



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**ADECUACIÓN DIFERENCIAL EN LOS MORFOTIPOS DE LOS
MACHOS EN UNA POBLACIÓN DE *Sceloporus grammicus*
(SAURIA: PHRYNOSOMATIDAE), UNA ESPECIE CON
POLIMORFISMO.**

TESIS

Que para obtener el título de:

BIÓLOGO

Presenta:

Brasil Canales Gordillo

Director de tesis:

Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza



Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mi padre por inculcarme el amor y el interés por la naturaleza

A mi hermano por apoyarme y escucharme

A mi mamá por tu apoyo incondicional y por ser mi ejemplo

A mi tío, Carlos Cuauhtémoc Gordillo Mendoza por todo lo que hiciste por mí

Agradecimientos académicos.

A la UNAM, por las oportunidades que me brindó y el conocimiento que gracias a ella adquirí.

A mis revisores, gracias por su contribución a este trabajo, sus comentarios y su tiempo.

A mi director de tesis, por todo lo que he aprendido de ti, por tu tiempo y tu apoyo.

Agradecimientos personales.

A mi Papá por todo el apoyo que me has dado, porque el interés que siento por la naturaleza y sobre todo por los anfibios y reptiles lo desarrollé gracias a ti, por inculcarme valores, por alimentar mi imaginación y por tratar de darme lo que necesité durante todo este camino, sin duda has sido un gran apoyo.

A mi mamá por ser mi principal respaldo, por ser paciente y por apoyar todas las decisiones que he tomado a lo largo de mi vida, siempre fuiste mi ejemplo para seguir estudiando y no conformarme con lo que tengo.

A mi hermano, muchas gracias por ser un buen amigo, por escucharme hablar de “mis biologadas”, por aconsejarme siempre que cometo errores y por estar siempre conmigo aun cuando mis decisiones no siempre han sido las correctas.

A Fabiola, muchas gracias por estar conmigo estos años, siempre apoyándome y haciéndome dar lo mejor de mí, gracias por cambiar tanto mi vida de la manera en que lo hiciste, por acompañarme a campo, por aconsejarme y por siempre consentirme, te amo.

A mi tío “Temo” Muchas gracias por todo, fuiste un ejemplo para mí durante mucho tiempo, aunque fue poco el tiempo que pudimos convivir, siento un profundo respeto y agradecimiento hacia ti, me aconsejaste y me ayudaste en momentos en que realmente lo necesitaba, siempre te lo voy a agradecer.

A mi tía Julia, por apoyarme en momentos difíciles, muchas gracias por todo.

A mi asesor y amigo Hibraim, gracias por todo el conocimiento que me has transmitido, por tu confianza, tu ayuda, tus consejos y por tu amistad.

A mis amigos de generación; Darío, Ángel, Itzel e Isabel, muchas gracias por su amistad, sin ustedes el camino no habría sido tan divertido y sin duda hubiera sido más difícil.

A mi amiga As, por animarme a seguir estudiando cuando pensaba dejar de hacerlo, muchas gracias por todo.

Índice	Páginas
Resumen.....	5
Introducción.	6
Antecedentes.....	8
Objetivo general.....	9
Hipótesis.....	9
Objetivos particulares.....	9
Materiales y métodos.....	10
Resultados.....	16
Discusión.....	21
Conclusiones.....	29
Bibliografía.....	27

Lista de tablas

	Página
Tabla 1. Total de machos capturados.....	18
Tabla 2. Modelos con mejor ajuste.....	19
Tabla 3. Supervivencia anual por morfotipo.....	20
Tabla 4. Fecundidad estimada por morfotipo.....	20
Tabla 5. Adecuación promedio por morfotipo.....	21

Lista de figuras

	Página
Figura1. Morfotipos en machos de <i>sceloporus grammicus</i>	10
Figura 2. Localidad de Alfajayucan Municipio de Singuilucan, Hidalgo.....	11
Figura 3. Claves de marcaje.....	12
Figura 4. Tasa de crecimiento corporal	22

Resumen

Las poblaciones polimórficas son sistemas de estudio interesantes por estar constantemente bajo la presión de la selección natural y la selección sexual. Esta última es la encargada de promover la coloración sexual secundaria típica de este tipo de poblaciones en las que existen grupos de individuos con morfología, fisiología y/o estrategias reproductivas alternativas llamados morfotipos. La dinámica ecológica y evolutiva de estas poblaciones aún no se entiende del todo, pues aunque cada morfotipo tiene estrategias y rasgos diferentes, cada morfotipo se mantiene a través del tiempo. El estudio de las poblaciones polimórficas a partir de herramientas demográficas, puede ayudarnos a entender la dinámica poblacional de manera cuantitativa. En este estudio analizamos la supervivencia, la fecundidad, el crecimiento y la adecuación de cada uno de los morfotipos en los machos de una población de lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus*) ubicada en Alfajayucan Hidalgo, usando matrices de proyección integral. Se realizaron 10 muestreos durante 1 año, en los cuales se marcaron 136 individuos de los cuales se registró el color de la garganta, la longitud hocico-cloaca y su peso. En total se registraron 5 morfotipos caracterizados por una mancha gular de color azul, amarilla, anaranjada, amarillo con azul y anaranjado con azul. Los individuos con garganta azul son los más frecuentes, por otro lado los individuos con garganta amarilla son los individuos más escasos. Aunque nuestros resultados sugieren que los individuos con garganta azul tienen mayor adecuación, existen varias evidencias que nos ayudan a explicar la permanencia del morfotipo de garganta amarilla en la población, una de ellas es la preferencia femenina por los machos con este morfotipo, pues experimentos de laboratorio indican que los eligen sobre los otros.

Introducción

La variación morfológica, fisiológica y conductual entre los individuos de una población, a menudo deriva en una diversidad fenotípica extrema por efecto de la selección natural (Gross, 1996). Las divergencias fenotípicas dan lugar a variaciones discretas dentro de la población y estas variaciones pueden originar fenotipos alternativos con morfología y/o comportamiento diferencial asociados a su estrategia reproductiva, llamados usualmente morfotipos (Gross, 1982).

Las poblaciones con polimorfismo o polimórficas se caracterizan por presentar al menos dos morfotipos distinguibles que coexisten temporal y espacialmente con entrecruzamientos, cada uno con carga genética determinada (Gray & Mckinnon, 2006). Estas han sido descritas en diversos grupos de vertebrados como lagartijas, (Pryke & Griffith, 2006) aves, (Healey, *et al.*, 2007) peces, (Allender, *et al.*, 2003) e invertebrados como insectos, (Dijkstra, *et al.*, 2009) y arañas (Oxford, 2001).

Uno de los fenómenos que mantiene el polimorfismo en las poblaciones, es la selección sexual dependiente de la frecuencia. En este, las poblaciones alcanzan un punto evolutivamente estable, en el que las frecuencias de cada morfotipo fluctúan a través del tiempo sin que alguno de ellos desaparezca (Sinervo & Calsbeek, 2006). La fluctuación en la abundancia y permanencia de los morfotipos sucede porque el más abundante relaja las presiones selectivas sobre los raros, esto hace que deje de ser el más abundante y que los raros incrementen en generaciones posteriores, generando un fenómeno de abundancia cíclico (Sinervo & Calsbeek, 2006).

La variación más destacada en las especies polimórficas, se da en la coloración sexual secundaria. Esta deriva de la selección sexual, pues aunque es un atributo que vuelve muy conspicuos a los portadores, incrementa sus posibilidades de atraer parejas potenciales (Sinervo & Calsbeek, 2006). Sin embargo, también pueden atraer depredadores por lo que los efectos de la depredación pueden variar entre morfotipo (Sinervo & Calsbeek, 2006). Los individuos que son capaces de atraer a más parejas, producir mayor descendencia y evadir los riesgos de mortalidad tienen una mayor adecuación, pues son los individuos que logran propagar sus genes (Johnson & Omland, 2004).

Una manera de analizar los efectos que tiene la selección natural en las poblaciones, es la demografía (Solbrig, 1980). La demografía proporciona datos sobre las tasas de crecimiento, supervivencia y fecundidad (Lemos-Espinal, *et al.*, 2005). Los impactos ecológicos y evolutivos del ambiente sobre las poblaciones pueden ser analizados estimando la contribución relativa de

estos tres componentes del ciclo de vida a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional conocida como λ (Silvertown, *et al.*, 1996). La tasa intrínseca de crecimiento ha sido interpretada en diversos estudios como estimador de la adecuación poblacional (Metz, *et al.*, 1992; Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013). Las diferencias inter-poblacionales en λ , los patrones específicos de mortalidad y las tasas de crecimiento han sido interpretadas como indicadores de selección diferencial en algunas especies (Zúñiga-Vega, 2005 Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013). Los lacertilios, son un grupo de reptiles donde existen algunas especies polimórficas, con una notable variación en la coloración sexual secundaria y una abundancia relativamente alta, además de que son organismos fáciles de manipular y relativamente fáciles de capturar (Forsman & Shine, 1995; Sinervo & Lively, 1996), esto las convierte en un modelo biológico apropiado para el estudio de los procesos y factores que permiten la existencia de especies y poblaciones polimórficas.

Aunque se han realizado diversos estudios sobre los mecanismos de la selección natural y sexual y sus efectos sobre las poblaciones polimórficas, el uso de herramientas demográficas cuantitativas para medir la supervivencia, fecundidad, permanencia y el crecimiento nos ayudará a entender de una manera más clara el desempeño y la adecuación de cada morfotipo y con ello explicar la presencia de los mismos en una población determinada.

La familia Phrynosomatidae agrupa varios géneros donde existen poblaciones polimórficas; en *Uta stansburiana* se describió la selección dependiente de la frecuencia con un patrón “piedra, papel o tijeras”, donde un macho de garganta anaranjada tiene una estrategia “ultradominante” con la que defiende un territorio grande (Sinervo & Lively, 1996). Sin embargo, los individuos con garganta anaranjada son vulnerables a que los machos de garganta amarilla (machos satélite) se infiltren en sus territorios y copulen con las hembras (lo que logran debido a su gran parecido con las hembras). Por otra parte, los individuos con garganta amarilla no pueden entrar al territorio de los machos con garganta azul, ya que estos machos defienden territorios más pequeños por lo que los detectan fácilmente. Finalmente, los machos con garganta azul son desplazados por los machos con garganta anaranjada de sus territorios por ser más grandes y agresivos (Sinervo & Lively, 1996), conformándose así el complejo “piedra” (garganta anaranjada), “papel” (garganta amarilla), “tijera” (garganta azul) en el que el morfotipo de garganta anaranjada es vencido por el de garganta amarilla, pero vence al de garganta azul; el de garganta amarilla vence al de garganta anaranjada, pero es vencido por el de garganta azul; y el de garganta anaranjada vence al de garganta azul, pero es vencido por el de garganta amarilla (Sinervo & Lively, 1996).

Otros estudios han comparado los morfotipos entre poblaciones de *Urosaurus ornatus*, especie de la que pertenece también a la familia Phrynosomatidae y en la que las manchas gulares también son características de cada morfotipo. En esta se encontraron y describieron diferencias interpoblacionales en las coloraciones sexuales secundarias y en las frecuencias morfológicas (Hews, *et al.*, 1997). En el género *Sceloporus* se han encontrado asociaciones entre la coloración gular y ventral (características de cada morfotipo) y los niveles de agresión en los machos (Cox, *et al.*, 2008). Rand (1990) documentó para *Sceloporus undulatus erythrocheilus* la existencia de dos morfotipos (de garganta azul y amarilla) y una variación en sus frecuencias en 15 poblaciones de estudio. Para la especie de estudio de esta tesis se han comparado varias poblaciones y se han descrito los morfotipos existentes en ellas: Bastiaans, *et al.*, (2013) describieron seis morfotipos en *Sceloporus grammicus*, además de una ausencia del morfotipo con garganta azul en presencia del morfotipo de garganta blanca y viceversa.

Hipótesis

Debido a que las diferencias morfológicas están asociadas con diferencias en el comportamiento, las tasas de mortalidad, crecimiento y reproducción serán diferentes entre los morfotipos, generando diferencias en la adecuación de los mismos.

Objetivo general

- Analizar de manera cuantitativa las diferencias en la supervivencia, crecimiento, permanencia, fecundidad y tasa finita de crecimiento poblacional de los distintos morfotipos registrados en una población de *Sceloporus grammicus* ubicada en Alfajayucan, Hidalgo como una medida de su adecuación.

Objetivos particulares

- Analizar la supervivencia, el crecimiento, la permanencia y la fecundidad de cada morfotipo.
- Comparar la adecuación (medida como la tasa finita de crecimiento) de cada morfotipo.

Materiales y métodos

Especie de estudio. *Sceloporus grammicus* Wiegmann, 1828. Es una lagartija vivípara ampliamente distribuida en México, a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, desde Jalisco hasta Veracruz, además del norte de Oaxaca. Los adultos tienen una longitud hocico-cloaca (LHC) media de 48.9 mm. \pm 3.5 mm y una longitud de la cola (LC) promedio de 50.7 mm. \pm 4.6 mm. Las escamas dorsales del cuerpo son quilladas y débilmente mucronadas, con un número medio de 64.8 escamas en hembras y 74.2 en machos. Los machos tienen poros femorales, la región dorsal del cuerpo es de color verde a gris oscuro, con una franja transversal de color crema en la región frontal. Los machos tienen parches color azul intenso con dos líneas negras en la parte media del vientre mientras que en las hembras son de color pajizo a anaranjado. Las manchas gulares varían entre anaranjado, azul, amarillo y blanco, o una combinación de colores (figura 1), sin embargo, los colores blanco y azul no ocurren en una misma población (Bastiaans, *et al.*, 2013). En la población de estudio existen 5 morfotipos: de garganta amarilla-azul, al que nos referiremos como AMAZ, de garganta amarilla, al que nos referiremos como AM, de garganta azul, al que nos referiremos como AZ, de garganta anaranjada, al que nos referimos como AN y de garganta anaranjada-azul, al que nos referimos como ANAZ (Figra1). En esta población no existe el morfotipo de garganta blanca. Los machos alcanzan la madurez sexual a los seis o siete meses de edad mientras que las hembras lo hacen entre los ocho o nueve meses, sin embargo, se considera que la edad mínima a la que alcanzan la madurez va de los cinco a los 14 meses (Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013).



Figura 1. Morfotipos en machos de *sceloporus grammicus*. De izquierda a derecha: AMAZ- amarillo/azul, AM- amarillo, AZ- azul, AN- anaranjado, ANAZ- anaranjado/azul.

Sitio de estudio. Alfajayucan, municipio de Singuilucan, Hidalgo. El sitio se encuentra en las coordenadas geográficas 20° 01' 47.59''N, 98° 31' 35.31''W, a 2604 m.s.n.m. (figura2). Tiene una precipitación anual media de 540 mm y una temperatura media anual de 15.03 °C. Es una zona de cultivo, donde se siembra principalmente maíz, trigo y maguey pulquero (*Agave salmiana*), aunque los remanentes de vegetación natural sugieren que se trataba de un bosque de encino (Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013).

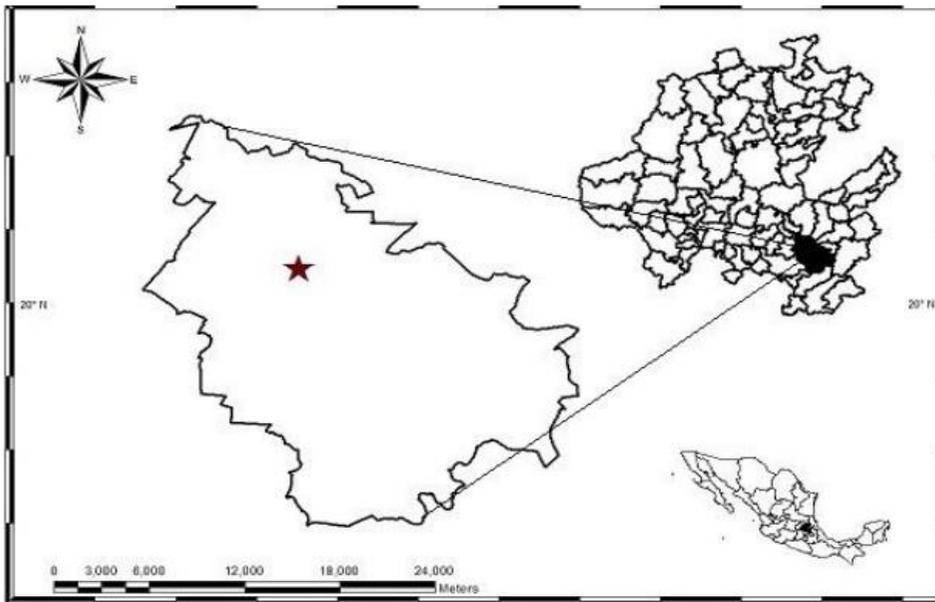


Figura 2. Localidad de Alfajayucan, municipio de Singuilucan Hidalgo. Localización geográfica del sitio de estudio.

Métodos de campo. Se tomó como sitio de estudio el polígono usado previamente por Pérez-Mendoza y colaboradores, delimitado por un sembradío de *Agave salmiana* en donde habita la población de *Sceloporus grammicus* (Pérez-Mendoza, 2013). Se realizaron 10 salidas en las que se muestreó durante el día, cubriendo los magueyes que rodeaban el sembradío, las salidas se realizaron entre el 28 de septiembre del 2014 y el 12 de noviembre del 2015, debido a las condiciones atmosféricas y a problemas logísticos no se visitó el sitio de estudio una vez al mes. En cada visita se capturaron lagartijas desde las 10:00 hasta las 15:00 aproximadamente. Durante este tiempo se trató de capturar tantas lagartijas como fuera posible. La captura de ejemplares se realizó de manera manual y con ayuda de una caña de pescar con una lazada corrediza (Casas-Andreu, *et al.*, 1991).

Los individuos capturados se marcaron por corte de falanges siguiendo el método de Waichman (figura 3) en el que máximo se cortan 2 falanges por mano (1992), este método no afecta la supervivencia de los individuos (Lemos-Espinal, *et al.*, 2005). En cada salida se registró el sexo, el morfotipo, la longitud hocico cloaca (LHC) y la longitud de la cola (LC) con un vernier digital con precisión de 0.01 mm, la masa con una báscula electrónica con precisión de 0.1 g y se tomó una foto de las manchas gulares de cada individuo con una cámara Cannon Eos Rebel t3i.

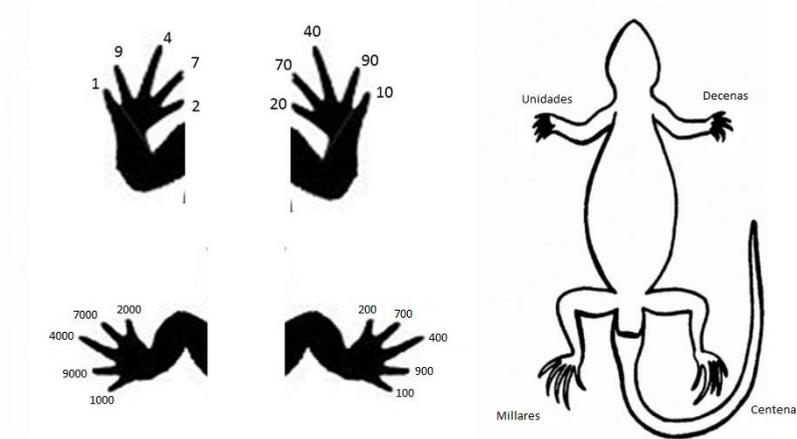


Figura 3. Clave de marcaje. La extremidad anterior derecha indica unidades, la anterior izquierda decenas, la posterior izquierda las centenas y la posterior derecha los millares. El meñique representa el 1, el pulgar el 2, el dedo medio representa el 4, el índice representa el 7 y el anular el 9, basado en Waichman, 1992.

Métodos analíticos. Se construyeron historias de captura siguiendo un código binario con los datos obtenidos para cada individuo de la siguiente manera: Si el individuo fue capturado en una ocasión de muestreo, usamos “1”, si el individuo no fue capturado en la ocasión de muestreo, usamos “0”. La historia de captura consiste entonces en la secuencia de “1” y “0” en función de si un organismo fue o no capturado durante las diferentes ocasiones de captura, dando lugar a una secuencia de 10 dígitos. Para estimar los parámetros de cada morfotipo, a cada historia de captura se le agregó la información sobre el morfotipo al que pertenece cada individuo asignándole un grupo, lo que se indica con un espacio después de los datos de captura. Los grupos se codificaron de la siguiente manera; 10000 para AZ, 01000 para ANAZ, 00100 para AN, 00010 para AM y 00001 para AMAZ. Adicionalmente, se agregó la LHC de cada individuo como covariable, ya que

en otros estudios se ha observado que la supervivencia y la tasa de crecimiento pueden variar en función de este atributo (Zúñiga-Vega, 2005; Rojas-González, et al., 2008; Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013;). Finalmente, para separar las historias de captura una de otra se agregó el signo de puntuación “;”. Por ejemplo, un individuo capturado en la primera ocasión de muestreo y en la última, de morfotipo con garganta AMAZ y con una LHC de 52.71 tiene la siguiente historia de captura:

1000000001 00001 52.71;

Las historias de captura se cargaron en el programa MARK para calcular las tasas de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) de cada uno de los morfotipos (Brownie, *et al.*, 1993; White & Burnham, 1999). MARK usa rutinas de máxima verosimilitud para estimar los dos parámetros mencionados anteriormente (Lebreton, *et al.*, 1992). MARK proporciona los valores de estos parámetros que maximizan la probabilidad de obtener las historias de captura observadas (White & Burnham, 1999).

Para comprobar la existencia de sobredispersión asociada a nuestro conjunto de datos se realizó un análisis de bondad de ajuste, la sobredispersión es la existencia de una dispersión mayor a la esperada dada una distribución específica basada en un modelo estadístico (en este caso, un proceso que genera una distribución binomial, ya que la probabilidad de supervivencia tiene esta distribución, dado que los organismos pueden tener dos estados, vivos o muertos y específicamente los datos que se emplean para la estimación tienen dos estados, individuos observados o no observados durante una ocasión de muestreo). El análisis de bondad de ajuste es un procedimiento diagnóstico que valora que tan bien se ajustan los datos a un modelo establecido. La medida para conocer la sobredispersión es conocida como factor de la inflación de la varianza o “C hat” (\hat{c}). La varianza debe de ser corregida porque MARK supone un ajuste perfecto, es decir, que no existe sobredispersión en los datos; $\hat{c}=1$ (Cooch & White, 2015).

El análisis de bondad de ajuste realiza un bootstrap paramétrico con los datos de las historias de captura. Los datos simulados por el bootstrap son generados con base en las historias de captura observadas. Por cada individuo liberado, se construye una historia de captura aleatoria, es decir se genera un conjunto de historias de captura aleatorias del mismo tamaño que el conjunto original. Debido a que sólo se quiere evaluar si las historias de captura tienen o no sobre dispersión y a que no es posible asociar las covariables con cada historia de captura de forma aleatoria, el análisis se

realiza exclusivamente con la sección que corresponde a la historia de encuentros y no con las secciones que corresponden a los grupos (morfotipos) ni la LHC. Una vez que todas las historias de captura han sido construidas, se calcula la devianza, que es la cantidad de varianza explicada por el modelo y los grados de libertad. Estos valores son guardados y el proceso entero se repite para el número de simulaciones requeridas, en este caso 10000. Para realizar el ajuste, la devianza estimada de los datos originales (134.26) se dividió entre la devianza promedio obtenida por las simulaciones (10.34), con lo que obtuvimos un nuevo valor de \hat{c} para nuestros datos. El promedio calculado indica el valor de devianza esperado para el modelo con un ajuste perfecto de los datos (Cooch & White, 2015).

Para examinar la variación en la supervivencia y en las capturas de cada morfotipo, se definieron modelos donde ϕ y p podían ser constantes (en el modelo se indica con un punto “.”), variar entre cada morfotipo (indicado con la letra “g”), variar entre cada ocasión de muestreo (indicado con la letra “t”) o variar entre los muestreos realizados en época de lluvias y los muestreos realizados en época de secas (indicado con el acrónimo “temp”). En total se probaron 14 modelos usando nuestros datos de marcaje recaptura con rutinas de máxima verosimilitud en MARK. El modelo con mayor ajuste fue seleccionado usando el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), que es una medida de verosimilitud y parsimonia por lo que selecciona aquellos modelos que con una menor cantidad de parámetros explican la mayor proporción de varianza observada en los datos (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002). Particularmente, para nuestro conjunto de datos se usó una versión corregida del AIC (AICc), que es más apropiada para muestras pequeñas (Burnham & Anderson, 2002). El valor más pequeño del AICc indica el modelo que mejor se ajusta a los datos con el menor número posible de parámetros. Una diferencia entre el valor de AICc de los modelos ($\Delta AICc$) mayor a 2 indica una diferencia real en su ajuste a los datos de marcaje recaptura (Burnham & Anderson, 2002). Sin embargo, para tener en cuenta la incertidumbre asociada con nuestro conjunto de datos, se calculó el peso específico de cada modelo (AICc W), que mide el soporte relativo o el peso de evidencia para cada modelo en los datos. Basándonos en el valor de AICc y AICc W fue posible calcular las tasas de supervivencia de cada morfotipo. Es decir, el estimado de supervivencia de cada modelo es multiplicada por el peso del mismo y la sumatoria de dichas multiplicaciones es una medida de supervivencia que incluye la incertidumbre durante la selección de modelos (Cooch & White, 2015).

Además de la estimación de las supervivencias, el análisis en MARK permite la obtención de las funciones que describen el comportamiento de la supervivencia en función de la talla. Estas funciones, se construyen como una función lineal en la que la covariable talla, es la variable independiente y la supervivencia y su relación con la detección, la variable dependiente. Dicha función se puede reconstruir mediante la obtención de beta cero (β_0) que corresponde al intercepto (punto donde la curva cruza con el eje “x”) y beta uno (β_1) que corresponde al estimado de la supervivencia (que a su vez está optimizado con la probabilidad de captura) y que se multiplica por la covariable LHC. Dichas betas, están en escala logit, que es la transformación que emplean las distribuciones binomiales para que los resultados de salida se distribuyan entre 0 y 1, que es lo que se requiere en un estimado de supervivencia (Cooch & White, 2015).

Para conocer la fecundidad, se emplearon los datos publicados por Pérez-Mendoza, *et al.* (2013) para esta población. Para comprobar si existe una correlación entre la LHC de la hembra y el número de neonatos producidos, se hicieron regresiones lineales simples, exponenciales y logarítmicas en el programa R. Se usó la LHC de la hembra como variable independiente y el tamaño de camada como variable dependiente, para saber cuál de estas ajustaba mejor a nuestros datos nos basamos en el criterio de información de Akaike, al igual que en MARK, el valor más bajo indica un mejor ajuste de los datos.

Sin embargo, el estimado de fecundidad mencionado anteriormente, incluye a todos los neonatos producidos, por lo que no es útil para calcular la adecuación promedio de cada uno de los morfotipos. Por lo tanto, primero se dividió el estimado de fecundidad de 4.34 crías por hembra entre dos (dándonos una fecundidad promedio de 2.17 machos por camada), considerando que la proporción sexual observada por camada no difiere de 1:1 (Pérez-Mendoza, *et al.*, 2013). Posteriormente, se estimó la proporción de machos de cada morfotipo de la primera categoría adulta (en los que el patrón de coloración gular es perceptible) observado durante los años de estudio (2009, 2010, 2011 y 2015) y después se calculó la media geométrica de todos los años por morfotipo para poder representar el periodo de tiempo del que contamos con datos, es importante mencionar que las proporciones de cada morfotipo durante los años de estudio no cambian drásticamente entre un año y otro, como se ha reportado que ocurre con otras lagartijas (Sinervo & Lively, 1996). Finalmente se obtuvo la fecundidad ponderada para cada morfotipo al multiplicar la proporción de machos por morfotipo por la proporción de machos por camada. Por ejemplo, la fecundidad de los amarillos, cuya proporción fue .06 en el 2009, .12 en el 2010, .04 en el 2011 y

.06 en el 2015 tienen una media de .064, este valor se multiplicó por el porcentaje de machos por camada (2.17) para obtener la fecundidad (.139) que implica que la probabilidad de que una hembra promedio produzca un macho de garganta amarilla es de 14%, aun considerando que produzcan 2.17 machos en promedio.

Para estimar la tasa de crecimiento corporal se calcularon las tasas de crecimiento de todos los individuos que fueron recapturados. Nuevamente se emplearon tanto los datos obtenidos durante el trabajo de campo de esta tesis, como los datos generados anteriormente por Pérez-Mendoza, *et al.* (2013), con el fin de incrementar el tamaño de muestra. En este caso, no fue posible estimar las tasas de crecimiento por cada morfotipo, porque si bien es posible que existan diferencias entre la tasa de crecimiento de cada uno de estos, el tamaño de muestra no permite la estimación adecuada de este atributo, ya que, para ajustar la curva de crecimiento, se requiere tener individuos de cada morfotipo en todos los estadios de desarrollo para una correcta interpolación y tamaños de muestra superiores a 10. Se pusieron a prueba regresiones lineales simples, exponenciales y logarítmicas para modelar el crecimiento, de nuevo se usó el AICc como criterio de selección.

Finalmente, empleando todos los análisis anteriormente descritos, se eligieron aquellos modelos que ajustaran mejor a los datos y estos modelos se integraron a un kernel para calcular la tasa finita de crecimiento, el valor reproductivo y la estructura estable por tallas mediante matrices de proyección integral (MPI) (Merow, *et al.*, 2014). Las MPI son un método desarrollado recientemente para evitar los problemas asociados con el establecimiento de categorías discretas para el estudio de las poblaciones, ya que normalmente dichas categorías son artificiales y las tasas vitales responden como variables continuas, más que como variables discretas entre categorías. Estos modelos se construyen a partir de la integración de funciones en un kernel de la siguiente forma:

$$k = (s * g) + f$$

donde s representa a la función que describe la supervivencia en función de una variable continua (en este caso la talla medida como LHC), g representa a la función de crecimiento nuevamente en función de una variable continua medida como la LHC y f representa a la función que describe la fecundidad en función de la LHC (ya que, a pesar de no observar una relación entre estos atributos, la conformación del kernel requiere que todos los elementos estén asociados con la misma variable). Toda vez que los elementos han sido incluidos en el kernel, se establecen los parámetros

para iterar la matriz. Primero se determina el número de secciones en las que se dividirá a la población (ya que este modelo no requiere categorías arbitrarias, pero sí segmentar a la población en unidades pequeñas para el cálculo del área bajo la curva del complejo de funciones que integran el kernel), para este procedimiento se seleccionaron 100 particiones que es el número predeterminado por el paquete usado para la implementación de las MPI (IPMpack, an R package for integral projection models, Metcalf, *et al.*, 2013), el punto de la sección en el que se calculará el área bajo la curva (“mesh point”), considerando que estamos evaluando el área de un rectángulo (uno de los 100 que estamos preestableciendo). Una vez realizado esto, se procede a estimar la tasa finita de crecimiento y sus eigenvectores asociados. Es importante mencionar, que para la construcción de las funciones de crecimiento y fecundidad, el procedimiento se realizó directamente en R y se incorporó al IPM pack, sin embargo, este programa está diseñado para hacer análisis con plantas u organismos con detección perfecta, por lo que la función de supervivencia debió ser ajustada con los datos crudos y posteriormente se modificaron los valores de las beta, que son las variables que describen la función de la supervivencia incorporando la probabilidad de detección, para hacerlos coincidir con aquellas betas de supervivencia estimadas por el mejor modelo obtenido en MARK. Ya que de este modo, aunque no se incluyen los valores de la probabilidad de encuentro p , las betas de ϕ ya consideran este parámetro. Finalmente, se corrió un análisis para cada morfotipo para poder estimar su adecuación para el periodo de estudio (Metcalf, *et al.*, 2013).

Resultados

Trabajo de campo. En total se capturaron 136 individuos de los cuales se obtuvieron 36 recapturas. La talla mínima registrada fue de 29.98 mm de LHC y la mayor fue de 61.83 mm. El morfotipo más frecuente fue el AZ (70 individuos) y el menos representado fue el AM. La frecuencia se puede observar en la tabla 1.

Tabla 1. Frecuencia relativa, LHC promedio con valores mínimo y máximo y masa promedio con valores mínimo y máximo por morfotipo.

Morfotipo	Frecuencia relativa (# de individuos)	LHC promedio en mm ($\mu \pm \text{min}/\text{max}$)	Masa promedio en g ($\mu \pm \text{min}/\text{max}$)
AZ	70	50.36 (38.19-61.83)	4.26 (2.08-5.9)
AN	14	43.35 (31.21-53.62)	3.44 (0.96-5.57)
AM	8	42.91 (33.3-52.99)	3.34 (0.68-4.96)
AMAZ	12	48.79 (45.46-52.71)	3.69 (3.02-5.3)
ANAZ	32	49.09 (29.98-58.77)	4.23 (0.89-6.17)

El morfotipo con mayor tamaño fue el AZ con una LHC promedio de 50.36 mm, en tanto que el AM fue el que tuvo una talla más pequeña con una LHC promedio de 42.91 mm. Es interesante que los 3 morfotipos con coloración azul en la garganta son los más grandes mientras que los morfotipos AN y AM son los más pequeños. El tamaño promedio se puede observar en la tabla 1.

El morfotipo con menor cantidad de masa fue el AM con un promedio de 3.34 g. El patrón en la cantidad de masa corporal fue similar al de LHC, ya que los morfotipos con mayor masa fueron los que tienen coloración azul, siendo el mayor el AZ con un promedio de 50.36 mm. La masa promedio por morfotipo se puede observar en la tabla 1.

Estimación de la supervivencia. De entre los modelos que fueron puestos a prueba en el programa MARK, fue posible identificar los mejores para el cálculo de la probabilidad de supervivencia a través del AICc y AICc W. Los mejores 5 modelos con AICc más bajos y con mayor AICc W se presentan en la tabla 2. El modelo con AICc más bajo es el que tiene mejor ajuste a nuestros datos, por lo que la función que crea es la que mejor explica nuestros datos. El valor de Δ AICc mayor a 2 nos indica una diferencia real entre el ajuste que tiene cada modelo a nuestros datos, por lo que los modelos de supervivencia (ϕ) por grupos y probabilidad de recaptura (p) por temporadas y el modelo con ϕ grupal y p constante que toma en cuenta la covariable (COV), que es la LHC, tienen un ajuste similar, por lo que no es posible discernir cuál es el que explica de mejor forma los datos.

Tabla 2. Modelos implementados para estimar la supervivencia en *Sceloporus grammicus*. Se presentan los mejores 5 modelos. ϕ = probabilidad de supervivencia, p = probabilidad de recaptura, g indica que la probabilidad a la que afecta se estimó por grupo (es decir por cada morfotipo), t indica que la probabilidad varía a través del tiempo, $Temp$ indica que la probabilidad varió entre temporadas (lluvias y secas) y $(.)$ indica que la probabilidad estimada fue constante. Los acrónimos AZ vs AMAN indican que se empleó la presencia de cualquiera de los colores mencionados (AZ o AM y AN) en la garganta como variable categórica. Los modelos con las siglas COV indican que el estimado se calculó como una función lineal de la LHC. El AICc es una corrección del criterio de información e Akaike usado para muestras pequeñas, nótese que los modelos están organizados de menor a mayor valor de AICc, lo que corresponde con un orden de modelos de mejor a peor ajuste. Δ AICc indica la diferencia que hay entre cada modelo, una diferencia >2 se considera como una diferencia real en el ajuste de los modelos. AICc W es el peso que se asigna a cada modelo en función de su verosimilitud y en caso de que se calculen supervivencias ponderadas, es la proporción que se le da a cada modelo en el cálculo. Los asteriscos indican los 2 modelos que tuvieron un ajuste similar

Modelo	AICc	Δ AICc	AICc W
$\phi(g) p(t)$ *	464.19	0	0.51
$\phi(g) p(.)COV$ *	465.41	1.22	0.27
$\phi(g) p(Temp)COV$	467.53	3.33	0.09
$\phi(g) p(.)$	468.45	4.25	0.06
$\phi(Az vs Am An) p(.)COV$	470.17	5.97	0.02

Debido a que se obtuvieron dos modelos con un ajuste similar y para tomar en consideración la incertidumbre asociada con la estimación de los parámetros, se calculó la supervivencia anual, ponderando el estimado de cada modelo, multiplicado por el peso específico de dicho modelo. Los valores de supervivencia para AM y AMAZ son considerablemente altos, mientras que los demás morfotipos tienen valores de supervivencia bajos. La supervivencia estimada por MARK se presenta en la tabla 3.

Tabla 3. Supervivencia anual por morfotipo. Estimado de supervivencia (Phi) y error estándar de cada estimado. En el caso del morfotipo AM* el estimado de la supervivencia es muy pobre por el reducido tamaño de muestra.

Morfotipo	Phi (supervivencia)	Error estándar
AZ	0.16	0.09
ANAZ	0.11	0.10
AN	0.15	0.18
AM*	1.00	0.12
AMAZ	0.86	0.43

Estimado de fecundidad. De entre las regresiones que pusimos a prueba, la que tuvo un mejor ajuste a los datos fue la regresión lineal simple evidenciando que no existe una correlación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la camada. El morfotipo con mayor fecundidad es el AZ con un estimado de 1.08, seguido del ANAZ (0.42), mientras que los morfotipos con menor fecundidad son AM y AMAZ ambos con estimados de 0.13. La fecundidad estimada para cada morfotipo se muestra en la figura 6.

Tabla 4. Fecundidad estimada por morfotipo. El estimado indica el número de hijos por camada que se esperaría por morfotipo.

Morfotipo	Estimado de fecundidad
AM	0.13
AMAZ	0.13
AN	0.33
ANAZ	0.42
AZ	1.08

Estimado de crecimiento. La regresión lineal simple también tuvo un mejor ajuste para el estimado de crecimiento. Por el reducido tamaño de muestra de algunos morfotipos fue posible calcular sólo un valor para todos los morfotipos Figura 4.

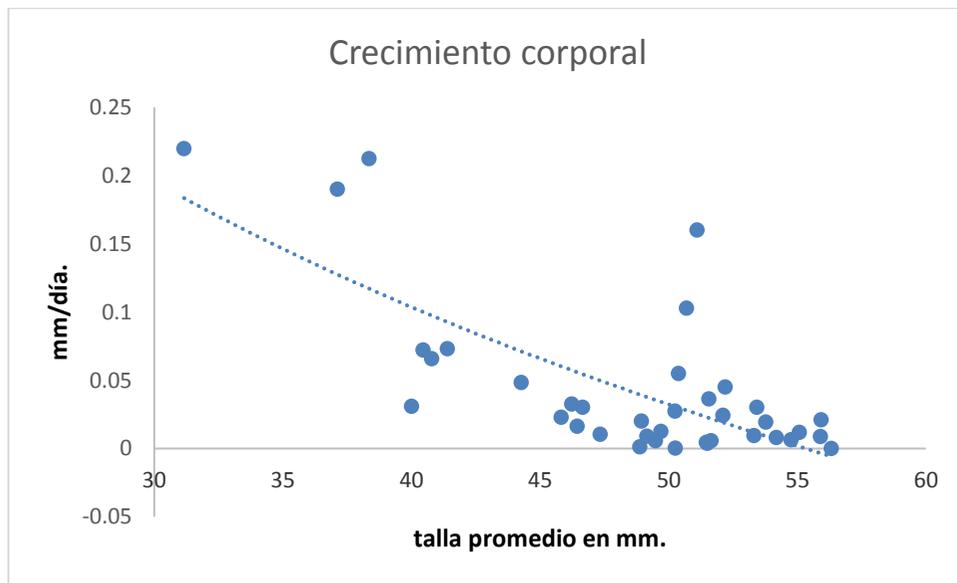


Figura 4. Tasa de crecimiento corporal. Como se puede observar en la gráfica, mientras más crecen los individuos el crecimiento se vuelve más lento. $R^2 = 0.5167$.

Adecuación promedio. Las funciones de fecundidad, crecimiento y supervivencia se integraron en un kernel en el programa R usando la extensión IMP Pack para poder calcular la tasa intrínseca de crecimiento poblacional como medida de adecuación promedio. Se construyó un kernel para cada uno de los morfotipos. Aunque el crecimiento se consideró igual para todos, la supervivencia y la fecundidad se estimaron de manera diferente. El morfotipo que tuvo una mayor tasa intrínseca de crecimiento fue el AZ, mientras que AM y AMAZ tuvieron los valores más bajos. Es importante hacer notar que los valores de adecuación son muy bajos porque sólo tomamos en cuenta a los machos, así que dividimos la N poblacional entre dos y después los valores se dividieron en cinco diferentes clases por morfotipo. El morfotipo AZ tuvo el valor de adecuación más alto, mientras que los morfotipos con coloraciones amarillas tuvieron los valores más bajos, dejando al AN en la posición intermedia. Los valores obtenidos para cada morfotipo se muestran en la tabla 5.

Tabla 5. Adecuación promedio por morfotipo. Este valor es un estimado de la eficiencia que tiene cada morfotipo en la población.

Morfotipo.	Adecuación promedio.
AMAZ	0.00076
AM	0.00001
AN	0.00122
ANAZ	0.00261
AZ	0.05737

Discusión

Número de individuos, LHC y masa corporal. El morfotipo AZ fue claramente el mayor representado en nuestra población, también fue el más grande y el que tiene más masa corporal, en tanto que el AM fue el menos abundante, de menor tamaño y con menos masa corporal. La diferencia en talla corporal y peso son importantes debido a que dan ventaja a los machos en la competencia intrasexual (Cox, 2003), por lo que es probable que el tamaño más grande de los machos AZ y ANAZ les confiera una ventaja en formación y defensa de territorios y por tanto en el número de apareamientos, sin embargo puede representar un compromiso (trade-off) pues un mayor tamaño aumenta la visibilidad ante los depredadores y podría ser motivo para que los depredadores los prefirieran sobre los individuos más pequeños pues representan un mayor aporte de energía. Por otro lado, los machos AM y AMAZ podrían utilizar su tamaño y masa corporal para hacerse pasar por hembras y así evitar agresiones de machos más grandes (Carpenter, 1995). Aunque nosotros sólo tomamos en cuenta estas medidas, en otros estudios se han encontrado más diferencias entre morfotipos, por ejemplo, en *Podarcis muralis* los morfotipos también variaron en histamina, tasa de infección por parásitos y en respuesta inmune (Calsbeek, *et al.*, 2010) así que probablemente estas diferencias también ocurran en *S. grammicus*, sin embargo no tomamos en cuenta estos rasgos. La preferencia de las hembras por machos más grandes se ha observado en distintas especies de lagartijas y sus implicaciones son bastantes, incluso podría llevar a la evolución por pérdida de un morfotipo (Corl, *et al.*, 2010)

Bastiaans, *et al.* (2013) trabajó con dos poblaciones de *S. grammicus* al norte de México, en una de sus poblaciones de estudio no existe el morfotipo AZ, en su lugar existe un morfotipo con mancha gular blanca. En la población donde ocurre el morfotipo AZ, obtuvo un número de capturas similar al que obtuvimos nosotros: 77 AZ, 27 ANAZ, 22 AMAZ, 4 AM, y 2 AN. El parecido en el número de capturas podría indicar que existe una causalidad de estos en ambas poblaciones y que probablemente exista un patrón en estos cambios. Las diferencias en las frecuencias de morfotipos también han sido reportadas para *U. ornatus*, en esta se encontró una ausencia de morfotipos en algunas poblaciones, sin embargo la ausencia de cambios en sus resultados sugieren que las frecuencias se mantienen constantes durante los años (Hews, *et al.*, 1997), a diferencia de lo reportado para *Uta stansburiana* (Sinervo & Lively, 1996)

Supervivencia. Según nuestro análisis, los morfotipos AM y AMAZ tuvieron los mayores valores de supervivencia, estando el AZ en tercer lugar, sin embargo, este estimado es cuestionable debido

al tamaño de muestra de los morfotipos AM y AMAZ. Aun así, estos tuvieron varias recapturas, si tomamos en cuenta que los colectores, el método de colecta, el tiempo de muestreo y el área cubierta en cada muestreo siempre fueron iguales (los colectores sólo cambiaron en una ocasión de colecta), esto podría indicar una buena capacidad para sobrevivir al menos durante nuestro estudio, ya que estas lagartijas viven entre 1 y 4 años según la población y se han reportado recapturas hasta de 5 años (Lemos-Espinal, et al., 1998). El morfotipo AM es el menor de todos, lo que podría permitirle escapar a las confrontaciones con otros machos gracias a su parecido con las hembras y de este modo sobrevivir a la competencia intrasexual (Argaez-Márquez, 2015). En el caso de los machos de garganta AZ, al ser los machos más grandes, probablemente adopten un comportamiento territorial y agresivo como en el caso de *U. ornatus* (Hews, et al., 1997) lo que les daría la capacidad de defender un territorio con más microhábitats y alimento disponibles ya que algunos magueyes eran considerablemente más grandes que otros, tenían más hojas y formaban más oquedades donde también se almacenaba agua, (Rand, 1990; Zamudio & Sinervo, 2003). Por otro lado, tener un mayor tamaño también podría tener efectos negativos, pues las diferencias mencionadas en *P. muralis* demuestran un efectos negativo asociados al tamaño, ya que un mayor número de parásitos, infecciones y una respuesta inmune no tan buena se encontraron en el morfotipo anaranjado, que en estas lagartijas es el más grande lo que podría indicar que existe un compromiso entre la condición corporal y el sistema inmune (Calsbeek, et al., 2010).

Crecimiento. El limitado tamaño de muestra de algunos morfotipos hizo imposible estimar la tasa de crecimiento de manera independiente, sin embargo es muy probable que esta difiera entre los morfotipos. Los machos de garganta AZ son mayores a los demás, por lo que se podría esperar que estos crecieran un poco más rápido que los de garganta AM por ejemplo, ya que son los menores, por otro lado los machos de garganta AM podrían alcanzar la talla a la madurez más rápido y reproducirse antes por tener una talla más pequeña. El tamaño corporal evoluciona por el combate entre machos, lo que podría llevar a los machos más agresivos a tener un tamaño más grande (Corl, et al., 2010). Sin embargo la preferencia de las hembras también podría jugar un papel importante en la elección de un mayor tamaño, en *U. stansburiana* se encontró que, al reducir el número de microhábitats en el territorio de un macho con buena condición corporal, las hembras se mueven hacia los territorios “mejorados” de los machos de menor tamaño (Calsbeek & Sinervo, 2002).

Fecundidad. Los machos con garganta AZ tuvieron mayor fecundidad que todos los demás morfotipos. Posiblemente esto también se relaciona con su tamaño, ya que tener una mejor condición corporal da ventaja a los machos con garganta AZ, pues no solamente pueden atraer más hembras al defender un mayor territorio, sino que también pueden forzar más cópulas (Argaez-Márquez, 2011). En *U. stansburiana* los machos más grandes con territorios “disminuidos” tuvieron mayor éxito reproductivo que los machos pequeños con territorios mejorados, incluso cuando estos controlaban el acceso a las hembras, pues los machos más grandes ofrecen un beneficio genético indirecto a la hembra al brindar buenos genes a su descendencia, mientras que los machos con un menor tamaño ofrecen beneficios directos al mantenerlas en su territorio (Calsbeek & Sinervo, 2002).

¿Cómo es que los machos de garganta AM pueden seguir existiendo en la población estando en una clara desventaja en cuanto a su éxito reproductivo? La respuesta más cercana podría ser las hembras.

En *U. stansburiana* existen dos morfotipos en las hembras en los que la preferencia por un morfotipo en los machos parece estar influenciada por la condición corporal; en su primer cópula las hembras de morfotipo anaranjado tienen preferencia por machos con garganta anaranjada pero para la segunda cópula la mayoría de hembras prefiere a los machos amarillos, mientras que las hembras de color amarillo siempre eligen machos amarillos. Este cambio de elección de las hembras de morfotipo anaranjado podría deberse al costo de aparearse con machos de morfotipo anaranjado, pues estos son más agresivos, además la pérdida de peso es mayor en la primera cópula en las hembras anaranjadas que en las hembras amarillas (Bleay & Sinervo, 2007). Por otro lado también se descubrió que la elección de las hembras tiene un fuerte componente social en la población trimórfica de *U. stansburiana*, pues la elección de la hembra dependió en gran medida del juego “piedra, papel o tijeras” de los machos y de los ciclos entre los morfotipos de hembras en esta especie (Alonzo & Sinervo, 2001).

Para nuestra población de estudio se llevaron a cabo experimentos de apareamiento en laboratorio para conocer las preferencias de las hembras, los resultados de estos experimentos sugieren que las hembras tienen preferencia por los machos con garganta amarilla (Pérez-García, Comunicación personal), esta preferencia podría explicar la existencia de estos individuos en la población, pues una alternativa en la estrategia reproductiva también sería adaptativa para las hembras; por ejemplo en *Uta stansburiana* las hembras con garganta anaranjada son estrategias *r*, es decir, producen nidos

con muchos huevos de tamaño pequeño que eclosionan más rápido, mientras que las hembras con morfotipo de garganta amarilla son estrategias k , es decir, producen nidadas con pocos huevos de tamaño grande que se desarrollan lento. En los años “boom” las hembras de garganta anaranjada tienen ventaja sobre las de garganta amarilla, pues la densidad poblacional es baja, así que hay más alimento y mayor disponibilidad de microhábitats, pero al llegar los años “crash” en los que la densidad poblacional es alta y la competencia se intensifica, las hembras anaranjadas tienen ventaja al producir mejores competidores (Alonzo & Sinervo, 2001). Este ciclo en los morfotipos de las hembras en *U. stansburiana* es otro ejemplo de por qué las hembras podrían escoger a los machos amarillos en la población, sin embargo, debemos considerar que en *U. stansburiana* este ciclo entre las estrategias r y K de las hembras también depende de la selección dependiente de la frecuencia negativa que ocurre en los machos, en la que el morfotipo menos abundante es el que tiene una ventaja sobre los demás (Sinervo, 1996). Aparentemente no existe este ciclo entre los machos de nuestra población de estudio y aunque no tomamos datos de las hembras en nuestro estudio, si fue posible observar que las hembras exhiben 2 distintos morfotipos de color en la garganta (amarillo y crema) así que posiblemente existen diferencias en rasgos de historia de vida entre los morfotipos de las hembras. Si es así, escoger a los machos amarillos daría a las hembras una estrategia reproductiva alternativa que incrementaría la adecuación de su descendencia en ciertos años.

Adecuación. Los valores de lambda en otros estudios generalmente se acercan al 1, estando por encima las poblaciones que están en crecimiento y debajo las poblaciones que están decreciendo, en este caso no se está tomando en cuenta a las hembras, además se dividió a los machos en cinco clases de acuerdo a su morfotipo, por lo que los valores son muy bajos. De cualquier forma, nuestro objetivo fue comparar este estimado entre morfotipos. Nosotros encontramos que el morfotipo de garganta AZ tiene una considerable ventaja sobre los demás morfotipos, mientras que los morfotipos con gargantas AM y AMAZ están muy por debajo de los demás aun teniendo estimados de supervivencia más altos.

Sinervo & Lively (1996) encontraron que el equilibrio en una población de *U. stansburiana* se debía a un ciclo entre las abundancias de cada morfotipo, debido principalmente a las estrategias alternativas en cada morfotipo. El control genético de los morfotipos en esta lagartija es el locus “OBY” (Sinervo, *et al.*, 2001; Sinervo, *et al.*, 2006). Este locus fue analizado en poblaciones trimórficas, dimórficas y monomórficas de *U. stansburiana*, además de demostrar que *U.*

stansburiana tiene un ancestro en común con *U. ornatus* de hace entre 14 y 27 millones de años (Corl, *et al.*, 2010). *S. grammicus* pertenece a la familia Phrynosomatidae, por lo que está emparentado con estas dos lagartijas, además de esto sus morfotipos comparten los mismos colores, por lo que esta variación podría deberse también a un juego de tres alelos en un locus como en *U. stansburiana* (Bastiaans, *et al.*, 2013).

Si el locus OBY está compartido en estas 3 especies de lagartijas, el ancestro en común entre *Urosaurus* y *Uta* indicaría que este locus existe desde hace millones de años, sin embargo, no se ha mantenido constante durante el tiempo, dando lugar a un proceso de “especiación mórfica” (Corl, *et al.*, 2010). En *Sceloporus grammicus* se ha observado que las frecuencias entre los morfotipos varían entre poblaciones, y aunque no conocemos ninguna población donde el morfotipo AM esté ausente, en nuestra población parece estar siendo eliminado, estos cambios poblacionales se han atribuido a que las poblaciones están pasando por una etapa intermedia hacia un aislamiento reproductivo. Bastiaans, *et al.* (2014) también encontraron distintos morfotipos en sus poblaciones de estudio, donde existía el morfotipo de garganta azul no existía el de garganta blanca y viceversa, además de esto demostraron que las hembras en *S. grammicus* son capaces de distinguir entre los machos alopátricos y simpátricos y que incluso rechazan más a los machos alopátricos con colores que no existen en su población.

El complejo *grammicus* incluye seis razas cromosómicas que tienen desde 32 hasta 46 cromosomas (Arévalo, *et al.*, 1994), estas razas cromosómicas forman algunas zonas híbridas, en las que se han encontrado híbridos con menor adecuación que los individuos de las poblaciones parentales (Bastiaans, *et al.*, 2014). Las especies con estrategias alternativas pueden ser menos vulnerables a la extinción y mejores para adaptarse a distintos ambientes que las especies monomórficas ya que mantienen una mayor variación genética que les permite responder mejor a los cambios ambientales, explotar distintos nichos y tener distintas estrategias de historia de vida (Bastiaans, *et al.*, 2013).

Muchas de las diferencias genéticas entre poblaciones, principalmente las que afectan rasgos ecológicos y fisiológicos son mecanismos potenciales de aislamiento (Schluter, 2001), este aislamiento se podría dar por una rápida evolución derivada de la pérdida de un morfotipo por la preferencia de las hembras por machos más grandes o con mejores territorios (Corl, *et al.*, 2010). Una amplia convergencia evolutiva ocurrió en las poblaciones de *U. stansburiana*, ya que en las poblaciones dimórficas y monomórficas el morfotipo AM siempre desapareció, estas pérdidas se

han dado en poblaciones aisladas, en las que el alelo Y no es un alelo raro, lo que podría ser explicado por selección y no por deriva génica. Aunque en algún momento las poblaciones trimórficas hayan sido estables, la pérdida del morfotipo de garganta AM en *U. stansburiana* indica que la estrategia que tienen estos machos tiende a ser desplazada (Corl, *et al.*, 2010).

A pesar de la evidencia en contra de los morfotipos con gargantas AM, el locus OBY también podría explicar por qué a pesar de todo lo anteriormente mencionado este morfotipo aún existe; Los estudios de Sinervo & Zamudio (2001) sugieren que los machos de garganta anaranjada en *U. stansburiana* pueden tener un genotipo OO, los de garganta amarilla un genotipo YY y los machos de garganta azul un genotipo BB, si un mecanismo genético similar controla el morfotipo de los machos en *S. grammicus* entonces los individuos que tienen una combinación de color podrían ser heterocigotos para el locus OBY, sólo que en este caso se estaría presentando un fenómeno de codominancia ya que se están expresando ambos genotipos (por ejemplo el fenotipo AMAZ tendría un genotipo OY) (Curtis & Schnek, 2008). Aunque la expresión de los colores en las gargantas de los individuos fue distinguible, nosotros observamos algunos individuos con gargantas AMAZ donde el color azul cubría más superficie de la gula que el amarillo, estos machos son casi tan grandes como los de garganta AZ por lo que podrían tener una conducta más parecida a los de garganta AZ, si estos machos se aparean con una hembra con genotipo YB para el locus OBY habría probabilidad de que su descendencia fuera homóciga YY para el locus OBY, por lo que el morfotipo amarillo no desaparecería pues este locus se estaría “enmascarando por el morfotipo AMAZ”.

Existen muchos autores que sugieren que *S. grammicus* está en un proceso de especiación incipiente (Porter & Sites, 1986; Siles & Davis, 1989; Reed, *et al.*, 1995; Marshall, *et al.*, 2006; Bastiaans, *et al.*, 2013) y también existen muchas pruebas que soportan esta hipótesis; la existencia de diferencias en las frecuencias morfotípicas entre poblaciones, las razas cromosómicas, la preferencia de las hembras y la clara ventaja que tienen algunos morfotipos sobre otros. Aunque sólo trabajamos con una población, la tendencia que observamos en esta es clara; durante los últimos cinco años la frecuencia del morfotipo amarillos no ha variado, sigue siendo el menos frecuente y mientras que los azules mantienen una clara dominancia. Probablemente la estrategia de los machos amarillos no es suficientemente eficiente para poder mantenerse en la población, y al igual que en las poblaciones de *U. stansburiana*, los machos amarillos tienen una selección en contra. Por otro lado, la poca adecuación de los híbridos y la diferencia que existe en los morfotipos

de las poblaciones norteñas con las que trabajaron Bastiaans et al. (2013), indican que posiblemente esté surgiendo aislamiento entre estas, ya que el fallo de los híbridos es una fase de la especiación simpátrica (Schulter, 2001).

Aún queda bastante por explorar en los sistemas polimórficos, una mejor aproximación podría ser analizar las poblaciones de cada una de las razas cromosómicas para saber cómo se están comportando y si siguen la tendencia que existe en contra del morfotipo amarillo. Es importante considerar también que para obtener mejores estimados de la adecuación por morfotipo, es necesario construir curvas de crecimiento específicas para cada morfotipo, ya que es muy probable que tengan tasas de crecimiento diferenciales. Finalmente, la inclusión de análisis moleculares para confirmar si en esta especie existe el gen OBY y si determina el color de la garganta podría ayudar a conocer la fecundidad específica de cada uno de los morfotipos mediante el uso de pruebas de paternidad, así como analizar si existen cópulas múltiples durante la temporada reproductiva y los neonatos observados puedan ser resultado de la competencia espermática entre varios machos y no el resultado de una cópula única.

Conclusiones

El morfotipo AZ es el que tiene mayor adecuación dentro de los morfotipos analizados. Esto indica que a pesar de no ser el morfotipo con mayor supervivencia, es el que tiene mayor fecundidad y este atributo hace que la tasa finita de crecimiento sea mayor que la de los demás morfotipos. Esta observación es consistente con la proporción de individuos con este morfotipo en la población.

A pesar de ser el morfotipo con mayor supervivencia, los individuos con morfotipo AM son los que tienen una menor adecuación. Esta observación es consistente con las proporciones observadas en campo.

Si la tendencia observada en este estudio permanece constante a través del tiempo, el morfotipo AM podría desaparecer de la población, ya que a pesar de que la selección sexual lo favorece, su adecuación se encuentra muy por debajo de la de los demás morfotipos.

Literatura citada

Akaike, H. 1973. *Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models*. Biometrika. 60(2):255-265.

Allender, J. C; Seehausen, O; Knight, M. E; Turner, F. G; Madean, N. 2003. *Divergent selection during speciation of lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration*. PNAS. 100(24):14074-14079.

Alonzo, H. S; Sinervo B. 2001. *Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana**. Behavioral Ecology and Sociobiology. 49:179-186.

Arévalo, E; Davis, S. K; Sites, J. W; 1994. *Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosomal races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central México*. Sistemática biología. 43(3):387-418.

Argaez-Márquez, V. E. 2011. *Preferencias femeninas por la coloración ventral de los machos en la lagartija del mesquite *Sceloporus grammicus microlepidotus**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM 48pp.

Argaez-Márquez, V. E. 2015. *Selección sexual en un gradiente de urbanización en la lagartija del mesquite (*Sceloporus grammicus microlepidotus*)*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM 105pp.

Bastiaans, E. G; Morinaga, J. G; Castañeda-Gaytan, G. J; Marshall, B. Sinervo. 2013. *Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard*. Behavioral Ecology. 10:1-14.

Bastiaans, E; Bastiaans, J. E; Morinaga, G; Castañeda-Gaytan, J.G; Marshall, C. J; Bane, B; Méndez-De la Cruz, F. R; Sinervo, B. 2014, *Female preference for sympatric vs allopatric male throat color morphs in the mezquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex*. Plos One. 9(4)e93197.

Bleay, C. & Sinervo, B. 2007. *Discrete genetic variation in the mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard implications for the formation and maintenance of coadapted gene complex*. Behavioral Ecology. 18(2):304-310.

- Brownie, C; Hines, J. E; Nichols, J. D; Pollock, K. H; Hestbeck, J. B. 1993. *Capture-recapture studies for multiple strata including no markovian transitions*. Biometrics. 49(4):1173-1187.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. *Information and likelihood theory: a basis for model selection and inference. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2^a ed Springer USA.
- Calsbeek, B; Hasselquist, D; Clobert, J. 2010. *Multivariate phenotypes and the potential for alternative optima in the Wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral color morphs*. Journal of Evolutionary Biology. 23:1138-1147.
- Calsbeek, R. & Sinervo, B. 2002. *Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild*. PNAS. 99(23):14897-14902.
- Carpenter, G. C. 1995. *The ontogeny of a variable social badge: Throat color development in tree lizards. (*Urosaurus ornatus*)*. Journal of Herpetology. 29:13-7
- Casas-Andreu, G; Valenzuela-López, G; Ramírez-Bautista, A. 1991. *Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles*. México. Inst. Biol. UNAM. 28-29pp.
- Caswell, H. 2001. *Matrix populations models*. 2^a ed. Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts. USA.
- Cooch, E. & White, G. 2015. *Program MARK- a gentle introduction*. 14th ed. Colorado State University. Fort Collins
- Corl, A; Davis, A. R; Kuchta, S. R; Sinervo, B. 2010. *Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation*. PNAS. 107(9):4254-4259
- Cox, M. R; Zilberman, V; Jhon-Alder, H. B. 2008. *Testosterone stimulates the expression of a social color signal in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi**. Journal of experimental zoology. 309A:505-514pp
- Curtis, H. & Schnek, A. 2008. *Curtis. Biología*. Ed. Médica Panamericana.
- Dijkstra P. D; Van, D. S; Groothuis, T. G. G; Pierotti, M. E. R. Seehausen, O. 2009. *Behavioral dominance between female color morphs of a Lake Victoria cichlid Fish*. Behavioural Ecology. 20:593-600.

- Forsman, A & Shine, R. 1995. *The adaptive significance of colour pattern polymorphism in the Australian scincid lizard, Lampruhulis delicata*. Biological Journal of the Linnean Society. 55:273–291.
- Gray, S. M. & McKinnon, J. S. 2006. *Linking color polymorphism maintenance and speciation*. Trends in Ecology and Evolution. 22(2):71-79
- Gross, M. R. 1982. *Sneaker, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes*. Zeitschrift für Tierpsychologie. 60:1-16
- Gross, M. R. 1996. *Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes*. Trends in Ecology and Evolution. 11:92–98.
- Healey, M; Uller, T; Olsson, M. 2007. *Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard*. Animal Behaviour. 74:337–341.
- Hews D. K; Thompson, C. W; Moore, I. T; Moore, M. C; 1997. *Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards: geographic variation and common-garden rearing studies*. Behavioral Ecology and Sociobiology. 41:371–380.
- Johnston, J. B. Omland, K. S. 2004. *Model selection in ecology and evolution*. Trends in Ecology and Evolution. 19:101-108
- Lebreton. J. D; Burnham, K. P; Clober, J; Anderson, D. R. 1992. *Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies*. Ecological monographs. 62(1):67-118
- Lefkovich, L. P. 1965. *The study of population growth in organisms grouped by stages*. Biometrics. 21:1-18.
- Lemos-Espinal, J. A; Ballinger, R. E; Smith G. R. 1998. *Comparative demography of the high-altitud lizard Sceloporus grammicus (Phrynosomatidae) on the Iztaccihuatl volcano, Puebla, México*. The Great Basin Naturalist. 58(4):375-379.
- Lemos-Espinal, J. A; Rojas-González, R. I; Zúñiga-Vega, J.J. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. México: CONABIO. Pp: 157.

- Marshall, J. C; Arévalo, E; Benavides, E; Sites, J. L; Sites, J. W. Jr. 2006. *Delimiting species: comparing methods for Mendelian characters using lizards of the **Sceloporus grammicus** (Sauria: Phrynosomatidae). complex*. Evolution. (60):1050-1065.
- Merow, C; Dahlgren, J. P; Metcalf, C. J. E; Childs, D. Z; Evans, M. E; Jongejans, E; Record, S; Rees, M; Salguero-Gómez, R; McMahon, S. M. 2014. *Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide*. Methods in Ecology and Evolution 5(2):99-110
- Metcalf, J. E; McMahon S. M; Salguero-Gómez R; Jongejans E; Merow, C. 2013. *IPMpack: an R package for Integral Projection Models*. Methods in Ecology and Evolution. 4:195-200.
- Metz, J. A; Nisbet, R.M; Geritz, S. A. 1992. *How should we define “fitness” for general ecological scenarios* Trends in ecology and evolution 7(6):198-202
- Oxford, G. S. & Gillespie, G. R. 2001. *Portraits of evolution: Studies of coloration in hawaiian spiders*. BioScience. 51(7):521-528.
- Pérez-Mendoza, H. A; Zúñiga-Vega J. J; Zurita-Gutiérrez Y. H; Fornoni J; Solano-Zavaleta I; Hernández-Rosas A. L; Molina-Moctezuma A. 2013. *Demographic importance of the life-cycle components in **Sceloporus grammicus***. Herpetologica. 69:411-435
- Porter, C. A. & Sites, J. W. 1986. *Evolution of **Sceloporus grammicus** complex (sauria: iguanidae) in central México: population cytogenetics*. Systematic biology. 35(3):334-358.
- Pryke S. R & Griffith S. C. 2006. *Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the color polymorphic Gouldian finch*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 273:949–957.
- Rand M. S. 1990. *Polymorphic sexual coloration in the lizard **Sceloporus undulatus erythrocheilus***. American midland naturalist. 124:352–359
- Reed, K. M; Greenbaum, I. F; Sites, J. W. 1995. *Cytogenetic analysis of chromosomal intermediates from a hybrid zone between two chromosome races of the **Sceloporus grammicus** complex (Sauria, Phrynosomatidae)*. Evolution. (49):37-47

- Rojas-González, R. I; Jones C. P; Zúñiga-Vega, J. J; Lemos-Espinal, J. A. 2008. *Demography of **Xenosaurus platyceps** (Squamata: Xenosauridae) a comparison between tropical and temperate populations*. *Amphibia-Reptilia* 29:245-256
- Schluter, D. 2001. *Ecology and the origin of the species*. *Trends in ecology & evolution*. 16(7):372-380
- Silvertown, J; Franco, M; Menges, E. 1996, *Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant population for conservation*. *Conservation biology*. 10(2):591-597
- Sinervo, B. & Lively, C. M. 1996. *The rock paper scissors game and the evolution of alternative male strategies*. *Nature*. 380:240–243.
- Sinervo, B; Svensson, E; Comendant, T. 2000. *Density cycles and offspring quantity and quality games driven by natural selection*. *Nature*. 406:985-988
- Sinervo, B; Bleay, C; Adamopoulou, C. 2001. *Social causes of correlation selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard*. *Evolution*. 55(10):2040-2052
- Sinervo, B. & Zamudio, K. R. 2001. *The evolution of alternative reproductive strategies: fitness differential, heritability and genetic correlations between the sexes*. *Journal of Heredity*, 92(2):198-205.
- Sinervo, B & Calsbeek, R. 2006. *The developmental, physiological, neural, and genetical causes and consequences of frequency-dependent selection in the wild*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37:581–610.
- Sinervo, B; Chaine, A; Clobert, J; Calsbeek, R; Hazard, L; Lancaste, L; McAdam, G. A; Alonzo, H; Corrigan, G; Hochberg, M. E. 2006. *Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism*. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 103:7372-7377
- Sites, J. W. & Davis, S. K. 1989. *Phylogenetic relationships and molecular variability within and among six chromosome races of **Sceloporus grammicus** (Sauria, Iguanidae), based on nuclear and mitochondrial markers*. *Evolution*. (43):296-317

Solbrig, O. T. 1980. *Demography and evolution in plant populations* Vol. 15. University of California Press.

Waichman, A. V. 1992. *An alpha numeric code for toe clipping amphibians and reptiles.* Herpetological review. 23(1):19-21

White, G. C. & Burnham, K. P. 1999. *Program MARK: survival estimation from population of marked animals.* Bird study 46(1):120-139

White, G. C; Burnham, K. P; Anderson, D. R. 2001. *Advanced features of program MARK. In Wild life, land and people. Priorities for the 21st. century. Proceedings of the second international wildlife management congress.* The Wildlife Society. Bethesda. Maryland USA 2001. 368-377

Zamudio, K. R. & Sinervo, B. 2003. *Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies.* Lizard Social behavior. 83-106.

Zúñiga-Vega, J. J. 2005, *demografía e historia de vida de la lagartija **Xenosaurus grandis** en cuautlapan, Veracruz,* Tesis de doctorado, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, pp: 218