Además, el tamaño también confiere ventajas en la preferencia de las hembras, como por ejemplo en la iguana común (*Iguana iguana*), donde las hembras muestran preferencias por machos más grandes (Dugan 1982). En diferentes especies del género *Sceloporus* el tamaño de los machos se correlaciona positivamente con el tamaño del territorio (Simon 1975; Ruby 1978; Ruby y Dunham 1987; Haenel et al. 2003), lo que podría otorgar mayor acceso a las hembras. Al igual que en otras especies del mismo género, en la lagartija del mezquite, es probable que el tamaño le confiera

ventajas a los machos en la formación y defensa de territorios y por lo tanto en el éxito de apareamiento.

En nuestro estudio, las lagartijas de CU y Ch fueron en promedio las más grandes y más pesadas, y también fueron las que presentan el mayor dimorfismo sexual en tamaño; los machos fueron en promedio 4% más grandes y 11% y 2% más pesados respectivamente que las hembras. Debido a que en estas dos poblaciones se encontró la mayor densidad poblacional, es probable que la competencia entre machos por la defensa de territorios sea más intensa que en PH y SG, donde la densidad poblacional, el tamaño de los machos y el dimorfismo sexual es menor. La selección sexual no es el único proceso que puede favorecer diferencias en talla entre poblaciones. La selección natural podría estar involucrada en estas diferencias a través de diferentes presiones, como por ejemplo disminución de la depredación y aumento en la disponibilidad de recursos (Cox et al. 2007). Por ejemplo, una disminución de depredadores naturales producto de la urbanización (Shochat et al. 2006), y una mayor disponibilidad de recursos podría favorecer que los machos de CU y Ch puedan alcanzar tallas más grandes. Adicionalmente, tallas más pequeñas podrían seleccionarse debido a altas presiones de depredación sobre individuos de tallas más grandes. Con frecuencia en las ciudades aumenta la densidad de depredadores domésticos (Shochat et al. 2006). Esto podría suceder tanto en PH como en SG, donde además de haber depredadores nativos, con frecuencia se observan perros y gatos dentro de los transectos (obs. pers.).

En condiciones de alta presión por depredadores, se podría esperar que los machos modifiquen su estrategia de inversión en la reproducción e inviertan menos tiempo en encuentros agonísticos y más en otras características sexuales, como por ejemplo la coloración ventral, para obtener más cópulas. En comparación con los machos de CU y Ch, los machos de PH y SG presentaron coloraciones ventrales más brillantes. Además, se encontró una asociación negativa entre el dimorfismo sexual en talla y el brillo del saco gular de los machos. De igual forma los machos más pequeños (PH) presentan coloraciones de gular más brillantes. Esta relación negativa entre el brillo de la coloración

del vientre y del saco gular con la talla de los machos podría sugerir un trade-off en la asignación de recursos hacia dos características sexuales. A pesar de que no hay un patrón claro entre el nivel de urbanización y el dimorfismo sexual, sería interesante en estudios futuros investigar el papel relativo de la selección sexual y la selección natural en la variación interpoblacional en el dimorfismo sexual en tamaño en la lagartija del mezquite. Debido a que las lagartijas más pequeñas y más coloridas pertenecen a las poblaciones más y menos urbanizadas (PH y SG), la urbanización no parece tener efectos claros en la talla, el peso o la coloración de los machos.

### **Variación temporal en la actividad conductual, avistamiento de crías y coloración ventral**

En este estudio encontramos que la actividad conductual de la lagartija del mezquite varía a través del tiempo y entre poblaciones con diferente grado de urbanización. La variación en la actividad conductual podría estar asociada a factores ecológicos y ambientales asociados a la urbanización (Bermúdez-Cuamatzin et al 2011; Møller y Ibañez-Álamo 2012). A pesar de existir diferencias entre poblaciones, en todos los sitios se observa un aumento en la actividad conductual en los meses primaverales de abril y mayo; siendo más fuerte en las poblaciones menos urbanizadas (Ch, SG y T) y menos fuerte en las poblaciones más urbanizadas (PH y CU). Además, con excepción de PH, se observa un segundo incremento en la actividad conductual aunque menos intenso durante el otoño (primavera  $\beta$  promedio = 5.11; otoño  $\beta$  promedio = 0.03).

Por otro lado, también encontramos que el brillo de la coloración azul ventral que despliegan los machos de la lagartija del mezquite varía a través del tiempo y entre poblaciones. No obstante, se observa un patrón opuesto con respecto a la variación conductual, ya que en el caso de la coloración, ésta aumenta en los meses de otoño y principios del invierno. Las poblaciones menos urbanizadas (Ch y SG) muestran un patrón muy similar entre sí, disminuyendo el brillo de la coloración durante la primavera y



aumentándola hacia principios del otoño e invierno, mientras que las poblaciones más urbanizadas (PH y CU) muestran patrones desiguales. Los cambios en color no parecen estar asociados a la fecha en la población de CU, mientras que en PH (la población más urbanizada) el brillo aumenta más temprano en el año (junio) y se mantiene con altos niveles durante un periodo de tiempo más largo. Esto sugiere, que factores ambientales podrían provocar variaciones fisiológicas que están involucradas en la expresión de la coloración y de la conducta y probablemente estén asociadas con distintas características del ciclo reproductivo de la lagartija del mezquite. Dado que las poblaciones más urbanizadas presentan un mayor desfase en los patrones de coloración es probable que el grado de urbanización influya en los patrones de expresión de la coloración azul ventral de los machos.

Debido a que la lagartija del mezquite ocupa una gran variedad de hábitats (Arévalo et al. 1991; Sites et al. 1992; Jiménez et al. 2005; Leyte et al. 2005), distintos autores han evaluado a nivel histológico, la variación en el ciclo reproductivo y en distintos caracteres de historia de vida asociada a factores ambientales (Ortega y Barbault 1984; Guillette y Bearce 1986; Lemos-Espinal et al. 1998; Jiménez et al. 2005). A pesar de encontrar algunas diferencias en el inicio de la vitelogénesis, la fecha de ovulación, el tiempo de gestación y el momento de nacimiento de las crías, en general, encuentran los mismos patrones; concluyendo que la lagartija del mezquite presenta reproducción asincrónica (maduración gonadal desfasada entre sexos, los machos maduran sus gónadas en primavera-verano mientras que las hembras lo hacen en otoño), así como gametogénesis, cortejo y apareamientos en el otoño, seguido de una gestación invernal y nacimiento de las crías en primavera (Guillette y Casas-Andreu 1980; Gadsden et al. 2005). De existir asociación entre la actividad gonadal con la actividad conductual (cortejo) y el brillo de la coloración azul ventral, se esperaría que los picos de mayor actividad conductual y mayor brillo de la coloración azul fueran en otoño, donde en teoría se lleva a cabo la reproducción. No obstante, encontramos que la mayor actividad conductual está asociada a la primavera. Es posible que este pico de actividad se deba a la asincronía reproductiva que presenta la lagartija del mezquite, ya que se ha documentado que

durante la primavera los machos inician el desarrollo testicular, alcanzando la mayor productividad de esperma durante la primavera y verano (Guillette y Casas-Andreu 1981; Jiménez et al. 2005).

En teoría el desarrollo testicular debería estar relacionado con la producción de testosterona, lo que podría inducir procesos reproductivos como la expresión de caracteres sexuales (i.e. coloración), defensa de territorio y conductas de cortejo (Hau 2007). Aunque en nuestro estudio no podemos diferenciar si las conductas registradas son de machos o hembras, o si se trata de conductas agonísticas o de cortejo, una posibilidad es que el aumento en la actividad conductual este asociado al máximo desarrollo gonadal de los machos y a la formación y defensa de territorios. Alternativamente, este incremento en la actividad conductual podría estar asociado a una mayor actividad de forrajeo, debido a que en primavera los días son más calurosos, lo que podría favorecer una mayor actividad.

Por otro lado, el incremento del brillo de la coloración azul ventral (excepto CU) está asociado al otoño y coincide con el momento de la ovulación de las hembras (Ortega y Barbault 1984; Guillette y Bearce 1986; Lemos-Espinal et al. 1998; Jiménez et al. 2005). Distintos estudios sugieren que los niveles de testosterona en sangre podrían estar relacionados a la modulación de la expresión de la coloración azul ventral de los machos (Cox et al. 2005, 2008). Así, el aumento en la coloración azul podría estar ligado a un aumento en los niveles de testosterona durante el otoño, cuando la gametogénesis, la ovulación de las hembras, el cortejo y apareamientos ocurren. Sería interesante en estudios futuros evaluar la relación entre niveles hormonales y la coloración y conducta a través del tiempo.

Además de que el apareamiento otoñal coincide con el pico de la coloración azul de los machos, encontramos que el pico máximo de avistamiento de crías coincide con el periodo de nacimientos reportado, la primavera; cuando los recursos son más abundantes (Ramírez-Bautista et al. 2004). En CU y Ch, se encontraron crías durante todo el año, mientras que en PH, SG y Teo se encontraron crías en primavera y en menor frecuencia en

el otoño, lo que sugiere que por lo menos en algunas poblaciones el apareamiento no está restringido únicamente al otoño. Es probable que diversos factores ecológicos y ambientales puedan favorecer una reproducción continua, como por ejemplo una alta disponibilidad de recursos alimenticios, baja depredación, alta supervivencia, ó incrementos en la temperatura. A pesar de que en CU y Ch encontramos crías en todo el año, y dado que las poblaciones más y menos urbanizadas (PH y Teo respectivamente) presentan los mismos patrones de avistamiento de crías, este estudio apoya parcialmente la idea de que la urbanización sea un factor que influya directamente en el periodo (inicio o duración) de nacimientos de crías.

Diversos estudios han documentado que factores ambientales tales como temperatura y precipitación parecen tener un efecto clave en el ciclo reproductivo de distintas especies de lagartijas, incluyendo al grupo *Sceloporus* (Ramírez-Bautista et al. 1998; Ramírez-Bautista y Vitt 1998). Jiménez-Cruz y colaboradores estudiaron el ciclo reproductivo de *S. grammicus* en una población de Teotihuacán Edo. Méx. y encontraron que el desarrollo testicular, la vitelogénesis y el desarrollo embrionario están asociados a un incremento en la temperatura y la precipitación; estos factores ambientales parecen sincronizar el nacimiento de las crías con el momento de mayor disponibilidad de alimento (Jiménez-Cruz et al. 2005). Un fenómeno frecuente en las grandes ciudades es el aumento de la temperatura del aire debido al calor atrapado por las áreas impermeabilizadas (Arnfield 2003; Shochat et al. 2006; Tan et al. 2010), lo cual podría amortiguar inviernos fríos (Parris y Hazell. 2005). Por otro lado, el riego continuó de los jardines podría debilitar una marcada estacionalidad en la época de lluvias y mantener constante la abundancia de insectos (Parris y Hazell 2005; Shochat et al. 2006). Es probable que la aparente reproducción continua de la lagartija del mezquite en algunas poblaciones de la Ciudad de México esté asociada a un aumento en la temperatura promedio y al riego continuó en los parques y jardines. Se ha documentado que la precipitación aumenta la abundancia y disponibilidad de recursos alimenticios para distintas especies de lagartijas, al aumentar el crecimiento de la vegetación y artrópodos, lo que podría incrementar las oportunidades de apareamiento (Benabid 1994; Barrows

2006; Shochat et al. 2006). La alteración de estos factores en las ciudades podrían generar condiciones adecuadas para la reproducción en cualquier época del año, ya que distintas presiones como la variación temporal de recursos alimenticios, precipitación y temperatura, se relajan, esto podría disminuir los costos de reproducción y facilitar la adaptación a ambientes urbanos (Shochat et al. 2006).

Los parques y jardines de zonas urbanas a menudo se caracterizan por un incremento y estabilización de recursos alimenticios (Shochat et al. 2006). Esta estabilidad ambiental y alta disponibilidad de recursos pueden influir en extender la época de reproducción en la lagartija del mezquite; y por lo tanto, a aumentar las oportunidades de apareamiento. Hernández-Gallegos y colaboradores (2002) observaron en la lagartija *Sceloporus bicanthalis* una espermatogénesis continua, así como una coloración ventral azul brillante y poros femorales activos a lo largo del año, lo que sugiere también, altos niveles de andrógenos, y por lo tanto, una reproducción continua a lo largo del año. Incluso, recientemente se ha encontrado en la lagartija del mezquite reproducción continua en dos poblaciones del estado de Hidalgo: Tepeapulco (Ramírez-Bautista et al. 2012) y Tizayuca (Lozano et al. 2014). En ambas poblaciones se encontraron hembras gestantes y espermatogénesis en cualquier época del año (Ramírez-Bautista et al. 2012; Lozano et al. 2014), y al menos en la población de Tizayuca se detectaron altas temperaturas a lo largo del año y baja variación mensual en la precipitación (Lozano et al. 2014). Esto sugiere que una pérdida de la estacionalidad en la época de lluvias y un incremento en la temperatura podría favorecer una reproducción continua, tal y como podría estar sucediendo en la población de CU y Ch.

## Probabilidad de supervivencia y densidad poblacional

Aunque con frecuencia las tasas de supervivencia de distintas especies de animales varían espacial y temporalmente (Siriwardena et al. 1999; Brow 2003; Zúñiga-Vega et al. 2008; Pérez-Mendoza et al. 2013; 2014), en la lagartija del mezquite no encontramos diferencia en la probabilidad de supervivencia entre poblaciones. En todas las poblaciones encontramos altas probabilidades de supervivencia mensual (entre el 76 y 93 %), y variación de la supervivencia en función de la talla; siendo los individuos más grandes los que tienen mayor probabilidad de sobrevivir de un mes a otro, este mismo patrón se ha reportado en diferentes poblaciones de la lagartija del mezquite (Zúñiga-Vega et al. 2008; Pérez-Mendoza et al. 2013; 2014). También, es frecuente en la literatura encontrar reportes de que hembras y machos difieren en sus tasas de supervivencia (e.g. Moller y Szép 2002), ya que la conducta agresiva o territorial y los ornamentos de los machos que favorecen el éxito de apareamiento o la competencia por parejas, pueden a su vez disminuir la probabilidad de supervivencia (Andersson 1994; Moller y Szép 2002). Por otro lado, en especies vivíparas el desarrollo embrionario podría disminuir la capacidad de escape de las hembras y aumentar las probabilidades de mortalidad (Pérez-Mendoza et al. 2014). En las poblaciones estudiadas no encontramos diferencias en la probabilidad de supervivencia entre sexos y tampoco asociadas a la coloración ventral o gular de machos y hembras. En teoría, altas tasas de supervivencia podrían promover mayores oportunidades de apareamiento, reduciendo así la competencia y la variación en el éxito reproductivo y provocando una disminución en la intensidad de la selección sexual (Kasumovic 2008). En nuestro estudio, altas tasas de supervivencia mensual podrían favorecer mayores oportunidades de apareamiento, sobre todo si las hembras son receptivas en cualquier época del año.

La densidad poblacional también puede afectar la intensidad de selección sexual, al afectar la dinámica en la adquisición de parejas (McLain 1992). Por ejemplo, altas densidades podrían estar asociadas a una menor probabilidad de monopolización de las hembras y por lo tanto menor variación en el éxito de apareamiento. Mientras que en

bajas densidades la probabilidad de encontrar hembras receptivas es menor, lo que provoca un aumento en la competencia por parejas (McLain 1992). Contrario a lo que esperábamos, la urbanización no parece ofrecer mejores condiciones en términos de supervivencia ya que tanto en poblaciones urbanizadas como en poblaciones silvestres (Zúñiga-Vega et al. 2008; Pérez-Mendoza et al. 2013; 2014) la lagartija del mezquite presenta en general las mismas tasas de supervivencia. Sin embargo, es notable que al menos en las poblaciones de CU y Ch, las condiciones ambientales y ecológicas que predominan en el lugar parecen favorecer un aumento en la densidad poblacional. En estas poblaciones al haber mayores oportunidades de apareamiento como producto de la alta supervivencia mensual y mayor densidad poblacional es probable que las presiones de selección sexual se relajen (i.e. hembras menos selectivas por la coloración ventral de machos). Por otro lado, en la población más urbanizada (PH) encontramos la menor densidad poblacional, lo que en teoría sugiere mayor competencia por parejas. Esto a su vez, podría ser la causa de una mayor expresión de la coloración azul ventral en PH ya que el color del vientre podría favorecer el éxito reproductivo de esta especie.

## ***II. EXPERIMENTO PARA EVALUAR SI LAS PREFERENCIAS FEMENINAS VARÍAN ENTRE POBLACIONES***

El objetivo principal del experimento fue evaluar si las preferencias de las hembras por la coloración azul ventral de los machos varían entre dos poblaciones, una urbana (Ch) y otra silvestre (SG). Al presentar a una hembra tres machos de su misma población con diferente coloración azul en los parches ventrales encontramos que las hembras de Ch y SG pasaron más tiempo cerca de los machos en los grupos aumentado y disminuido que con machos del grupo control. Las hembras de Ch difirieron en su tendencia a desplegar conductas de aceptación a los machos aumentados, disminuidos y control en relación a la diferencia en el color de la garganta entre el macho y la hembra, pero estas diferencias entre tratamientos no se observan en las hembras de SG. Las hembras de Ch desplegaron más conductas de rechazo que las hembras de SG, pero no se encontraron diferencias entre tratamientos. En general, los resultados sugieren que las hembras difieren entre poblaciones en la dirección de las preferencias y posiblemente en la intensidad con que responden a variaciones fenotípicas de los machos. Sin embargo, las respuestas conductuales de las hembras no apoyaron directamente las predicciones y sugieren que las hembras de la lagartija del mezquite podrían estar basando la evaluación de parejas potenciales en más de una característica, y de forma diferente entre las dos poblaciones estudiadas.

Contrario a lo esperado, las hembras se acercaron por más tiempo a los machos con parches azules aumentados y disminuidos. En algunas especies de lagartijas se ha encontrado que los niveles de testosterona parecen controlar la expresión de la coloración azul (Cox et al. 2005; 2008; John-Alder et al. 2007; 2009). Por lo que es posible que los machos con mayor reflectancia en el azul, tengan niveles de testosterona mayores y sean también más agresivos. Además, de acuerdo a la teoría las hembras deberían de optimizar su éxito reproductivo dependiendo de su condición, su edad o la calidad del ambiente en el que viven (Candolin y Heuschele 2008); estos factores podrían influir en las reglas de elección que usan las hembras al evaluar y elegir pareja. En nuestro estudio es

posible que una hembra que no está receptiva sexualmente o de baja condición evite acercarse a los machos más coloridos y prefiera acercarse a los machos menos coloridos y presumiblemente menos agresivos, mientras que una hembra receptiva y/o en buena condición podría preferir a los machos coloridos. Así, es probable que la preferencia de las hembras por machos más coloridos sea más costosa para unas hembras que para otras dependiendo de su condición. Las hembras incluidas en este experimento fueron siempre mayores a la talla a la que las hembras de esta especie alcanzan la madurez sexual (41 mm LHC; Jiménez et al. 2005); por lo que es poco probable que el resultado sea producto de que se incluyeron hembras no reproductivas en los ensayos. Los análisis incluyeron también el color de la garganta de las hembras, la diferencia en el color de garganta del macho y la hembra y un índice de su condición corporal, pero ninguna de estas variables fue significativa por lo que no tenemos evidencia que diferencias en la condición de las hembras expliquen la conducta de acercarse más a machos aumentados y disminuidos. A pesar que nuestros datos no muestran evidencia que la condición influya en la respuesta de las hembras, no podemos descartar que la variación fenotípica (i.e. la condición) esté relacionada con la función de preferencia de las hembras. Estudios futuros podrían evaluar en detalle el efecto de la condición y la variación fenotípica de las hembras en sus preferencias sexuales.

En este estudio para evaluar las preferencias de las hembras se modificó la coloración azul de los parches ventrales de los machos, que durante algunos despliegues en el cortejo muestran al comprimir el abdomen. Interesantemente, las conductas de aceptación de las hembras hacia machos en los diferentes tratamientos de color variaron entre poblaciones sólo cuando se consideró el color de las gargantas del macho y la hembra. Estos resultados sugieren que en la lagartija del mezquite es posible que las hembras usen un sistema de señales múltiples en la elección de pareja (Candolin 2003). El hecho de que los machos expresan distintas características coloridas y un gran repertorio de conductas podría apoyar esta idea. La lagartija del mezquite presenta coloraciones polimórficas de garganta tanto en machos como en hembras, y además este polimorfismo varía entre poblaciones. En algunas poblaciones los machos presentan gargantas de color



anaranjado, amarillo y azules, mientras que en otras poblaciones los machos tienen gargantas anaranjadas, amarillas y blancas. Los morfos anaranjados y amarillos están presentes en todas las poblaciones. Sin embargo, el morfo azul y blanco nunca coexisten en la misma población (Bastiaans et al. 2014). En un estudio reciente se evaluó la preferencia de las hembras por machos de su misma población o de una población diferente y se encontró que las hembras rechazan con mayor frecuencia a machos con coloraciones de garganta diferentes a los de su población (Bastiaans et al. 2014). Nuestro estudio sugiere que no solo el color de la garganta, sino en algunas poblaciones el efecto combinado del color del vientre y el de la garganta podrían influir en la respuesta de las hembras.

En este estudio, en la población de SG, más rural y con menor densidad poblacional, las hembras desplegaron más conductas de aceptación cuando los machos tenían gargantas más anaranjadas con respecto a las gargantas de las hembras. Lo anterior sugiere que en SG la coloración de la garganta parece tener un valor como señal sexual más alto que la coloración ventral. Por otro lado, en Ch, una población más urbana y con mayor densidad poblacional, la conducta de aceptación de las hembras varió en función del color del vientre y la diferencia en el color de las gargantas de machos y hembras. Aunque la dispersión de los datos es grande, los resultados sugieren que si las diferencias en el color del gular entre machos y hembras son relativamente pequeñas, cambios en el color azul del vientre tienen un efecto menor en la conducta de las hembras. Cuando los machos tienen un color de garganta más anaranjado que las hembras, los machos con color de vientre disminuido reciben más conductas cuando sus gulares son más anaranjados mientras que los machos en el grupo control reciben menos. Interesantemente, cuando los machos tuvieron un azul más brillante, el color anaranjado de la garganta parece tener un efecto menor en la aceptación de las hembras.

¿Por qué en una población rural las hembras parecen responder principalmente al color de las gargantas de los machos, mientras que en una población urbana parecen usar el color del gular y del vientre de los machos para evaluar a las parejas potenciales? En Ch

es posible que exista una mayor cantidad de recursos disponibles a lo largo del año como resultado del riego continuo de los jardines, lo que favorecería la alta densidad que existe en la población. A mayor densidad aumenta la probabilidad de encuentros entre machos y hembras, y aumenta también la competencia entre machos, por lo que podría intensificarse la competencia por adquirir pareja. Así, es posible que los machos de Ch se enfrenten a una mayor presión de selección por mostrar características que indiquen de manera confiable su calidad, mientras que la selección favorezca el uso de más de una característica en la elección de pareja por parte de las hembras. Nuestros resultados sugieren que, contrario a lo esperado, las hembras de Ch son más selectivas que las hembras de SG, y probablemente usan durante la elección de pareja el color azul ventral y el color de la garganta de los machos. Una mayor frecuencia de rechazos por parte de las hembras de Ch apoya la idea que las hembras de esta población son más selectivas que las hembras de SG.

Distintos estudios han encontrado variación temporal y espacial en la intensidad de la selección sexual (Gosden y Svensson 2008; Robinson et al. 2008; Cornwallis y Uller 2009). Aunque en general nuestros resultados no apoyaron directamente las predicciones, sí encontramos variación entre las dos poblaciones estudiadas en la respuesta de aceptación y de rechazo de las hembras, siendo aparentemente más selectivas en la población urbana que en la población rural. A pesar de obtener resultados contrarios a lo esperado, este trabajo muestra evidencia de cómo diferencias en las condiciones ambientales tienen un efecto importante en cómo actúa la selección sexual y en concreto como la urbanización parece favorecer la preferencia de las hembras por distintas señales coloridas que despliegan los machos de la lagartija del mezquite.

## CONCLUSIONES

En este estudio evaluamos de forma indirecta si la urbanización afecta el inicio y duración de la temporada reproductiva (actividad conductual y avistamiento de crías), la expresión de la coloración azul ventral de los machos, la supervivencia y la preferencia de las hembras en la lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus microlepidotus*. La urbanización parece afectar la duración de la temporada reproductiva, ya que en las poblaciones más urbanizadas se observó menor variación temporal en la actividad conductual. Además, tanto en CU como en Ch (grado intermedio de urbanización) la reproducción parece ser continua, ya que se observaron crías en cualquier época del año. Este efecto podría deberse a una alta disponibilidad de recursos alimenticios en zonas urbanas. Adicionalmente, la urbanización parece favorecer la expresión de la coloración azul ventral de los machos, ya que en las poblaciones más urbanizadas (PH y CU) los machos mantienen durante largos periodos de tiempo, o incluso de forma permanente a lo largo del año, parches ventrales coloridos; mientras que, en las poblaciones menos urbanizadas la coloración ventral aumenta en el otoño - invierno. Contrario a lo esperado, la urbanización no favorece la supervivencia, ya que tanto en poblaciones urbanas como en poblaciones rurales, la lagartija del mezquite presenta las mismas probabilidades de sobrevivir. No obstante, las condiciones ambientales y ecológicas de CU y Ch parecen favorecer un aumento en la densidad poblacional. En cuanto a la preferencia de las hembras, encontramos que las hembras de la población urbana (Ch) son más selectivas y basan su elección en más de una característica. Mientras que, las hembras de la población rural (SG), basan su elección en función de una sola característica, el color de la garganta de los machos. Por lo tanto, podemos concluir que la urbanización aumenta la selectividad de las hembras y favorece la preferencia por más de una señal colorida. En conclusión, la urbanización parece ofrecer condiciones favorables para la reproducción, prolongando el periodo de actividad reproductiva, aumentando la expresión de caracteres sexuales en machos e incrementando la selectividad de las hembras en la lagartija del mezquite.

## REFERENCIAS

- Adkins, E., Driggers, T., Ferguson, G., Gehrmann, W., Gyimesi, Z., May, E., Ogle, M. y Owens, T. 2003. Ultraviolet light and reptiles, amphibians. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery* 13: 27–37.
- Ahnesjö, I. 2010. Mate choice in males and females. *Encyclopedia of Animal Behavior*: 394–398.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: *International Symposium on information theory*. B. N. Peltran and F. Csáki, editors. Second edition. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary.
- Alonzo, S.H. y Sinervo, B. 2001. Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behav Ecol Sociobiol* 49: 176–186.
- Anderies, J.M., Katti, M. y Shochat, E. 2007. Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology* 247: 36–49.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Antonov, A. y Atanasova D. 2003. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica*. *Ornis Fennica* 80: 21–30.
- Arellano-Aguilar, O. y Macías-García, C. 2008. Exposure to pesticides impairs the expression of fish ornaments reducing the availability of attractive males. *Proc. R. Soc. B.* 275: 1343–1350.
- Arévalo, E., Davis, S.K. y Sites, J.W. Jr. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Syst Biol* 43:387–418.
- Arévalo, E., A., Porter, A., González, F., Mendoza, J., L., Camarillo, J., W. y Sites, J., R. 1991. Population cytogenetics of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central México. *Herpetological Monographs* 5: 79–115.
- Arnfield, A. J. 2003, two decades of urban climate research: a review of turbulence, exchanges of energy and water, and the urban heat island. *Int.J. Climatol.* 23: 1-26
- Barrett, K. y Guyer, C. 2008. Differential responses of amphibians and reptiles in riparian and stream habitats to land use disturbances in western Georgia, USA. *Biological conservation* 141: 2290–2300.

- Barrows, C. 2006. Population dynamics of a threatened sand dune lizard. *The Southwestern Naturalist* 51: 514–523.
- Bastiaans, E., Bastiaans, M.J., Morinaga, G.C., Gaytán, J.G., Marshall, J.C., Brendan, B., Méndez de la Cruz, F. y Sinervo, B. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE* 9: 2290–2300.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and Lipid Utilization of Tropical Populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8: 160–180.
- Bermúdez-Cuamatzin, E., Ríos-Chelén A., Gil D. y Macias-Garcia, C. 2011. Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biol. Lett.* 7: 39–38.
- Blair Robert. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society* 9: 2–16
- Bleay, C. y Sinervo, B. 2007. Discrete genetic variation in mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard: implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes. *Behavioral Ecology* 18: 304–310.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Butman, B.T., Obika, M., Tchen, T.T. y Taylor, J.D. 1979. Hormone-induced pigment translocations in amphibian dermal iridophores, in vitro: Changes in cell shape. *J. Exp. Zool.* 208: 17–33.
- Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biol. Rev* 78: 575–595.
- Candolin, U. y Heuschele, J. 2008. Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Trends in Ecology and Evolution* 23(8): 446–452.
- Candolin, U. Salesto, T. and Evers, M. 2007. Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks. *Journal Compilation. European Society for Evolutionary Biology* 20: 233–239
- Canseco-Márquez, L, Gutiérrez-Mayen, G. 2010. Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán-Cuicatlán. CONABIO CUICATLA´N A.C. BUAP, México.
- Carroll, S.P. y Salamon, M.H. 1995. Variation in sexual selection on male body size within and between populations of the soapberry bug. *Anim. Behav.* 50: 1463–1474.

- Chace, J.F. y Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46–69.
- Chaîne, A.S. y Lyon, B. Adaptive plasticity in female mate choice dampens sexual selection on male ornaments in the Lark Bunting. *Science* 319(459): 459–462
- Chamberlain, D.E., Cannon, A.R., Toms, M.P., Leech, D.I., Hatchwell, B.J. y Gaston, K.J. 2009. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* 151: 1–18.
- Cockburn, A., Osmond, H.L. y Double, M.C. 2008. Swingin' in the rain: condition dependence and sexual selection in a capricious world. *Proc. R. Soc. B* 275: 605–612.
- Cornwallis, C.K. y Uller, T. 2009. Towards an evolutionary ecology of sexual traits *Trends in Ecology and Evolution* 25(3): 145–152.
- Cox, R.M., Butler, M.A. y John-Alder H.B. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. See Ref. 54, pp. 38–49.
- Cox, R.M., Stephanie, L.S. y John-Alder H.B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards *Evolution*, 57(7): 1653–1669.
- Cox, R.M. 2010. Body size and sexual dimorphism. *Encyclopedia of Animal Behavior*. Elsevier pp 220–225.
- Cox, R., M. y John-Alder, H. 2007. Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology* 21(2): 327–334.
- Cox, R.M., Skelly, S.L. y John-Alder, H. 2005. Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulates*. *Copeia* 3: 597–608.
- Cox, R.M., Zilberman, V. y John-Alder, H. 2008. Testosterone stimulates the expression of a social color signal in yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Experimental Zoology* 309A(9): 505–514.
- Croci, S., Butet, A. y Clergeau, P. 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110(2): 223–240.
- Crowley, P.H., Travers, S.E., Linton, M.C., Cohn, S.L., Sih, A. y Sargent, R.C. 1991. Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices: a dynamic game. *American Naturalist*, 137, 567–596.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. J. Murray, Ed. London.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation of sex*. J. Murray, Ed. London.

- Ditchkoff, S.S., Saalfeld, S.T. y Gibson, C.J. 2006. Animal behavior in urban ecosystems: Modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystem*. 9: 5–12.
- Douglas E. Ruby. 1978. Seasonal changes in the territorial behavior of the Iguanid Lizard *Sceloporus jarrovi*: *Copeia*, 1978: 430–438.
- Ekner, A., Sajkowska, Z., Dudek, K. y Tryjanowski. 2011. Medical cautery units as a permanent and non-invasive method of marking lizards. *Acta Herpetologica*. 6: 229–236.
- Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. En *Evolutionary Biology*. Edit. Hecht, M.K., Steere, W.C. y Wallace, B. pp. 319-364. Springer USA.
- Endriss, D.A., Hellgren, E.C., Fox, S.F. y Moody, R.W. 2007. Demography of an urban population of Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) in central Oklahoma. *Herpetologica* 63: 320–331.
- Fisher, R., A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon, Oxford.
- Evans, M.R., Goldsmith, A.R. y Norris, S.R. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156–163.
- French, S.S., Fokidis, H.B. y Moore, M.C. 2008. Variation in stress and innate immunity in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) across an urban–rural gradient. *J Comp Physiol B* 178: 997–1005.
- Fricke, C., Bretman, A. y Chapman, T. 2010. Sexual conflict. En: Westneat, D., and Fox, Charles, W. 2010. *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University press. United State of America Pp 400-415.
- Gadsden, H., Rodríguez, F. Méndez de la Cruz, F. y Martínez, G., R. 2005. Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsettii* Baird y Girard 1852 (Squamata: Phrynosomatidae) en el centro del desierto Chihuahuense, México. *Acta Zoológica Mexicana* 21: 93–107.
- Gering, J.C. y Blair, R.B. 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography* 22: 532–541.
- Godin, Jean-Guy J. y Briggs, S.E. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Anim. Behav.* 51: 117–130.
- Gosden, T.P. Y Svensson, E.I. 2008. Spatial and temporal dynamics in a sexual selection mosaic. *Evolution* 62, 845–856.
- Guillette, L., J. y Casas-Andreu, G. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal Herpetology* 14: 143–147.

- Guillette, L., J. y Casas-Andreu, G. 1981. Seasonal variation in fat body weights of the mexican high elevation lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 15(3): 366–371.
- Guillette, L.J y Dearce B.A. 1986. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. *Transactions of the Kansas academy of science* 89: 31–39.
- Guyon, I. y Elisseeff, A. 2003. An Introduction to Variable and Feature Selection. *Journal of Machine Learning Research* 3: 1157–1182.
- Haenel, G.J., Smith, L.C. y John-Alder, H.B. 2003. Home-Range analysis in *Sceloporus undulatus* (Eastern Fence Lizard) I. spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia* 2003: 99–112.
- Hamer, Andrew J. y McDonnell, Mark J. 2010. The response of herpetofauna to urbanization: Inferring patterns of persistence from wildlife databases. *Austral Ecology* 35: 568–580.
- Hasegawa, Masaru, Logon Russell, A. Giraudeau, Mathieu, Watanabe Mamoru y McGraw Kevin, J. 2014. Urban and colorful male house finches are less aggressive. *Behavioral Ecology* 00(0): 1–9.
- Hau M. 2007. Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories. *Bio Essays* 29: 133–144.
- Hernández-gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F.R. Villagrán-Santa, C.M. y Andrews, R.M. 2002. Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (sauria: phrynosomatidae) from high elevation habitat of central México. *Herpetologica* 58(4): 415–421.
- Hill, G.E. y McGraw, K.J. 2006. Bird coloration, function and evolution. Volumen I. Harvard University Press. Unitet Estates of America.
- Huk, T. y Winkel, W. 2008. Testing the sexy son hypothesis a research framework for empirical approaches. *Behavioral Ecology* 19: 456–461.
- Järvenpää, M. y Lindström, K. 2004. Water turbidity by algal blooms causes mating system breakdown in a shallow-water fish, the sand goby *Pomatoschistus minutes*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2361–2365.
- Jennions, M.D. y Petrie, M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol. Rev.* 72: 283–327.



- Jerzy, B. y Mirosława, B. 2012. Blue tits *Cyanistes caeruleus* and great tits *Parus major* as urban habitat breeders. *International Studies on Sparrows* 36: 66–72
- Jianguo T., Youfei, Z., Xu, T., Changyi, G., Liping, Li., Guixiang, S., Xinrong, Z., Dong, Y., Adam J. Kalkstein., Furong, L. y Heng, C. 2010. The urban heat island and its impact on heat waves and human health in Shanghai. *Int J Biometeorol* 54: 75–84.
- Jiménez, C., E., Ramirez, A., Marchall, J., Lizana, A., Nieto, A. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán México. *The Southwestern Naturalist* 50(2): 178-187.
- Jirotkul, M. 1999. Population density influences male–male competition in guppies. *Animal Behaviour* 58: 1169–1175.
- John-Alder, H., Cox, R., M., Haenel, G. y Smith, L. 2009. Hormones, performance and fitness: natural history and endocrine experiments on a lizard (*Sceloporus undulatus*). *Integrative and Comparative Biology* 49(4): 393–407.
- Johnson, J.B., Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *TRENDS Ecol. Evol.* 19: 101–108.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- Kasumovic, M.M., Bruce, M.J., Andrade, M.C. y Herberstein M.E. 2008. Spatial and temporal demographic variation drives within-season fluctuations in sexual selection. *Evolution* 62: 2316–2325.
- Kirkpatrick, M., Stanley, R. y Ryan, M. 2006. Mate choice rules in animals. *Animal Behaviour* 71: 1215–1225.
- Koenig, J., Shine, R. y Shea G. 2002. The Dangers of Life in the City: Patterns of Activity, Injury and Mortality in Suburban Lizards (*Tiliqua scincoides*). *Journal of Herpetology*, 36: 62–68.
- Korter, R., Vainikka, A., Rantala, M., Jokinen, I. y Taskinen, J. 2003. Sexual ornamentation, androgens and papillomatosis in male roach (*Rutilus rutilus*). *Evolutionary Ecology Research* 5: 411–419.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified Approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67–118.

- Lemos-Espinal, J. A., Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. Primera edición, México. D. F.
- Lemos-Espinal, J.A. Ballinger, R.E. y Smith G.R. Comparative demography of the high-altitude lizard, *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Great Basin Naturalist* 58(4): 375–379.
- Lessell, C., M. 2005. Why are males bad for females? models for the evolution of damaging male mating behavior. *The American Naturalist* 165: 46–63.
- Leyte, A., Hernández, U., Chávez, E., Calzada, M., Sánchez, J., Marshall y Ramírez, A. 2005. El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. *Sociedad Herpetologica Mexicana* 14(1): 10–17.
- Lozano A., Ramirez-Bautista A. y Uribe M.C. 2014. Oogenesis and ovarian histology in two populations of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the central Mexican plateau. *Journal of morphology* 275: 949–960.
- Macías-García, C., Soborío, E. y Berea, C. 1998. Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology* 53: 104–117
- Martin, P., y Bateson, P. 1986. La medición del comportamiento. Editorial Alianza. Madrid, España.
- Martins, E.P. 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour* 45: 25–36.
- Martins, E.P. 1994. Structural complexity in a lizard communication system: the *Sceloporus graciosus* 'push-up' display. *Copeia* 1994: 944–955.
- Marzluff, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. In *Avian ecology in an urbanizing world*, J. M. Marzluff, R. Bowman, y R. Donnelly eds., 19-47. Norwell, M. A.: Kluwer Academic. 600p.
- Mccleery, R.A., Lopez, R.R., Silvy, N.J. y Gallant, D.I. 2008. Fox squirrel survival in urban and rural environments. *Journal of wildlife management* 72: 133–137.
- McKinney, M. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52: 883–890.
- Møller, A.P. y Ibañez-Álamo, J.D. 2012. Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization. *Animal behavior* 84: 341–348.

- Møller, A.P. y Szép, T. 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology*, 83: 2220–2228.
- Moore, A.J y Moore, P.J. 1988. Female strategy during mate choice: threshold assessment. *Evolution* 42: 387–391.
- Morris, M.R., Rios-Cardenas, O. y Brewer, J. 2010. Variation in mating preference within a wild population influences the mating success of alternative mating strategies. *Animal Behaviour* 79: 673–678.
- O’Donald, P. 1978. Theoretical aspects of sexual selection: a generalized model of mating behaviour. *Theoretical Population Biology*, 13, 226–243.
- Ortega, A. y Barbault R. 1984. Reproductive cycles in the mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Journal of Herpetology* 18: 168-175.
- Parker, G., A. 1979 Sexual selection and sexual conflict. In *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Blum, M.S., Blum, N.A. eds. Academic Press pp 123–166
- Parris, K.M. y Hazell, D.L. 2005. Biotic effects of climate change in urban environments: the case of the gray-headed flying-Fox (*Pteropus poliocephalus*) in Melbourne. Australia. *Biol. Conserv.* 124: 267–276.
- Pérez-Mendoza, H.A., Zuñiga-Vega, J.J., Zurita-Gutiérrez, Y.H., Fornoni J., Solano-Zavaleta, I., Hernández-Rosas, A.L. y Molina-Moctezuma, A. 2013. Demographic importance of the life-cycles components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica* 69: 411–435.
- Pérez-Mendoza, H.A., Zúñiga-Vega, J.J., Martorell, C. Zurita-Gutiérrez, Y.H., Solano-Zavaleta I, Hernández-Rosas A.L. y Molina-Moctezuma, A. 2014. Patterns of spatio-temporal variation in the survival rates of a viviparous lizard: the interacting effects of sex, reproductive trade-offs, aridity, and human-induced disturbance. *Popul Ecol* 56: 605–618.
- Prosser, C., Hudson, S. y Thompson M.B. 2006. Effects of Urbanization on Behavior, Performance, and Morphology of the Garden Skink, *Lampropholis guichenoti*. *Journal of Herpetology*, 40: 151–159.
- Ramírez-Bautista, A, Maciel-Mata, C.A., Martínez-Morales, M.A. 2005. Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. *Acta Zool Sinica* 51:998–1005.

- Ramírez-Bautista, A. y Vitt, L.J. 1998. Reproductive biology of *Urosaurus bicantiatus* (Sauria: Prynomatidae) from a tropical dry forest of México. *The Southwestern Naturalist* 43: 381–390.
- Ramírez-Bautista, A., Barrba-Torres, J. y Vitt, L.J. 1998. Reproductive Cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretaro, México. *Journal of Herpetology* 32: 18–24
- Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz, E. and Marshall, J.C. 2004. Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist* 64: 175–183.
- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B.P., Lozano, A., Uribe-Rodríguez, E., Leyte A. y Manriques. 2012. Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Ecology and Evolution* 2: 1903–1913.
- Riley, S.P. 2006. Spatial Ecology of Bobcats and Gray Foxes in Urban and Rural Zones of a National Park. *Journal of Wildlife Management* 70: 1425–1435.
- Robert, A., McCleery, R.R., Lopez, N.J., Silvy y Daniel, L. Gallant. 2008. Fox Squirrel Survival in Urban and Rural Environments. *The Journal of Wildlife Management* 72: 133–137.
- Robinson, M. Pilkington, J. Clutton-Brock, T. Pemberton, J. and Kruuk, L. 2008. Environmental heterogeneity generates fluctuating selection on a secondary sexual trait. *Current Biology* 18: 751–757
- Robinson, M.R., Pilkington, J.G., Clutton-Brock T.H., Pemberton J.m y Kruuk L.E.B. 2008. Environmental heterogeneity generates fluctuating selection on a secondary sexual trait. *Curr. Biol.* 18: 751–757.
- Robinson, Matthew R., Pilkington, Jill G., Clutton-Brock Tim H., Pemberton, Josephine M. y Kruuk, Loeske E. B. 2008. Environmental heterogeneity generates fluctuating selection on a secondary sexual trait. *Curr. Biol.* 18: 751–757
- Ruby, D.E. y Dunham, A.E., 1987. Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Oecologia* 71: 473–480.
- Schwendiman, A.L. y Propper, C.R. 2012. A common environmental contaminant affects sexual behavior in the clawed frog, *Xenopus tropicalis*. *Physiology y Behavior* 106: 520–526.
- Seber, G. A. F. 1965: A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.

- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, Stanley H., McIntyre, N.E. y Hope, Diane. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21(4): 186–191.
- Simon, C.A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology* 56: 993–998.
- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R. y Wilson, J.D. 1999. Temporal variation in the annual survival rates of six granivorous birds with contrasting. population trends. *Ibis* 141: 621–636.
- Sites, J.W. Jr, Greenbaum, I.F. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*, II allozyme variation. *Evolution* 37: 54–65.
- Sites, J., W., J., Archie, J., W., Cole, C., J., Flores-Villela, O. 1992: A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *American Museum of Natural History* 213: 1–110.
- Smith, L. y John-Alder, H. 1999. Seasonal specificity of hormonal, behavioral, and coloration responses to within and between sex encounters in male lizards (*Sceloporus undulates*). *Hormones and Behavior* 36: 39–52.
- Stoner, G. y Breden, F. 1988. Phenotypic differentiation in female preference related to geographic variation in male predation risk in the Trinidad guppy (*Poecilia reticulata*). *Behav Ecol Sociobiol* 22: 285–291
- Suárez-Rodríguez, Monserrat, López-Rull Isabel, y Macías-García Constantino. 2013. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biol Lett* 9: 20120931.
- Sullivan, B.K. y Sullivan K. 2008. Common chuckwalla (*Sauromalus ater*) populations in the phoenix metropolitan area: stability in urban preserves. *Herpetological Conservation and Biology* 3(2): 149–154.
- Sullivan, Brian K., Sullivan Keith O., Vardukyan, David y Suminski, Toni. 2014. Persistence of Horned Lizards (*Phrynosoma* spp.) in urban preserves of Central Arizona. *Urban Ecosyst* 17: 707–717.
- Wacker, Sebastian, Mobley, Kenyon, Forsgren, Elisabet, Myhre, Lise C., Jong, Karen y Amundsen, trond. 2013. Operational sex ratio but not density affects sexual selection in a fish. *Evolution* 67-7: 1937–1949.

- Weir, L.K., Grant, J.W. y Hutchings, J.A. 2011. The Influence of Operational Sex Ratio on the Intensity of Competition for Mates. *The American Naturalist*. 177: 167–176.
- White, G.C., Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120-S138.
- Wolf, U. y Blanckenhorn. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977–1016.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205–214.
- Zuñiga-Vega, J.J., Mendez de la Cruz, F.R. y Cuellar, O. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus* Exploring temporal variation in population dynamics. *Can J zoology* 86: 1397–1409
- Zuñiga-Vega, J. J., Suárez-Rodríguez M., Espinoza-Pérez H. y Johnson J. B. 2011. Morphological and reproductive variation among populations of the pacific molly (*Poecilia butleri*). *J. Fish Biol.* 79: 1029–1046.
- Zuñiga-Vega, J. J., Hernández-Rosas, A. N., Molina-Moctezuma, A., Pérez-Mendoza, H. A., Rodríguez-Reyes, F. R., Bravo-Espinosa, Y. M. y Espinosa-Pérez, H. 2012. Population abundance and sex ratio of the viviparous freshwater fish *Poeciliopsis baenschi* (Poeciliidae) throughout its range in western México. *Western North American Naturalist* 72: 357–368.

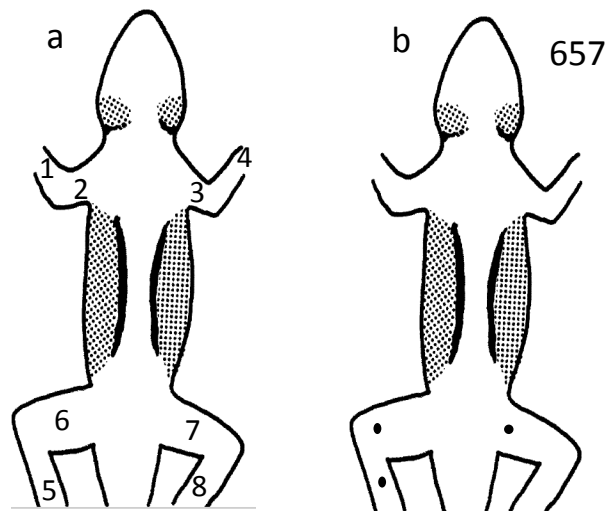
## ANEXOS

### Anexo 1. Conductas registradas

Conducta	Descripción	Observada en
Push-up	Secuencias estereotipadas donde, la cabeza y el tronco son levantados y descendidos por medio de flexiones de las extremidades anteriores y posteriores. (Martins 1993).	Campo y experimento
Full-Show	Postura en la que se comprime el vientre hacia afuera, y de esta forma los parches ventrales son visibles. Además, la columna vertebral es elevada formando una curvatura en la espalda. Además, el saco gular (pliego de piel que se encuentra debajo de la garganta) es extendido en su totalidad (Martins 1993).	Campo y experimento
Head bobing	Movimientos rápidos de la cabeza de arriba a abajo, en forma de afirmación (Martins 1993).	Campo y experimento
Lengüetazo	Contacto físico con la lengua en alguna superficie	Campo y experimento
Movimiento horizontal de cola	Movimiento horizontal de cola en forma de ondas, la cola puede estar pega al sustrato o ligeramente elevada; el movimiento puede ser rápido o lento	Campo y experimento
Movimiento vertical de cola	Movimiento vertical ondulante de la cola de arriba abajo, movimiento lento	Campo y experimento

## Anexo 2. Clave para identificación de lagartijas

Las cicatrices se colocaron en la parte ventral de las extremidades. Los primeros 4 números se colocaron en 4 segmentos de las extremidades anteriores: 1 – antebrazo derecho, 2 – brazo derecho, 3 – brazo izquierdo y 4 antebrazo izquierdo. Los números del 5 al 8 se colocaron en los 4 segmentos de las extremidades posteriores: 5 – pantorrilla derecha, 6 – pierna derecha, 7 – pierna izquierda, 8 pantorrilla izquierda. Para conocer el orden de cada dígito se dividió cada segmento (antebrazo, brazo, pierna y pantorrilla) en 3. La cicatriz correspondiente al primer dígito se colocó cerca de la articulación del centro de cada extremidad; es decir codo o rodilla según el caso. La cicatriz correspondiente al segundo dígito se colocó en el centro del segmento. Y finalmente la cicatriz que corresponde al tercer dígito se colocó junto al otro extremo del segmento es decir, junto a la clavícula para el caso del brazo, junto a la muñeca para el antebrazo, junto al tobillo para el segmento de la pantorrilla y junto a la ingle para el segmento de la pierna.



**Anexo 2.** Se muestran los 8 segmentos que corresponden a cada número donde se colocó la cicatriz (a). La posición de la cicatriz en cada segmento determinó el orden de los dígitos (b).



### Anexo 3. Historia de encuentros para el modelo multiestado

En este estudio se asignaron 2 categorías: coloración alta (A) y coloración baja (B).

Historia de encuentro	Interpretación
A0AA	Capturado y marcado con coloración ventral alta en la primera visita. Vivo y no capturado en la segunda ocasión. Capturado con coloración ventral alta en la tercera y cuarta ocasión.
BBAA	Capturado y marcado con coloración baja en la primer ocasión, recapturado con coloración baja en la segunda ocasión, y recapturado con coloración alta en la tercer y cuarta ocasión.
BAB0	Capturado y marcado con coloración baja en la primer ocasión. Recapturado con coloración alta en la segunda ocasión. Recapturado con coloración baja en la tercer ocasión y muerto o no capturado en la cuarta ocasión.
AA0B	Capturado y marcado con coloración ventral alta en la primer visita. Recapturado con coloración ventral alta en la segunda visita. No capturado en la tercer visita y recapturado con coloración ventral baja en la cuarta visita.