



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**DESCRIPCIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOMÉTRICOS DE OCHO
POBLACIONES DEL COMPLEJO SCLOPORUS GRAMMICUS (SAURIA:
PHRYNOSOMATIDAE) DE CUATRO RAZAS CROMOSÓMICAS.**

TESIS

Que para obtener el título de:

BIÓLOGO

Presenta:

Luis Antonio Calderón Cortés

Director de tesis:

Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza



Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Antes que nada, esta tesis va para ustedes: Luis y Antonia, gracias por brindarme cada una de las cosas que necesité a lo largo de mi formación, por hacer de la escuela mi única preocupación, por esos desvelos para desayunar algo antes de salir y esos sacrificios por acercarme o llevarme cada mañana, por inculcarme el cuidado y el respeto a la naturaleza desde pequeño, por demostrarme que la familia va antes que todo lo demás, por enseñarme que las cosas se deben hacer de manera correcta y con mucho esfuerzo. Gracias también por permitirme estudiar lo que quisiera y donde quisiera, además de apoyarme siempre a pesar de los cambios y dificultades, les debo todo a ustedes dos y espero que este trabajo sea algo de lo que se sientan orgullosos.

Karen, gracias por estar ahí siempre, tú siempre fuiste y continúas siendo un ejemplo para mí, tus altas calificaciones y capacidad para esforzarte a pesar de todas las complicaciones en tu camino son cualidades que yo quisiera tener. Gracias por cuidarme cuando eras más grande que yo, de ahora en adelante nos toca cuidarnos el uno al otro.

Cecilia, te apareciste de manera inesperada en mi vida y en una situación un tanto chistosa, pero justo en un momento importante donde me sentía perdido en cuestiones escolares, sin ti, probablemente esta tesis no existiría. Gracias por todo el apoyo y los ánimos, tanto en las buenas como en las malas, por escucharme cada que te contaba un dato curioso sobre lagartijas y ecología, por siempre tener la intención de ayudarme y de emocionarte durante todo este proceso. Puede que también estudies biología como yo lo hice, pero en cada plática contigo siempre surge un punto de vista tan valioso, me ayudas a ver aquello que no tomo en cuenta, tu visión y tus acciones me complementan como persona, tu sencillez y tu alegría se plasmaron en mi corazón y nunca abandonarán el lugar que tienen ahora. Te amo Ceci.

Gracias a todos mis compañeros a lo largo de todos los semestres, todos únicos, pero compartiendo el amor a la biología, Ericka, Christopher, Uriel, Sergio, Juan, Tao, Viri Z., Eli, Jessica, David, Lalo, Michaus, Axel, Bexi, Chucho, Tamara, Bere, Lirio, Mauro, Elena, Yareli, Sofi, Dulce, Anabel, Pich y Cara. Gracias también a los de otros grupos y generaciones, Daniela, Andrea, Quique, Elisa, Alby, Lalo, Hada, Jazz, Rafa, Fernanda,

Shum, Ernesto, Jesús, Brenda, Hugo, Osman, Thalia, Alonso, Chucho, Jimmy, al resto del comité generacional y a mis amigos del 1553 y 1554.

Marcela, fue un gusto enorme acompañarte durante toda la carrera, tantos equipos y tareas, tantas pláticas de camino al suburbano y en los trayectos a campo, tantos corajes y desveladas, tantas aventuras, secretos, consejos y risas infinitas, no sabes qué gusto me da poder decir que fuiste y seguirás siendo mi mejor amiga.

Sheila, más de nueve años de amistad, también te agradezco por haber sido mi compañera y por todos esos momentos en los cuales las cosas salían bien o salían mal, pero siempre las resolvíamos, sé que a pesar de que por momentos desapareces, vuelves y todo es como antes, siempre estaré ahí para escucharte amiga, no dejes de luchar por tus sueños.

También le debo bastante a la Facultad y a todos los profesores que me dieron clases, con especial énfasis mi agradecimiento a: Emelia Campoy Otero, Ana García Bores, Mónica Chávez Maldonado, José Luis Gama Flores, Mónica Chico Avelino, Francisco López Martínez, Sergio Cházaro Olvera, Salvador Rodríguez Zaragoza, Peter Mueller Meier y Roberto Munguía Steyer, gracias por todas las enseñanzas y consejos ya que me ayudaron a apreciar cada parte de la biología y contribuyeron bastante en mi formación.

Además, agradecer a mis revisores por tomarse el tiempo para dar sus opiniones y ayudarme a finalizar la tesis, me hubiera gustado haber tomado sus clases y haberlos tenido como revisores desde LICyT. Gracias Dr. Collazo, Mtra. Beatriz, Mtra. Sandra y Prof. Edgar.

Finalmente, queda dedicar este trabajo al profesor del que siempre escuché hablar, pero conocí hasta la etapa final de la carrera, gracias Dr. Hibrain, me aceptaste y me otorgaste una oportunidad para demostrar mi capacidad de hacer investigación, en verdad eres un gran profesor e investigador y eso se comprueba con la cantidad de alumnos sobresalientes que tienes bajo tu guía. He aprendido mucho gracias a ti y espero tengamos la oportunidad de continuar generando conocimientos en este bello campo de la biología.

Índice

Agradecimientos	2
Índice.....	4
Resumen.....	5
Introducción:	6
Adaptación local y Diversidad.....	6
Plasticidad fenotípica.....	8
El complejo	10
Antecedentes	11
Hipótesis:	14
Objetivo general:.....	15
Objetivos particulares:	15
Materiales y métodos	16
Resultados	23
Diferencias en atributos morfométricos entre razas	25
Diferencias entre sitios	27
Discusión.....	31
Variación morfométrica.....	31
Factores ecológicos.....	36
Conclusión	38
Literatura citada	39
Anexo	50

Resumen

El enfoque de la presente tesis fue poner a prueba la hipótesis sobre la fuerza que la adaptación local tiene en los atributos corporales de las hembras de ocho poblaciones de *Sceloporus grammicus* en el centro de México, las cuales presentan condiciones ambientales heterogéneas, así como algunas de las razas cromosómicas previamente conocidas, con la finalidad de conocer si la morfometría está más determinada por los ambientes heterogéneos o por la inercia filogenética de cada raza cromosómica.

A partir de las mediciones de los atributos corporales de 317 hembras (longitud hocico-cloaca (LHC), alto de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AnC), longitud del fémur (LF), longitud de la tibia (LT), longitud del metatarso II (LMT), longitud del segundo dedo extremidad posterior (LSDEP), longitud del húmero (LH), longitud del radio (LR), longitud del metacarpo IV (LMC) y longitud del cuarto dedo extremidad anterior (LCDEA), encontramos que el sitio 8 (Francisco Javier Mina; de raza cromosómica S) presentó la media más alta en cada uno de los atributos, mientras que los sitios 4 y 5 (Epazoyucan y Alfajayucan; de raza cromosómica FM2) presentaron las medias más bajas para casi todos los atributos.

Mediante pruebas ANOVA y Tukey se observó que cada atributo fue independiente a la longitud corporal (LHC) y que hubo diferencias significativas (excepto en la longitud de la cabeza) entre sitios con ambientes heterogéneos tanto de razas cromosómicas distintas, así como de la misma raza cromosómica, sugiriendo que todos los atributos presentan cierto grado de inercia filogenética asociado con su raza cromosómica, pero, la adaptación local es la fuerza determinante de la morfología en los atributos analizados.

Introducción:

Adaptación local y Diversidad

Una adaptación se puede definir como una característica fenotípica acorde a una función que resulta de la interacción entre los genotipos y su interacción con las fuerzas selectivas (Williams, 1966). El estudio de las adaptaciones locales ofrece una comparación entre poblaciones, mismas que han evolucionado bajo distintas condiciones, haciendo posible identificar cuáles son las fuerzas selectivas que han moldeado los atributos que consideramos adaptativos (Kawecki y Ebert, 2004). Así, el estudio de este tipo de adaptaciones puede ser usado para probar hipótesis acerca de la influencia de un conjunto de factores ambientales en la adaptación de ciertos atributos (Reznick y Ghalambor, 2001).

La adaptación local a un ambiente puede tener como consecuencia una menor adecuación respecto a otras poblaciones de la misma especie que se encuentren en ambientes alternativos. Dicha diferencia en la adecuación puede ser resultado de un *“trade-off”* o costo de adaptación, en el que el uso del presupuesto energético para un proceso compromete su disponibilidad para otro proceso vital. Estos *“trade-offs”* mantienen la variación genética entre poblaciones de una especie, llevando a una especialización morfológica o fisiológica (Futuyma y Moreno, 1988; Day, 2000; Jasmin y Kassen, 2007), e incluso se ha propuesto que pueden promover especiación (Rundle y Nosil, 2005). La pequeña cantidad de variación en la adaptación local explicada por diferencias ambientales y fenotípicas sugiere que algunas veces puede ser difícil identificar los gradientes ambientales en los que dicha adaptación ocurre o que las diferencias en la expresión fenotípica pueden no estar asociadas con diferencias en el *“fitness”* relativo (Hereford, 2009).

Independientemente de los efectos que tiene la adaptación local sobre los atributos morfológicos, se ha propuesto que los mecanismos de ésta son una de las posibles causas de la propagación de inversiones cromosómicas, las cuales propician la generación de mecanismos de aislamiento reproductivo y polimorfismos dentro de especies (Kirkpatrick y Barton, 2006). Además, estos eventos pueden ser importantes debido a que suprimen la recombinación en heterocariotipos (Roberts, 1976). El mecanismo de adaptación local hace que las inversiones carguen con loci responsables de las diferencias especie-específicas y establece inversiones que tienen subdominancia estructural o genética, sin alguna

contribución de la deriva genética o de la deriva meiótica (Kirkpatrick y Barton, 2006). Se ha mostrado que la selección puede favorecer inversiones que reducen la recombinación entre alelos involucrados en adaptación local que, favorecen la fijación de reordenamientos cromosómicos (CRs) en diferentes subpoblaciones conectadas por flujo genético (Kirkpatrick y Barton, 2006). Estos CRs se pueden convertir en fuertes barreras genéticas que lleven a la especiación, por ejemplo, atrapando más genes adaptados localmente (Faria y Navarro, 2010).

De esta forma, se considera que la magnitud de la adaptación local incrementará proporcionalmente con mayor variación genética dentro de una población y con mayor divergencia ambiental y fenotípica entre poblaciones (Lande, 1976; Endler, 1977; Slatkin, 1985; García-Ramos y Kirkpatrick, 1997). Finalmente, la divergencia fenotípica puede ser correlacionada con adaptación local como resultado de selección divergente en atributos individuales (de Jong, 2005).

Una forma de estudiar el significado funcional de distintos caracteres morfológicos y las causas que generan diferencias entre ellos es por medio de comparaciones a distintos niveles taxonómicos (Rubio, 2005). Esto con el fin de analizar desde un punto de vista evolutivo y ecológico los cambios entre la morfología de las especies y el hábitat que explotan y así poder inferir posibles respuestas adaptativas por parte de algunos caracteres (Wainwright, 1994). Dentro de los caracteres que se han estudiado para entender la adaptación local, la variación en el tamaño corporal se ha abordado de forma reiterada, ya que es un atributo muy variable entre individuos y entre poblaciones y que se ha asociado particularmente con la plasticidad fenotípica (Mousseau y Roff, 1987; Falconer y Mackay, 1996). No obstante, muchos factores no genéticos también pueden producir variación en el tamaño corporal. Observaciones de diferencias substanciales en el tamaño corporal en poblaciones separadas por distancias relativamente cortas (Roughgarden y Fuentes, 1977) o entre padres y crías al ser estas introducidas en una isla 'vacía' (Campbell y Echternacht, 2003), dichos autores reafirman que la heterogeneidad ambiental puede tener un gran efecto en el tamaño corporal y que caracteres cuantitativos como longitudes de extremidades y cola, pueden crecer a lo largo de la ontogenia y así potencialmente ser influenciados por condiciones ambientales después del

parto o eclosión evitando así, la interpretación de diferencias morfológicas entre poblaciones de diferentes localidades como el resultado de un cambio en la genética (Losos, 2009).

Sin embargo, más allá del estudio de las variaciones interespecíficas, el primer paso para entender los mecanismos de la evolución de historias de vida es documentar las variaciones intraespecíficas entre poblaciones de una especie y/o de múltiples especies cercanamente emparentadas (Michaud y Echternacht, 1995; Du *et al.*, 2005). Historias de vida diferenciadas dentro de y entre poblaciones de una sola especie tienen implicaciones ecológicas y evolutivas, como la variación intraespecífica donde actúan patrones macroevolutivos y procesos microevolutivos (Roitberg *et al.*, 2015). En distintos grupos de lagartijas se ha demostrado que la anatomía de las extremidades y de la cabeza, está relacionada con la forma en la que estos organismos utilizan el hábitat (Vitt, 1981; Arnold, 1998). Por ejemplo, en especies que prefieren zonas abiertas y alejadas de coberturas rocosas o vegetales, tienen extremidades posteriores alargadas en relación con su longitud hocico-cloaca (corredoras), en su lugar, las especies que utilizan las grietas entre las rocas para ocultarse (saxícolas) o desplazarse en las ramas de los árboles (arborícolas), tienen extremidades cortas, así mismo, se ha observado que las saxícolas tienen el cuerpo deprimido (aplanado de forma dorso-ventral) y que las arborícolas llegan a presentar estructuras asociadas a los dedos o garras diseñadas para escalar (Irschick y Garland, 2001; Arnold, 1998; Zani, 2000). Así que se podría inferir que la selección natural ha actuado favoreciendo los diseños morfológicos que tienen un mayor desempeño y consecuentemente maximizan la adecuación de los organismos (Rubio, 2005).

Comparar las diferencias morfológicas, reproductivas y uso del hábitat entre poblaciones de una especie permite abordar desde una perspectiva microevolutiva los patrones y procesos del diseño fenotípico (Herrel *et al.*, 2001).

Plasticidad fenotípica

A pesar de que existan presiones selectivas fuertes en los ambientes locales, la plasticidad puede mantener la variabilidad genética, esto ocurre, gracias a que la plasticidad permite la expresión fenotípica diferencial en función del ambiente sin necesidad de que existan diferencias genotípicas (Pigliucci, 2005). Por lo tanto, la plasticidad fenotípica permite que la variación genética se mantenga disponible en generaciones futuras, ya que, además, la

selección puede resultar en la convergencia de diferentes genotipos en el mismo fenotipo, llevando así al mantenimiento de la variabilidad genética (Schlichting, 2002). Una especie que produce fenotipos distintos e inducidos por el ambiente podría fácilmente convertirse en genéticamente polimórfico mediante la pérdida de variabilidad si en alguno de los dos ambientes se seleccionara sólo una expresión fenotípica y que el mantenimiento de la variación fuera evolutivamente costoso. Por ejemplo, si un ambiente presentara poca variación en la disponibilidad de recursos y dichos recursos fueran limitantes, sería de esperarse que atributos energéticamente demandantes (como el crecimiento y la reproducción) cambien en función de la presión selectiva y que se fijen tasas de crecimiento corporal o tamaños de camada pequeños. Dicha especialización podría subsecuentemente llevar a un aislamiento reproductivo basado en preferencias de nicho, diferencias morfológicas, diferencias etológicas o diferencias fenológicas (Schlichting, 2002).

La variación es extensiva entre poblaciones con un gran número de organismos y se cree que está correlacionada con la heterogeneidad ambiental (Hedrick, 1986), esta variación en ambientes heterogéneos puede ser el resultado de barridos secuenciales de mutantes que eventualmente dejarían un fenotipo dominante (Atwood *et al.*, 1951), estas radiaciones adaptativas en sucesión han tenido un papel importante en la evolución de la diversidad biológica (Gould, 1989; Benton, 1996). Si la selección natural es la fuerza evolutiva primaria que mantiene la diversidad en un ambiente heterogéneo, entonces se esperaría la ocurrencia de ‘trade-offs’ entre diferentes genotipos con adaptaciones específicas de nicho (Taper y Case, 1992; Hopf *et al.*, 1993; Abrams, 1987). Es probable que dichos ‘trade-offs’ sean dependientes de la frecuencia (Haldane, 1932), es decir, los genotipos tendrán una ventaja en su adecuación cuando sean raros y esta ventaja desaparecería cuando sean comunes (Rainey y Travisano, 1998).

La radiación adaptativa tiene dos componentes: la producción de nuevas especies (especiación) y la adaptación de especies constituyentes a una diversidad de nichos ecológicos (Gavrilets y Losos, 2009). Desde esta perspectiva, la plasticidad fenotípica podría coadyuvar a los procesos de especiación. Por ejemplo, especies del género *Anolis* que han radiado a partir de procesos de colonización de islas, ocupan hábitats especializados y difieren consistentemente en morfología, presumiblemente como un resultado de adaptación

a usar diferentes partes del ambiente (Losos, 2009). Si en la especialización en el uso de hábitat, dentro de una especie, así como entre especies, se observara que son manejadas por los mismos procesos adaptativos, entonces se esperaría una relación morfológica que fuese paralela (Kamath y Losos, 2017).

El complejo

El complejo *Sceloporus grammicus* es considerado como un posible ejemplo de especiación incipiente debido a la gran variación en número de cromosomas, uso de hábitat, ciclos reproductivos y atributos de historia de vida (Bastiaans, 2013). Actualmente no existe un consenso sobre cuántas y cuáles especies conforman a este complejo y si las mismas son especies independientes, ya que la variación intrapoblacional en características morfológicas y la falta de barreras geográficas o reproductivas que permitan distinguir linajes evolutivamente independientes han limitado el esclarecimiento de las relaciones de ancestría y descendencia.

Las poblaciones del complejo se distribuyen desde el sur de Texas hasta el centro y sureste de México, está compuesto por varios citotipos, con números cromosómicos que van de $2n=32$ a $2n=46$ (Arévalo *et al.*, 1991, 1994). En las poblaciones donde el flujo genético se ve reducido por las diferencias cromosómicas, se ha observado especialización de nichos ecológicos (Hall, 1973; Sites, 1983; Arévalo *et al.*, 1993; Sites *et al.*, 1995). La variación interpoblacional en atributos de historia de vida también ocurre entre poblaciones con el mismo cariotipo pero que ocupan distintos hábitats (Ramírez-Bautista *et al.* 2004). Las bases genéticas de muchos de estos atributos que varían entre poblaciones del complejo *S. grammicus* aún no han sido establecidas, así que no está claro si la divergencia entre poblaciones en aspectos reproductivos y de historia de vida representan adaptación o si representan plasticidad fenotípica.

S. grammicus es una lagartija vivípara ampliamente distribuida en México (Arévalo *et al.*, 1991). Su tamaño es aproximadamente 64 mm de longitud hocico-cloaca (LHC) (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayen, 2010). En algunas poblaciones los machos alcanzan la madurez sexual a los 6-7 meses de edad mientras que las hembras lo hacen hasta los 8-9 meses (Jiménez-Cruz *et al.*, 2005). Las hembras de *S. grammicus* sólo producen una camada por año y su gestación dura entre 4-5 meses (Guillette y Bearce, 1986; Pérez-Mendoza *et al.*,

2014). De acuerdo con la literatura, los nacimientos ocurren durante el mes de abril, aunque se han registrado nacimientos desde febrero (Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). El tamaño de las camadas es variable entre poblaciones, que van desde 2 a 10 crías por hembra (Ramírez-Bautista *et al.*, 2005).

Además de su amplia distribución geográfica, presenta una gran variación en atributos ecológicos, morfológicos y genéticos (existen 8 razas cromosómicas conocidas) (Sites y Greenbaum, 1983; Arévalo *et al.*, 1993, 1994; Pérez-Mendoza *et al.*, 2013). En muchos grupos de vertebrados, incluyendo lagartijas, las respuestas fenotípicas pueden relacionarse al tamaño corporal en la madurez sexual, así como con otros atributos de historia de vida (como el tamaño en la madurez sexual, tamaño de la camada, tamaño de las crías, entre otros). Explorar estas diferencias intraespecíficas puede revelar presiones selectivas que conducen a divergencia fenotípica entre poblaciones de *S. grammicus*, incluyendo variación en atributos, morfológicos, fisiológicos, etológicos, demográficos y de historias de vida (Pérez-Mendoza *et al.*, 2014).

Antecedentes

Inercia filogenética

Thorpe *et al.* (2005) realizaron un experimento de jardín común, criando *Anolis oculatus* de nueve poblaciones que se encuentran en una variedad de hábitats que difieren en elevación, humedad y tipo de vegetación (desde matorral xerófilo hasta bosque tropical). Examinando extremidades, dedos, dimensiones de la cabeza y número de lamelas, encontraron que las diferencias interpoblacionales persistieron entre individuos criados bajo el mismo ambiente, sugiriendo que la diferenciación genética, más que la plasticidad fenotípica fue la responsable de esas diferencias interpoblacionales. También relevante es un estudio en *S. occidentalis*, el cual mostró que las diferencias plásticas en la longitud de extremidades que resultó de la incubación a diferentes temperaturas, desaparecieron a las 7 semanas de edad (Buckley *et al.*, 2007).

Kamath y Losos (2017) en una población de *A. carolinensis* no encontraron correlación entre hábitat y morfología, justificando sus hallazgos con tres posibilidades: (1) que la variación morfológica individual es tan pequeña que no presenta diferencias en cuanto al desempeño que fuesen visibles para la selección; (2) que el muestreo fue insuficiente; o (3) que las

diferencias entre individuos en cuanto al uso de hábitat son enteramente una consecuencia de variación en el hábitat disponible para cada individuo, con poca oportunidad para los individuos de tener o escoger una percha preferida.

Adaptación al ambiente

En un experimento cuya hipótesis fue que cada especie de *Anolis* se desempeñaría mejor al correr en el diámetro que más se pareciera a lo usado en la naturaleza, como lo esperaban, las especies que usaban las superficies más anchas y que tenían extremidades más largas, corrían a mayor velocidad en superficies anchas y mostraron una disminución de velocidad a menor superficie (Irschick y Losos, 1999). En cuanto a las especies de extremidades más cortas, encontraron que eran más lentas comparadas con las especies de extremidades largas en cualquier tipo de superficie, sin embargo, presentaban un mejor desempeño al tener menores tropiezos. Esto enfatiza la importancia de examinar múltiples aspectos funcionales de un rasgo (Losos, 2009) y así encontrar las consecuencias funcionales de la variación en un atributo, pero la variación en la capacidad de desempeño sólo es relevante si se traduce en diferencias de cómo los organismos interactúan con su ambiente (Greene, 1986).

En varios experimentos se observó que tanto en *A. sagrei* como en *A. carolinensis*, individuos neonatos que fueron criados en jaulas con superficies anchas desarrollan extremidades posteriores más largas, relativamente a su tamaño corporal, que los individuos que fueron criados en jaulas con superficies angostas (Losos *et al.*, 2000, 2001; Kolbe y Losos, 2005). Estos resultados indican que variación interindividual sustancial existe tanto en morfología como en uso de hábitat, pero esta variación no está relacionada: los individuos no escogen usar los hábitats para los que están “mejor” adaptados según su morfología. En contraste, a nivel interespecífico, la selección del hábitat es evidente entre especies simpátricas, con diferentes especies usando hábitats apropiados a su morfología (Irschick y Losos, 1999; Johnson *et al.*, 2006); estos estudios también revelan variación intraespecífica sustancial en el uso de hábitat (Kamath y Losos, 2017).

A nivel interespecífico, la hipótesis de diversificación adaptativa predeciría que las diferencias interespecíficas en las capacidades funcionales deberían estar relacionadas con las diferencias en el uso de hábitat y en el comportamiento; las especies deberían desempeñarse mejor en aquellas actividades más relevantes a donde ellas viven y lo que

hacen (Garland y Losos, 1994; Wainwright, 1994; Irschick y Garland, 2001). Sin entender las consecuencias funcionales de la variación fenotípica y la significancia evolutiva de dicha variación, no se puede entender completamente cómo ocurrió la adaptación, mucho menos entender el papel que las interacciones interespecíficas tuvieron en la diversificación de estas adaptaciones, así, la forma e intensidad con la que la plasticidad interactúa con la variación de la longitud de extremidades dentro de y entre poblaciones naturales, necesita seguir siendo investigada (Losos, 2009).

Al comparar atributos de historia de vida con las razas cromosómicas del complejo *S. grammicus*, se han notado algunas tendencias. Primero, algunas poblaciones que pertenecen a la misma raza cromosómica muestran atributos similares; sin embargo, existen poblaciones en las que esto no ocurre. En otras poblaciones de las razas S, F5 y F5+6, la similitud entre atributos no parecía relacionarse según la raza cromosómica. El tamaño de muestra pequeño y la ausencia de pruebas rigurosas hacen que deba ser cuidadosa la interpretación de los datos. Si estas tendencias resultan válidas, pudieran ser explicadas por los atributos similares en la raza S debido a la historia evolutiva de esa raza y las diferencias pequeñas (vitelogénesis y tiempo de gestación) podrían ser adaptaciones locales. Las otras poblaciones (razas S, F6, F5+6) varían en atributos; estas diferencias podrían ser un complejo de adaptaciones locales que tienden a una divergencia evolutiva (diferencias genéticas entre poblaciones). De nuevo, análisis a mayor profundidad serían necesarios para determinar si estos atributos entre poblaciones se deben a restricciones filogenéticas o adaptaciones locales y cuáles factores ambientales ejercen con mayor influencia (Ramírez-Bautista *et al.*, 2004).

Hipótesis:

Debido a que la adaptación local ha demostrado ser una fuerza que moldea las características fenotípicas en muchas especies de lagartijas, existirán diferencias en el tamaño de estos atributos entre los individuos de cada sitio de estudio. En caso de existir, dichas diferencias serán independientes de la talla. Finalmente, las diferencias serán mayores entre sitios contrastantes que entre razas cromosómicas ya que los atributos deberán estar más asociados con el uso del hábitat que con la inercia filogenética.

Objetivo general:

Describir los atributos morfométricos de las hembras de ocho poblaciones de *Sceloporus grammicus*.

Objetivos particulares:

Explorar las diferencias morfométricas entre poblaciones de las razas cromosómicas de *S. grammicus*.

Conocer la relación alométrica entre los atributos morfológicos de *S. grammicus*.

Comparar atributos morfológicos independientemente de la talla entre poblaciones y entre razas cromosómicas.

Materiales y métodos

Se capturaron organismos hembras de 8 distintas poblaciones de los estados de Hidalgo, Tlaxcala y Querétaro (Fig. 1) de acuerdo con dos criterios principales: Primero, que las condiciones ambientales fueran distintas en cuanto a su altitud, tipo de vegetación, precipitación anual y temperatura, además de reconocer la raza cromosómica más probable en cada sitio (Cuadro 1). Segundo, que las poblaciones fueran lo suficientemente abundantes para asegurar tamaños de la muestra lo suficientemente grandes para lograr estimaciones precisas y robustas.

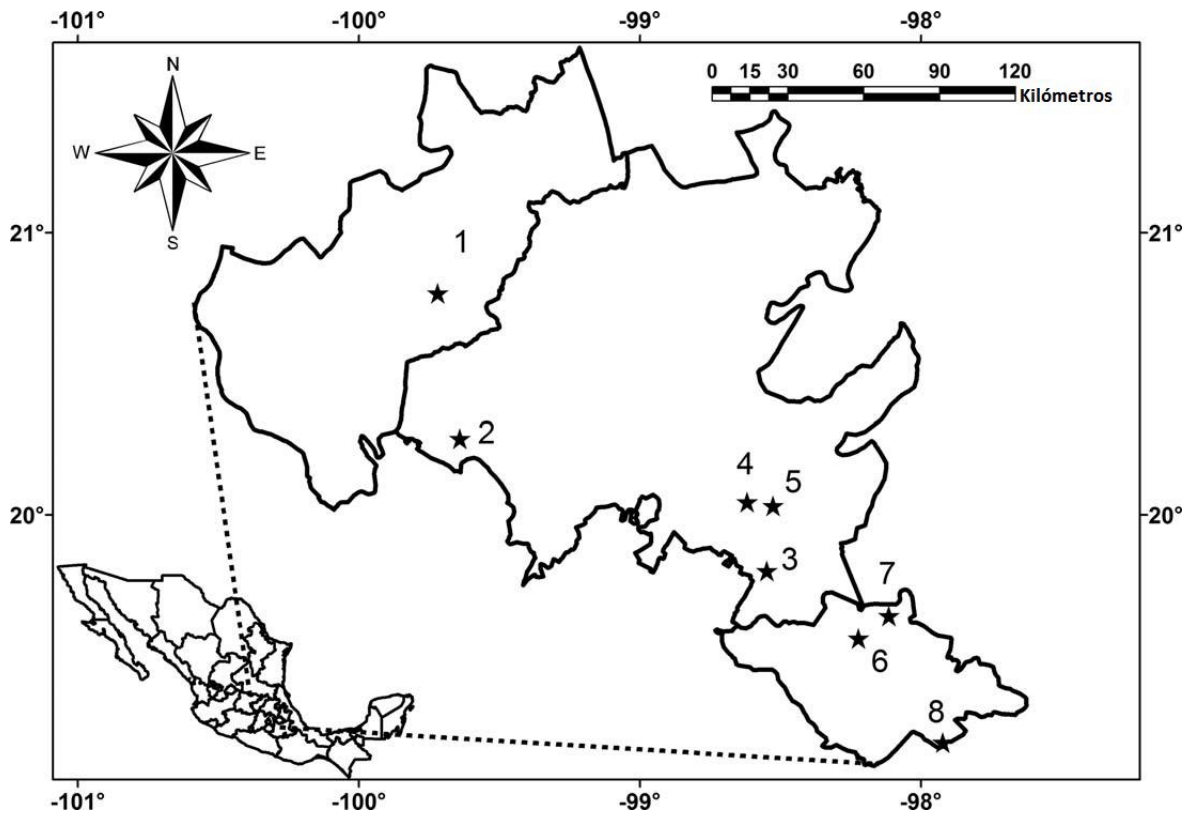


Fig. 1. Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas de *Sceloporus grammicus*: (1) Vizarrón, (2) Nopala, (3) Tepeapulco, (4) Epazoyucan, (5) Alfajayucan, (6) Zumpango, (7) Tlaxco, (8) Francisco Javier Mina. Datum WGS84; tomado a partir de: Pérez-Mendoza *et al.*, 2013b.

A pesar de que los sitios de estudio se encuentran cercanos geográficamente, todos difieren en cuanto a sus factores ambientales, esto significa que las presiones selectivas fueron distintas entre cada uno de los sitios a pesar de su proximidad (Fig. 2).

Cuadro 1. Descripción de los sitios de estudio, además de la raza cromosómica (R.C) más probable para cada sitio según la proximidad a otros sitios donde la raza ya ha sido descrita apropiadamente (Arévalo *et al.*, 1994).

Sitio	Nombre	Coordenadas geográficas	Altitud (msnm)	Vegetación	Disponibilidad del microhábitat	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)	R.C.
1	Vizarrón	20°47'0.42"N 99°43'10.25"W	2198	Matorral	Baja	511	16.04	F5+6
2	Nopala	20°16'6.74"N 99°38'26.23"W	2489	Matorral	Alta	549	15.13	FM1
3	Tepeapulco	19°47'56.10"N 98°32'57.00"W	2473	Bosque de <i>Opuntia</i> spp.	Alta	435	13.89	FM2
4	Epazoyucan	20°2'36.32"N 98°37'10.40"W	2525	Agricultura	Baja	519	15.12	FM2
5	Alfajayucan	20°1'47.59"N 98°31'35.31"W	2604	Agricultura	Alta	540	15.03	FM2
6	Zumpango	19°33'30.83"N 98°13'22.00"W	2583	Urbana con <i>Juniperus</i> spp. y matorral	Baja	673	14.16	S
7	Tlaxco	19°38'19.68"N 98°6'55.15"W	2708	Urbana con <i>Juniperus</i> spp.	Baja	693	14.03	S
8	Francisco Javier Mina	19°11'20.56"N 97°55'23.56"W	2629	Agricultura	Alta	822	14.26	S

Los sitios de estudio, ordenados de acuerdo a su aridez, son los siguientes: (1) Vizarrón, Querétaro, es un matorral espinoso dominado por yucas (*Yucca* sp.) y donde la vegetación original es abundante, con pocos indicios de disturbio inducido por el hombre en la estructura vegetal, las yucas son la percha predominante de la especie de estudio; (2) Nopala, Hidalgo, también es un matorral espinoso dominado por yucas (*Yucca* sp.), además de nopales (*Opuntia* sp.) y tepozanes (*Buddleja* sp.), en este sitio, la estructura de la vegetación original no ha sido modificada fuertemente por acción del hombre, aquí, *S. grammicus* utiliza todos los tipos de microhábitat disponible (rocas, árboles, yucas, agaves y nopales); (3) Tepeapulco, Hidalgo, es una nopalera (*Opuntia* sp.) donde la estructura de la vegetación original ha sido fuertemente modificada por acción del hombre, en la cual, las lagartijas

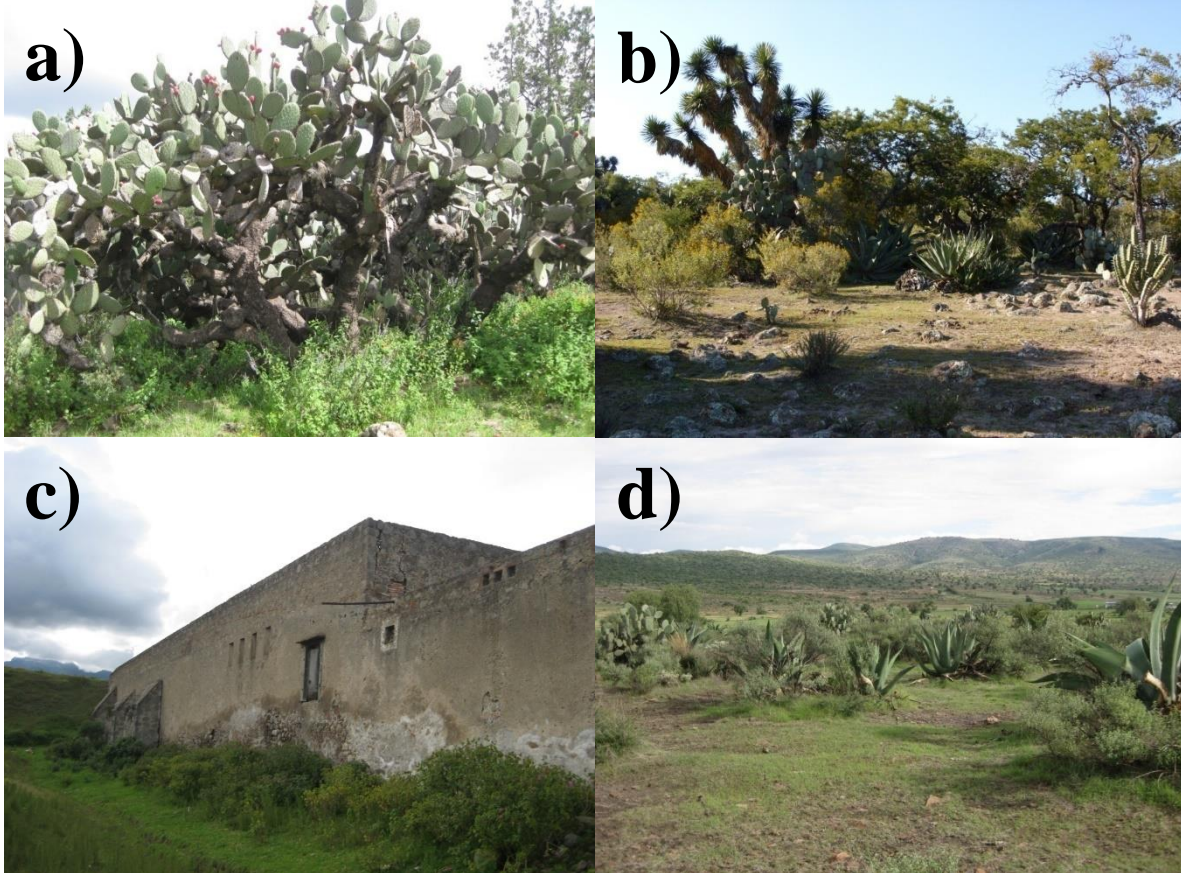


Fig. 2. Fotografías de algunos de los sitios de estudio a) Tepeapulco, b) Nopala, c) Francisco Javier Mina, d) Epazoyucan.

ocupan nopales como microhábitat preferido, aunque también es posible verlas sobre rocas; (4) Epazoyucan, Hidalgo, es una zona de cultivo, donde se siembra principalmente cebada y trigo, en este sitio, las lagartijas perchan principalmente en magueyes pulqueros (*Agave*

salmiana) que se utilizan como cercas vivas para delimitar zonas dentro del cultivo; (5) Alfajayucan, Hidalgo, es también una zona de cultivo, cuya siembra es maíz y trigo, de manera similar al sitio mencionado anteriormente, *S. grammicus* usa magueyes pulqueros ubicados en la franja limitante del cultivo; (6) Zumpango, Tlaxcala, se encuentra en una zona urbana, dominada por nopales (*Opuntia* sp.), tepozanes (*Buddleja* sp.) y juníperos (*Juniperus* sp.), en este sitio, las lagartijas ocupan los nopales como microhábitat preferido, aunque también es posible verlas sobre rocas, tepozanes y bardas; (7) Tlaxco, Tlaxcala, también se ubica en una zona urbana, dominada por construcciones y madera apilada, aquí, la estructura vegetal original ha sido modificada completamente por acción del hombre, existen pocas plantas como juníperos (*Juniperus* sp.) y magueyes pulqueros (*Agave, salmiana*), sembrados en sitios específicos, aquí, las lagartijas ocupan las oquedades de las bardas como microhábitat preferido, aunque también es posible encontrarlas sobre los magueyes pulqueros; finalmente, (8) Francisco Javier Mina, Tlaxcala, es una zona urbana dominada por construcciones y sitios de cultivo, en este sitio, la estructura de la vegetación original ha sido completamente modificada por acción del hombre, existen pocas plantas como pinos (*Pinus* sp.) y nopales (*Opuntia* sp.) sembrados en sitios específicos, las lagartijas ocupan las oquedades de las bardas como microhábitat preferido, aunque también es posible encontrarlas sobre los nopales (Pérez-Mendoza, 2013b).

En cada sitio de estudio se delimitó una única parcela donde se pudieran encontrar organismos de manera abundante (las parcelas teniendo distinto tamaño debido a las distintas densidades poblacionales y oportunidades de captura). En cada visita se buscaba lagartijas de las 09:00 a 18:00 horas, intentando capturar el máximo número de organismos hembras posible, utilizando una lazada corrediza en el extremo terminal de una caña de pesca o las manos. A partir de la primera captura los organismos fueron marcados individualmente con un corte de dedo según el método de Waichman (1992) y registrando los siguientes datos de cada individuo: sexo, masa corporal y LHC. El sexo se determinó mediante la examinación de las escalas postanales (más largas en los machos). Los individuos fueron liberados inmediatamente después de las mediciones.

Los atributos morfológicos analizados fueron: longitud hocico-cloaca (LHC), alto de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AnC), longitud del fémur (LF), longitud de la tibia (LT), longitud del metatarso II (LMT), longitud del segundo dedo extremidad posterior (LSDEP), longitud del húmero (LH), longitud del radio (LR), longitud del metacarpo IV (LMC) y longitud del cuarto dedo extremidad anterior (LCDEA) (Fig. 3).

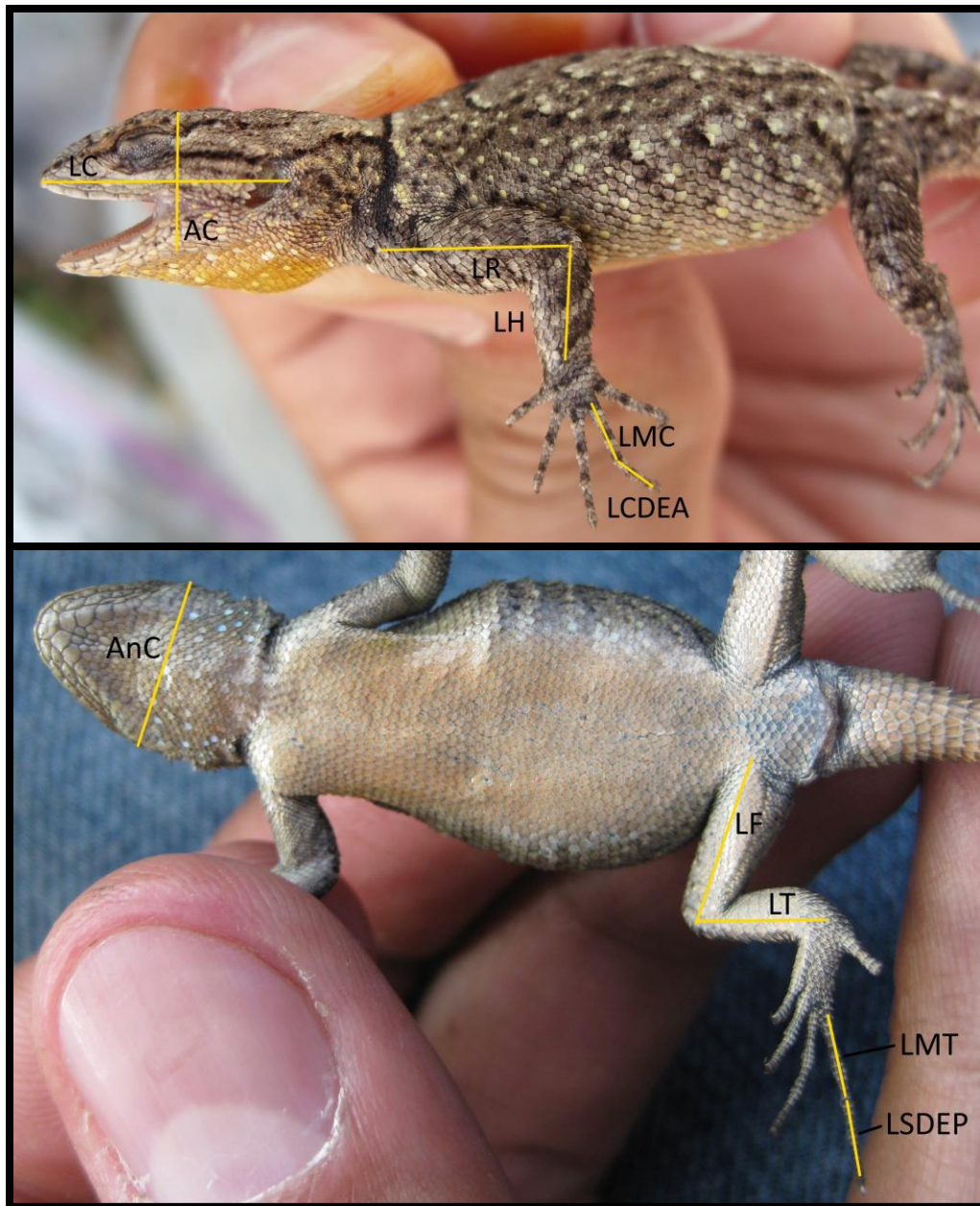


Fig. 3. Atributos morfológicos analizados a partir de fotografías de las hembras de *S. grammicus*.

A partir de la medición de LHC realizada en cada individuo en campo, se calculó la longitud de cada uno de los atributos morfológicos restantes desde las fotografías (Fig. 4). Sólo se tomaron en cuenta las hembras que presentaron claramente los atributos para ser medidos, esto se realizó utilizando la distribución de ImageJ: Fiji (versión 1.51h) (Schindelin *et al.*, 2012).

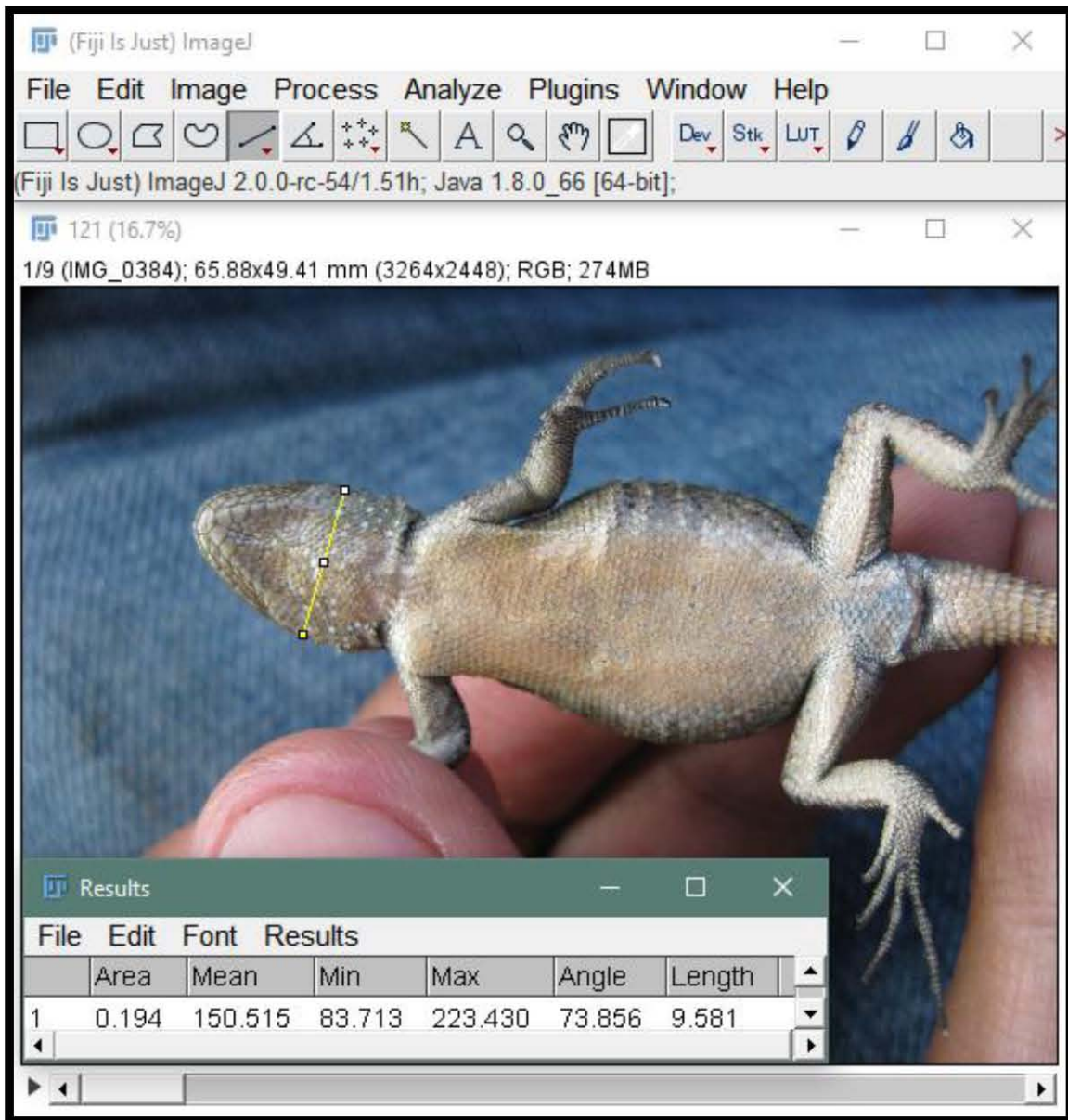


Fig. 4. Ejemplo de medición de atributos (AnC) utilizando Fiji (ImageJ) a partir de las mediciones realizadas en campo (LHC).

Importando un conjunto de fotos desde diversos ángulos para cada individuo, a partir de esos ángulos y estableciendo la escala a partir de la LHC conocida (Analyze → Set scale) el software permitió generar una escala mm/píxeles de todas las fotografías y así al trazar una línea a lo largo del atributo, se logró obtener la longitud de cada uno.

Usando el software R-studio (versión 3.3.1) se realizaron pruebas Shapiro-Wilk en cada atributo para determinar si se encontraban distribuidos de manera normal. Ya que en esta especie el tamaño de los atributos suele estar asociado a la talla total (Monter, 2016), se realizaron regresiones lineales con los residuos de los atributos morfológicos (variables dependientes) y así determinar la relación de cada uno con la LHC (variable independiente). Además, se realizaron ANOVAs de un factor para comprobar la existencia de diferencias significativas entre poblaciones para cada atributo y así poder determinar aquellos casos donde se pudieran observar diferencias entre sitios de la misma y de distintas razas cromosómicas.

Resultados

Cuadro 2. ANOVA donde se observa que la talla y los residuales de los atributos presentaron diferencias significativas. Los números separados por guiones indican la interacción entre los sitios que presentaron diferencias significativas en la prueba Tukey. Los valores de significancia son: ‘*** < 0.001’, ‘** < 0.01’, ‘* < 0.1’.

Resultados AOV RC. M.					
ANOVA	Atributos	Sitios	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
	<i>LHC</i>	1-8***, 2-6**, 2-8***, 3-6**, 3-8***, 4-6***, 4-8***, 5-6***, 5-7*, 5-8***, 7-8***	20.06	309	< 0.001
	<i>Res.AC</i>	2-8***, 3-8***, 4-8***, 5-8**, 6-8***	5.438	309	<0.001
	<i>Res.LC</i>	Sin diferencias significativas	1.114	309	<0.001
	<i>Res.AnC</i>	2-4*, 4-8***, 5-8*	4.177	309	<0.001
	<i>Res.LF</i>	1-4**, 1-5***, 2-4*, 2-5***, 3-5**, 4-5***, 4-7*, 5-6***, 5-7***, 5-8***	13.57	309	<0.001
	<i>Res.LT</i>	1-4*, 1-5***, 2-4**, 2-5***, 3-7*, 4-7***, 4-8*, 5-6**, 5-7***, 5-8***	11.32	309	<0.001
	<i>Res.LMT</i>	4-5***, 4-6*, 4-7*	3.664	309	<0.001
	<i>Res.LSDEP</i>	1-4**, 2-4***, 4-5**, 4-6**, 4-8**	4.076	309	<0.001
	<i>Res.LH</i>	1-4**, 1-5***, 2-3*, 2-4***, 2-5***, 3-8*, 4-5*, 4-8***, 5-6***, 5-7***, 5-8***	17.65	309	<0.001
	<i>Res.LR</i>	1-3**, 1-4**, 1-5***, 1-6**, 2-3***, 2-4***, 2-5***, 2-6***, 3-7*, 3-8*, 4-8*, 5-7*, 5-8**, 6-7*, 6-8*	9.841	309	<0.001
	<i>Res.LMC</i>	1-4***, 2-4***, 4-5***, 4-6**, 4-8***, 5-7*	8.732	309	<0.001
	<i>Res.LCDEA</i>	4-5***, 4-8***	5.204	307	<0.001

Se registraron atributos para un total de 317 individuos hembras; 31 pertenecientes al sitio Vizarrón (1), 55 a Nopala (2), 19 a Tepeapulco (3), 57 a Epazoyucan (4), 60 a Alfajayucan (5), 30 a Zumpango (6), 23 a Tlaxco (7) y 42 para Francisco Javier Mina (8). Todos los atributos, así como sus residuales resultaron positivos en la prueba de normalidad, por lo que se emplearon pruebas paramétricas para su análisis (Cuadro 2).

Se calcularon las medias para cada atributo (Anexo 1). A continuación, se muestran los valores (en cm) del sitio con la media más baja y del sitio con la media más alta (y su desviación estándar) para cada atributo: en LHC, la media de menor tamaño fue 44.04 (5.69) que corresponde al sitio 5 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 57.82 (9.58) para el sitio 8 (S); en AC, la media de menor tamaño fue 6.61 (1.25) que corresponde al sitio 3 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 9.38 (1.64) para el sitio 8 (S); en LC, la media de menor tamaño fue 9.77 (1.46) que corresponde al sitio 5 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 13.11 (2.39) para el sitio 8 (S); en AnC, la media de menor tamaño fue 8.60 (1.37) que corresponde al sitio 4 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 11.81 (1.92) para el sitio 8 (S); en LF, la media de menor tamaño fue 11.29 (1.91) que corresponde al sitio 5 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 7.76 (1.07) para el sitio 8 (S); en LT, la media de menor tamaño fue 6.06 (0.82) que corresponde al sitio 5 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 8.98 (1.65) para el sitio 8 (S); en LMT, la media de menor tamaño fue 3.37 (0.74) que corresponde al sitio 4 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 4.41 (0.78) para el sitio 8 (S); en LSDEP, la media de menor tamaño fue 2.85 (0.62) que corresponde al sitio 4 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 4.11 (0.72) para el sitio 8 (S); en LH, la media de menor tamaño fue 5.97 (0.76) que corresponde al sitio 5 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 9.44 (1.82) para el sitio 8 (S); en LR, la media de menor tamaño fue 5.03 tanto en el sitio 5 (0.82), como en el sitio 6 (0.91) (ambas FM2) y la media de mayor tamaño fue 7.26 (1.41) que corresponde al sitio 8 (S); en LMC, la media de menor tamaño fue 2.18 (0.47) que corresponde al sitio 4 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 3.22 (0.65) que corresponde al sitio 8 (S); en LCDEA, la media de menor tamaño fue 2.67 (0.66) que corresponde al sitio 4 (FM2) y la media de mayor tamaño fue 3.89 (0.77) que corresponde al sitio 8 (S).

Es notable observar que el sitio 8 (S) presentó las medias más altas para todos los atributos, así como una gran variación en su tamaño corporal, atributos de la cabeza y algunas extremidades. Mientras que los sitios que componen la raza FM2 tienen las medias más bajas para todos los atributos, una ligera excepción fue el sitio 6 (S), que tuvo la media más pequeña para LR junto con el sitio 5 (FM2).

Diferencias en atributos morfométricos entre razas

El tamaño corporal (LHC) de los organismos pertenecientes a la raza S presentó mayores valores y la más alta variabilidad independientemente de la heterogeneidad ambiental o de las diferencias genéticas, las diferencias más notables fueron en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.01$), 8 y 4 ($p < 0.01$), 8 y 3 ($p < 0.01$), 6 y 5 ($p < 0.01$), 6 y 4 ($p < 0.01$), 6 y 3 ($p < 0.01$), 6 y 2 ($p < 0.01$), 7 y 5 ($p < 0.01$), 6 y 3 ($p < 0.01$), 6 y 2 ($p < 0.01$); así como en la interacción S-F5+6 entre los sitios 8 y 1 ($p < 0.01$); en la interacción S-FM1 entre los sitios 8 y 2 ($p < 0.01$); y entre la interacción de la misma raza S-S entre los sitios 7 y 8 ($p < 0.01$) (Fig. 2: panel A).

En cuanto a los atributos de la cabeza, la mayor diferencia para AC fue encontrada en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 3 ($p < 0.01$), 8 y 4 ($p < 0.01$), 8 y 5 ($p < 0.01$); en la interacción S-FM1 entre los sitios 8 y 2 ($p < 0.01$); y en la interacción entre misma raza S-S entre los sitios 8 y 6 ($p < 0.01$) (Fig. 3: panel B). No fueron encontradas diferencias significativas para LC (Fig. 3: panel C). Para AnC la interacción con mayor diferencia fue S-FM2 entre los sitios 8 y 4 ($p < 0.01$), en menor medida la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.02$) y la interacción FM2-F5+6 entre los sitios 4 y 2 ($p = 0.03$) (Fig. 3: panel D).

En tanto a las extremidades posteriores, para LF la raza FM2 presentó diferencias significativas con el resto de las razas, siendo más frecuente en ambos casos la interacción S-FM2. Para LF las mayores diferencias fueron en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.01$), 7 y 5 ($p < 0.01$), 6 y 5 ($p < 0.01$); así como la interacción FM2-F5+6 entre los sitios 5 y 1 ($p < 0.01$), 4 y 1 ($p < 0.01$); la interacción FM2-FM1 entre los sitios 5 y 2 ($p < 0.01$); y en la interacción entre la misma raza FM2-FM2 entre los sitios 5 y 4 ($p < 0.01$), 5 y 3 ($p < 0.01$). Con menor diferencia la interacción FM2-FM1 entre los sitios 4 y 2 ($p = 0.02$); y la interacción S-FM2 entre los sitios 7 y 4 ($p = 0.04$) (Fig. 4: panel E). También en LT la raza FM2 presentó diferencias significativas con el resto de las razas, pero no se encontraron diferencias entre sitios de la misma raza, sin embargo, de manera similar para LT, las mayores diferencias fueron en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.01$), 7 y 5 ($p < 0.01$), 7 y 4 ($p < 0.01$), 6 y 5 ($p < 0.01$); así como en la interacción FM2-FM1 entre los sitios 5 y 2 ($p < 0.01$), 5 y 1 ($p < 0.01$), 4 y 2 ($p < 0.01$); y con menos diferencia la interacción S-FM2 entre los sitios 7 y 3 ($p = 0.02$); FM2-F5+6 entre los sitios 4 y 1 ($p = 0.03$); S-FM2

entre los sitios 8 y 4 ($p = 0.03$) (Fig. 4: panel F). Para LMT, la mayor diferencia fue entre los sitios 4 y 5 ($p < 0.01$), los cuales pertenecen a la misma raza (FM2), aunque también se encontraron diferencias notables en la interacción S-FM2 entre los sitios 7 y 4 ($p = 0.02$) y entre los sitios 6 y 4 ($p = 0.03$) (Fig. 4: panel G). Mientras que en LSDEP las interacciones FM1-FM2 entre los sitios 2 y 4 ($p < 0.01$); S-F5+6 entre los sitios 8 y 1 ($p < 0.01$); FM2-F5+6 entre los sitios 4 y 1 ($p < 0.01$); S-FM2 entre los sitios 6 y 4 ($p < 0.01$) y también en la interacción de la misma raza FM2 entre sitios 5 y 4 ($p < 0.01$) fueron significativas (Fig. 4: panel H).

Respecto a las extremidades anteriores, en LH las diferencias significativas fueron halladas en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.01$), 7 y 5 ($p < 0.01$) 8 y 4 ($p < 0.01$), 6 y 5 ($p < 0.01$); FM2-FM1 entre los sitios 5 y 2 ($p < 0.01$), 4 y 2 ($p < 0.01$), 3 y 2 ($p < 0.01$); FM2-F5+6 entre los sitios 5 y 1 ($p < 0.01$); además de las interacciones FM2-F5+6 entre los sitios 4 y 1 ($p < 0.01$); interacción entre la misma raza FM2 entre el sitio 5 y 4 ($p < 0.01$) y con menor diferencia S-FM2 entre los sitios 8 y 3 ($p < 0.05$) (Fig. 5: panel I). Para LR las mayores diferencias se presentaron en las interacciones FM2-FM1 entre los sitios 5 y 2 ($p < 0.01$), 4 y 2 ($p < 0.01$), 3 y 2 ($p < 0.01$); FM2-F5+6 entre los sitios 5 y 1 ($p < 0.01$), 4 y 1 ($p < 0.01$), 3 y 1 ($p < 0.01$); S-FM1 entre los sitios 6 y 2 ($p < 0.01$); S-FM2 entre los sitios 8 y 5 ($p < 0.01$); S-F5+6 entre los sitios 6 y 1 ($p < 0.01$); S-FM2 entre los sitios 7 y 5 ($p < 0.01$), 8 y 3 ($p < 0.03$), 7 y 3 ($p = 0.03$), 8 y 4 ($p = 0.03$) y la interacción de la misma raza S entre los sitios 8 y 6 ($p < 0.02$), así como entre 7 y 6 ($p < 0.03$) (Fig. 5: panel J). En el caso de LMC hubo diferencias en la interacción en la misma raza FM2 entre los sitios 5 y 4 ($p < 0.01$); también en las interacciones S-FM2 entre los sitios 8 y 4 ($p < 0.01$), 6 y 4 ($p < 0.01$); FM2-F5+6 entre los sitios 4 y 1 ($p < 0.01$); FM2-FM1 entre los sitios 4 y 2 ($p < 0.01$); S-FM2 entre los sitios 7 y 5 ($p = 0.03$) (Fig. 5 panel K). Finalmente, en LCDEA se encontraron diferencias en la interacción S-FM2 entre los sitios 8 y 4 ($p < 0.01$), así como en la interacción en la misma raza FM2 entre los sitios 5 y 4 ($p < 0.01$) (Fig. 5: panel L).

Diferencias entre sitios

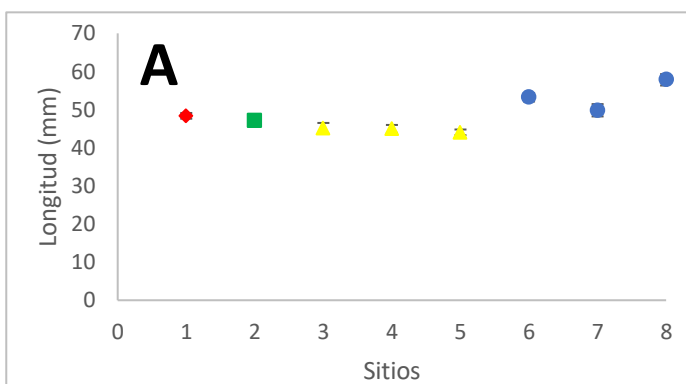


Fig. 5. Diferencias entre medias de LHC. Los colores son las cuatro razas cromosómicas estudiadas (rojo: F5+6; verde: FM1; amarillo: FM2; azul: S), las líneas verticales muestran el error estándar.

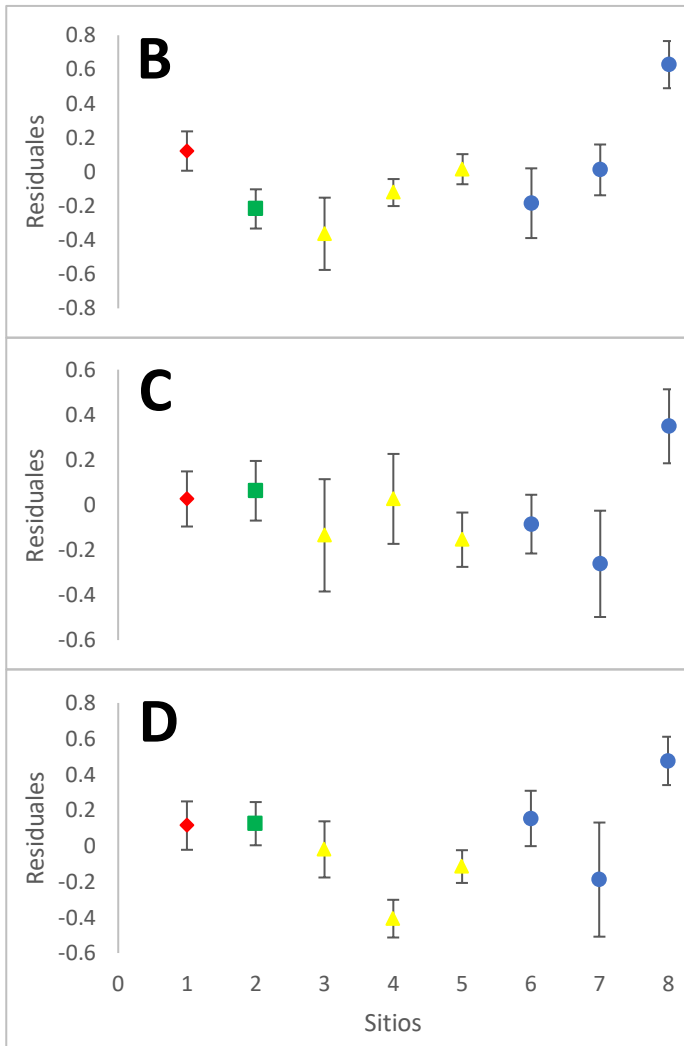


Fig. 6. Diferencia entre medias de residuales de AC (panel B), LC (panel C), AnC (panel D). Los colores son las cuatro razas cromosómicas estudiadas (rojo: F5+6; verde: FM1; amarillo: FM2; azul: S), las líneas verticales muestran el error estándar.

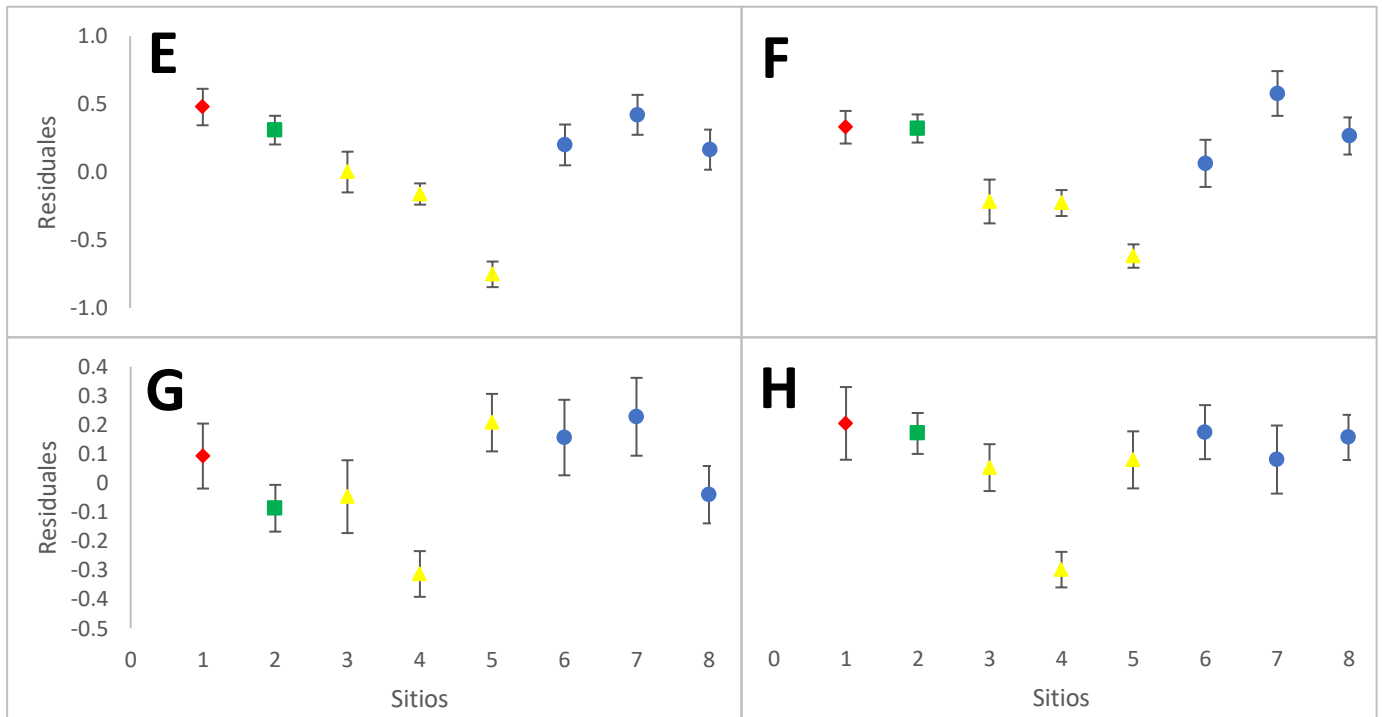


Fig. 7. Diferencia entre medias de residuales de LF (panel E), LT (panel F), LMT (panel G), LSDEP (panel H). Los colores son las cuatro razas cromosómicas estudiadas (rojo: F5+6; verde: FM1; amarillo: FM2; azul: S), las líneas verticales muestran el error estándar.

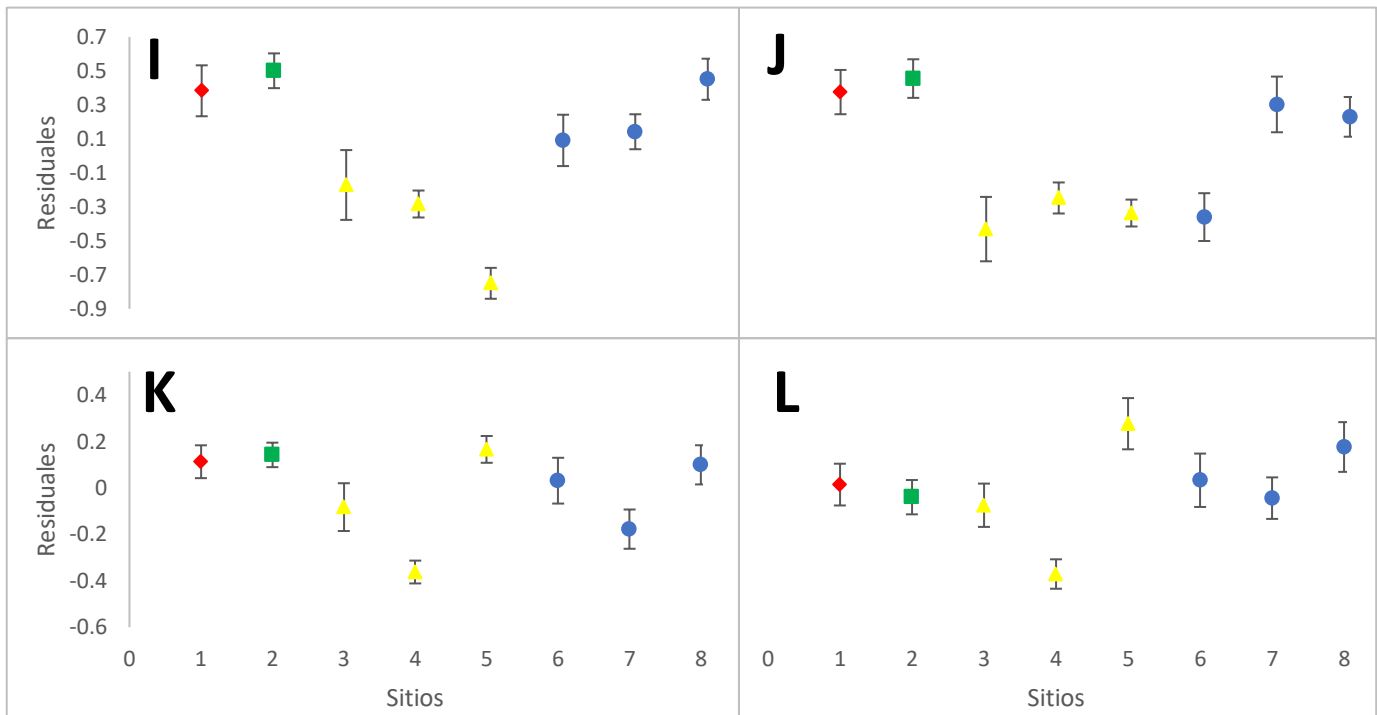


Fig. 8. Diferencia entre medias de residuales de LH (panel I), LR (panel J), LMC (panel K), LCDEA (panel L). Los colores son las cuatro razas cromosómicas estudiadas (rojo: F5+6; verde: FM1; amarillo: FM2; azul: S), las líneas verticales muestran el error estándar.

Discusión

Variación morfométrica

Encontramos que la raza S, aquella considerada como la más ancestral (Arévalo *et al.*, 1994), presentó diferencias con el resto de las razas en casi todos los atributos analizados. Además, los sitios pertenecientes a la raza S fueron los que presentaron las medias más grandes de todas las estudiadas (8, 6 y 7 de mayor a menor), estos sitios también son los de mayor altitud y son donde la vegetación fue considerada urbana.

Registramos evidencia tanto de las fuerzas de la adaptación local como de la carga filogenética, en la morfometría de los atributos medidos. Respecto al tamaño corporal (LHC), la raza S demostró ser la que presenta individuos más grandes, seguida por las razas F5+6 y FM1, siendo FM2 la raza con individuos más pequeños. La tendencia de encontrar a la raza S como la de mayor tamaño y a la raza FM2 como la de menor tamaño probablemente se deba a la inercia filogenética con la que las razas cromosómicas cargan en ciertos atributos, incluso en distintas poblaciones con heterogeneidad ambiental, al mismo tiempo que unos cuantos atributos se ven influenciados por el uso de hábitat sobre fuerzas que su genética han mantenido, por ejemplo Toyama (2017), encontró que en 154 especies de la subfamilia Tropidurinae, todos los caracteres morfológicos estudiados han sido influenciados por señal filogenética, al mismo tiempo que revelaron una baja influencia del uso del hábitat, donde sólo la longitud del dedo más largo de las extremidades posteriores presentó diferencias según el uso de hábitat (especies arbóreas).

Cabe mencionar, que en reptiles y otros taxa, el tamaño corporal a la adultez se ve influenciado por la temperatura del ambiente y sus cambios, La regla temperatura-tamaño (TSR: temperature-size rule) que propone que en animales ectotermos que habitan ambientes cálidos crecen con mayor rapidez, pero maduran sexualmente a un tamaño corporal relativamente pequeño (Atkinson, 1996), esto debido a que los ritmos de crecimiento somático y el desarrollo ontogenético aumentan de manera proporcional con la temperatura ambiental (Zuo *et al.*, 2012). Además, en lagartijas vivíparas, la fecundidad de las hembras parece ser enormemente influenciada por el tamaño corporal final (Tinkle y Ballinger, 1972; Tinkle y Dunham, 1986; Tinkle *et al.*, 1993).

En cuanto a los atributos de la cabeza (AC, LC y AnC), el tamaño es similar a lo observado en la LHC ($S > F5+6 > FM1 > FM2$), lo cual es interesante, ya que se compararon los residuos, eliminando así los efectos de la talla. Las diferencias encontradas entre la misma raza y sus interacciones con otras razas (S-S, S-FM1 y S-FM2) para AC (relación con la forma corporal dorso-ventralmente), sugieren que este atributo depende tanto del tipo de microhábitat explotado (Herrel *et al.*, 2001) como de la inercia filogenética. Mientras que, la interacción S-FM2 indica que los valores inferiores de AnC en los sitios pertenecientes a la raza FM2 pudieran estar más relacionados con diferencias asociadas con la filogenia. En contraste, se infiere que la evolución de la morfología de la cabeza en lagartijas de la familia Gymnophthalmidae ha sido moldeada por el uso de hábitat (Barros *et al.*, 2011), ya que, generalmente en lagartijas, cabezas de poca altura se asocian a hábitats rocosos donde una forma del cuerpo dorsoventralmente aplanada es más eficiente (Goodman e Isaac, 2008).

Aquella tendencia se mantiene en todos los atributos de las extremidades posteriores (LF, LT, LMT, LSDEP) con la única excepción de la LSDEP para los individuos del sitio 1 (F5+6), donde son un poco mayor a los individuos del sitio 7 (S) pero no mayor a aquellos de los sitios 6 y 8 (también S), ciertamente, trabajos previos han demostrado una relación entre las dimensiones del fémur y el uso de percha, existiendo una correlación entre la longitud de las extremidades y el diámetro de percha (Losos *et al.*, 1997; Malhotra y Thorpe, 1997; Losos *et al.*, 2001; Calsbeek *et al.*, 2007).

En otro estudio con *Sceloporus occidentalis*, observaciones demostraron que varias características como la longitud corporal, longitud de extremidades posteriores, forma de la cabeza y velocidad, fueron más afectadas por la población de origen que por plasticidad al desarrollo, sugiriendo que estas características podrían ser más canalizadas (resistentes al efecto del ambiente). Esto se debe a que, en comparación con características que tienen una relación directa en el desempeño (LF), aquellas características menos integrales (LH) pudieran tener mayor variabilidad y más susceptibilidad a las perturbaciones ambientales, así como en ambientes heterogéneos. Como *S. occidentalis* presenta diferentes niveles de arborealidad a lo largo de diferentes poblaciones, un fenotipo más flexible que pudiera desempeñarse en muchos habitats sería ventajoso para la especie (Buckley *et al.*, 2009). Al encontrar diferencias significativas en algunas extremidades posteriores de la misma raza

cromosómica en distintos ambientes (LF y LMT), las cuales influyen bastante en la locomoción y uso de hábitat (Irschick *et al.*, 2005), es indicativo de las fuerzas locales y el efecto que ejerce por encima de los componentes genéticos. Sin embargo, para LT no se encontraron diferencias entre razas iguales, pero sí entre interacciones de razas distintas, lo que podría significar que para este atributo la inercia filogenética ha sido más fuerte que el uso de hábitat. De manera contrastante, el análisis de LMT únicamente encontró diferencias en dos poblaciones de la misma raza, entre FM2-FM2, así que, con precaución, podríamos sugerir que las diferencias en el uso de hábitat superan la inercia filogenética para este atributo particular.

El hecho que el tamaño de la LSDEP en el sitio 1 sobresalga puede estar relacionado más a la raza cromosómica (F5+6), ya que en el otro sitio (2) también de vegetación predominante de matorral xerófilo no se presenta un aumento de acuerdo a la tendencia encontrada anteriormente, sin embargo, esta predicción podría ser resuelta comparando medias con otro sitio de estudio perteneciente a la raza F5+6 o realizando un experimento como el de Smith *et al.*, (1994), quienes sugieren que las diferencias observadas en dos poblaciones de *Sceloporus jarrovi* sometidas a un experimento de jardín común, se deben más a su potencial genético en lugar de la condición del ambiente. También, en un estudio de *A. oculatus* en la isla de Dominica, Thorpe *et al.*, (2005) encontraron que diferencias poblacionales en extremidades, dedos y largo de la cabeza fueron retenidas cuando las lagartijas crecieron en un jardín común, sugiriendo que la variación geográfica en estos atributos tenía fuerte base genética. Por otro lado, la gran diferencia entre FM1-FM2, así como entre FM2 y el resto de las razas (en menor magnitud), puede tener relación con el tipo de percha preferida en estos ambientes, como ya se ha demostrado la importancia de la longitud de los dedos posteriores para un mejor agarre en especies arbóreas (Teixeira-Filho *et al.*, 2001).

En cuanto a los atributos de las extremidades anteriores existen bastantes diferencias: los tamaños de la LH mantienen la tendencia, excepto por el caso similar donde los individuos del sitio 1 (F5+6) tienen húmeros ligeramente más grandes que los individuos del sitio 7 (S) sin ser mayores a los de la misma raza (S) en los sitios 6 y 8; así, como la LH de F5+6 no es mayor a todas las de los sitios S, en este atributo relacionado al uso de hábitat se podría inferir que las diferencias ambientales fueron causantes de ese alargamiento de LH en el sitio 1. Esta

explicación concuerda con lo reportado por Collar *et al.* (2010), donde el uso de hábitat ha tenido fuertes efectos en la evolución de la forma corporal y de extremidades de las lagartijas de la familia Agamidae, sugiriendo que los hábitats contribuyen diferentemente a la diversificación ecológica. Encontrando fuerte variación asociada al hábitat en atributos LT, LF, LMT, LH, LR, LMC.

Para LR el orden observado anteriormente se pierde quedando el sitio 8 (S) como de mayor tamaño, seguido por el sitio 7 (S), sitio 1 (F5+6), sitio 2 (FM1), sitio 4 (FM2), sitio 3 (FM2) y por último los sitios 5 (FM2) y 6 (S) siendo los más pequeños; cabe notar que las lagartijas del sitio 6 (S) habían presentado un mayor tamaño en varios atributos, pero, en cuanto a la longitud del radio ha sido el atributo más corto, una explicación a esto podría ser que la heterogeneidad de los ambientes y la oportunidad de aprovechar distintos tipos de microhábitat, moldearon el tamaño de LR de acuerdo al tipo y uso de microhábitats. Las diferencias morfológicas observadas entre cuatro poblaciones de *Urosaurus ornatus* ocupando microhábitats distintos (arbóreo, peñasco, abierto, cañón) probablemente sean el resultado de procesos adaptativos (Herrel *et al.*, 2001). Sin embargo, debemos tomar en cuenta que para LH y LR no existieron diferencias significativas en las interacciones entre mismas razas, pero sí entre razas distintas, así que no se podría afirmar que el ambiente ni la inercia filogenética son la fuerza con mayor peso en estos atributos, aunque parecería que están más determinados por el uso de hábitat ya que se ven relacionados con las capacidades motoras y de desplazamiento horizontal en lagartijas (Russel y Bels, 2001).

Para LMC y LCDEA, encontramos diferencias entre la misma raza (FM2) y entre razas distintas, lo que sugiere que en estos atributos funcionarían de manera conjunta ambas fuerzas derivadas tanto del uso de hábitat como de la inercia filogenética. Sin embargo, observamos bastante variación en el tamaño de los atributos respecto a su raza: en la LMC, el mayor tamaño también se encontró en las lagartijas del sitio 8 (S), seguido del sitio 2 (FM1), sitio 1 (F5+6), sitios 5 (FM2) y 6 (S), sitio 7 (S), sitio 3 (FM2) y en sitio 4 (FM2) las medias más pequeñas; finalmente para LCDEA, el orden fue: sitio 8 (S), sitio 2 (FM1), sitios 5 (FM2) y 6 (S), sitio 7 (S), sitio 1 (F5+6), sitio 3 (FM2) y sitio 4 (FM2). Por lo tanto, vemos un indicio que nos sugiere que la adaptación local moldea algunas características relacionadas con un mejor agarre (LMC y LCDEA) tomando en cuenta una percha óptima

en los distintos microhábitats que estos sitios pueden presentar a las lagartijas, pero, sin dejar de lado la probable inercia filogenética que estos atributos cargarían. De manera similar a aquellos resultados de los experimentos de jardín común llevados a cabo en el género *Sceloporus* (Sinervo y Adolph, 1989; Sinervo, 1990; Ferguson y Talent, 1993). Donde cada uno de estos estudios encontró evidencia de las diferencias entre poblaciones que pueden reflejar diferencias genéticas, así como la evidencia de fuerzas del ambiente.

Rubio (2005), encontró que las razas de *S. grammicus* difieren en la estructura del hábitat que utilizan, separando a las razas F5 y F5+6 del resto de las razas, indicando que estas dos razas están asociadas al uso de perchas en los árboles y a un hábitat con escasa presencia de rocas. En contraste, las razas HS, LS, F6, FM1, FM2 y FM3 estando asociadas a ambientes con mayor porcentaje de rocas, pastos y hierbas (un escaso uso de árboles para perchar), así como la preferencia de escondites de tipo vegetal. Sus análisis indicaron que la raza FM2 es la que presenta las extremidades más cortas de todas las razas, concordando con lo encontrado en este estudio, sin embargo, nosotros observamos a la raza S y la raza F5+6 como aquellas con las cabezas más altas, anchas y alargadas, no correspondiendo a lo encontrado por sus análisis donde las razas F5, F6, LS y FM1 fueron las de medidas más grandes (Rubio, 2005).

Por el contrario, se han encontrado que diversas especies de lagartijas exhiben especializaciones morfológicas que mejoran su desempeño en los microhábitats que usan (Kohlsdorf *et al.*, 2001; Melville y Swain, 2000). Por ejemplo, Hopkins y Tolley (2011), sugieren que las diferencias morfológicas (extremidades, patas, cola y ancho de la cabeza) entre los morfos del camaleón *Bradypodion pumilum*, se deben a las diferencias en hábitat, ya que, aquellos morfos de hábitats abiertos presentan extremidades relativamente más largas, pero patas y dedos más pequeños que los morfos de hábitats cerrados. Esto mejoraría la locomoción en espacios abiertos, siendo útil para huir de depredadores, mientras que los dedos pequeños de las razas arbóreas permitirían una mayor estabilidad en la percha. Esos dos morfos tienen una fuerte relación a la estructura del hábitat, y es improbable que la plasticidad fenotípica sea la explicación, ya que se han realizado experimentos de jardín común en *Bradypodion* que no muestran evidencia de plasticidad (Miller y Alexander, 2009).

En otro estudio, hembras de *S. grammicus* de seis localidades asociadas principalmente a vegetación de pino-encino, pino-matorral xerófilo y matorral xerófilo, fueron encontradas usando microhábitats abiertos con suelo desnudo y además presentaron extremidades más largas, esto en comparación con las hembras de dos localidades asociadas a vegetación de matorral xerófilo que se encontraron en microhábitats compuestos de rocas y una mayor cantidad de cobertura vegetal, donde sus extremidades un poco más cortas no se ven tan afectadas (Leyte-Manrique *et al.*, 2017). Las similitudes encontradas en el uso de microhábitat entre poblaciones distintas podrían ser un reflejo de su historia evolutiva (Leyte-Manrique, 2011).

Factores ecológicos

De manera contrastante a otros experimentos de jardín común mencionados previamente, se ha encontrado que tres especies de lacértidos: *Lacerta bedriagae*, *Podarcis sicula* y *P. tiliguerta* difirieron significativamente en su morfometría y la preferencia por el microhábitat, tanto en su hábitat original como en los microhábitats en el experimento de jardín común, además de existir desplazamiento de nicho de *P. tiliguerta* por parte de agresión causada por *P. sicula* cuando ambas especies se encuentran (Vanhooydonck *et al.*, 2000). También se ha encontrado que organismos de *Sceloporus occidentalis* de hábitats distintos y separados geográficamente, exhiben un alto grado de plasticidad en su comportamiento y una tendencia a escoger sitios de percha similares cuando se les coloca en ambientes similares (Asbury y Adolph, 2007).

Además, si el número de especies emparentadas que ocurren es mayor en unos tipos de hábitats que en otros, entonces, la partición de recursos podría llevar a divergencia adaptativa. De manera similar, algunos hábitats pueden tener mayor número de especies de otros taxa compitiendo por alimento, lo que podría limitar la habilidad de las lagartijas para diversificarse (Collar *et al.*, 2010). Como en el caso de los lacértidos de la isla de Córcega, donde se aprecia que, si dos especies emparentadas tienen preferencia por un tipo de microhábitat, una de ellas se desplaza a un tipo de microhábitat secundario, o a una altitud mayor. Esto sugiere que la elección del microhábitat no está restringida por factores externos como la depredación, pero en caso de existir competencia interespecífica, esta puede ser un factor determinante (Vanhooydonck *et al.*, 2000).

En cuanto a experimentos relacionados con estacionalidad, se descubrió que en primavera *Sceloporus undulatus* pasaba la mayoría de tiempo en áreas rocosas que usualmente recibían la luz directa del sol, mientras que más avanzado el año (a finales de verano e inicios de otoño) las lagartijas se lograban encontrar en árboles y otros hábitats sombreados (Angert *et al.*, 2002). Incluso, se ha reportado variación en el uso de hábitat en *S. occidentalis* relacionado a la ontogenia, donde individuos juveniles mostraron una preferencia de percha en rocas mientras que los adultos preferían perchar en pastos (Lambert *et al.*, 2013).

Algunos hábitats pueden imponer restricciones funcionales más severas que otros, llevando así a una diversificación resistente a la selección que alejaría a aquellas características morfológicas consideradas como óptimas para ese hábitat (Butler y King, 2004). Así, las superficies terrestres podrían imponer restricciones funcionales más débiles y permitir una diversificación de la morfología por adaptación para otras funciones (Alfaro *et al.*, 2005).

Ante presiones selectivas, la plasticidad fenotípica permitiría una adaptación rápida (incluso en el transcurso de la vida de un individuo), beneficiando la adecuación de las especies que experimentan cambios frecuentes en su ambiente e incrementando la supervivencia en condiciones heterogéneas o cambiantes y así poder ser asimilados genéticamente o epigenéticamente por la selección natural (Lande, 2009). Sin embargo, en *S. undulatus*, experimentos con el diámetro de percha no parecen estimular diferencias plásticas en la longitud de extremidades (Rosier y Langkilde, 2012).

Explorar si la plasticidad puede moldear la longitud de las extremidades en algunas especies de lagartijas podría ayudar a comprender cuáles son y en qué situaciones actúan las fuerzas que determinan el tamaño de dichos atributos, así como reconocer su importancia ecológica y lograr predecir cómo responderán las poblaciones ante perturbaciones ambientales.

Conclusión

Nuestros resultados respaldan la idea de fuerzas conjuntas moldeando a los atributos morfométricos en las hembras de *S. grammicus*, donde todos los atributos presentan un grado de inercia filogenética asociada con su raza cromosómica, pero, la adaptación local moldea con mayor fuerza la morfología.

Literatura citada

Abrams, P.A. (1987). Alternative models of carácter displacement and niche shift. 2. Displacement when there is competition for a single resource. *American Naturalist*, 130: 271-282.

Alfaro, M.E., Bolnick, D.I. y Wainwright, P.C. (2005). Evolutionary consequences of many-to-one mapping of jaw morphology to mechanics in labrid fishes. *The American Naturalist*, 165(6): E140-E154.

Angert, A.L., Hutchison, D., Glossip, D. y Losos, J.B. (2002). Microhabitat use and thermal biology of the collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and the fence lizard (*Sceloporus undulatus hyacinthinus*) in Missouri glades. *Journal of Herpetology*, 36(1): 23-29.

Arévalo, E., Casas, G., Davis, S.K., Lara, G. y Sites, J.W. (1993). Parapatric Hybridization between Chromosome Races of the *Sceloporus grammicus* Complex (Phrynosomatidae): Structure of the Ajusco Transect. *Copeia*, 1993: 352–372.

Arévalo, E., Davis, S.K. y Sites, J.W. (1994). Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*, 43(3): 387-418.

Arévalo, E., Porter, C., González, A., Mendoza, F., Camarillo, J. y Sites, J. (1991). Population Cytogenetics and Evolution of the *Sceloporus grammicus* Complex (Iguanidae) in Central Mexico. *Herpetological Monographs*, 5: 79-115.

Arnold, E.N. (1998). Structural niche, limb morphology and locomotion in lacertid lizards (Squamata, Lacertidae); a preliminary survey. *Bulletin-Natural History Museum Zoology Series*, 64: 63-90.

Asbury, D.A. y Adolph, S.C. (2007). Behavioural plasticity in an ecological generalist: microhabitat use by western fence lizards.

Atkinson, D. (1996). Ectotherm life-history responses to developmental temperature. *Animals and temperature: Phenotypic and evolutionary adaptation*, 183-204.

Atwood, K.C., Schneider, I.K y Ryan, F.J. (1951). Periodic selection in *Escherichia coli*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 37: 146-155).

Barros, F.C., Herrel, A. y Kohlsdorf, T. (2011). Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards?. Journal of Evolutionary Biology, 24(11): 2423-2433.

Bastiaans, E. (2013). Variation in Reproductive Behavior and Sexual Signals Within and Among Populations of an Incipiently Speciating Lizard (Ph.D. dissertation), University of California Santa Cruz, CA.

Benton, M.J. (1996). Diversification and extinction in the history of life. Science, 268: 52–58.

Buckley, C.R., Irschick, D.J. y Adolph, S.C. (2009). The contributions of evolutionary divergence and phenotypic plasticity to geographic variation in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. Biological Journal of the Linnean Society, 99(1): 84-98.

Buckley, C.R., Jackson, M., Youssef, M., Irschick, D.J. Adolph, S.C. (2007). Testing the persistence of phenotypic plasticity after incubation in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. Evolutionary Ecology Research, 9: 169-183.

Butler, M.A. y King, A.A. (2004). Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. The American Naturalist, 164(6): 683-695.

Calsbeek, R., Smith, T.B, y Bardeleben, C. (2007). Intraspecific variation in *Anolis sagrei* mirrors the adaptive radiation of Greater Antillean anoles. Biological Journal of the Linnean Society, 90: 189-199.

Campbell, T.S. y Echternacht, A.C. (2003). Introduced species as moving targets: changes in body sizes of introduced lizards following experimental introductions and historical invasions. Biological Invasions, 5(3): 193-212.

Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M.G. (2010). Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. México, DF: CONABIO: Fundación para la Reserva de la Biósfera Cuicatlán; Puebla, Pue.: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Collar, D.C., Schulte, J.A., O'meara, B.C. y Losos, J.B. (2010). Habitat use affects morphological diversification in dragon lizards. *Journal of evolutionary biology*, 23(5): 1033-1049.

Day, T. (2000). Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *The American Naturalist*, 155, 790-803.

Du, W.G., Ji, X., Zhang, Y.P., Xu, X.F. y Shine, R. (2005). Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 443–453.

Endler, J.A. (1977). *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, New Jersey.

Falconer, D.S. y Mackay, T.F. (1996). *C*. 1996. *Introduction to quantitative genetics*, 4.

Faria, R. y Navarro, A. (2010). Chromosomal speciation revisited: rearranging theory with pieces of evidence. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(11): 660-668.

Ferguson, G.W. y Talent, L.G. (1993). Life-history traits of the lizard *Sceloporus undulatus* from two populations raised in a common laboratory environment. *Oecologia*, 93(1): 88-94.

Futuyma D.J., y Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.

García-Ramos, G. y Kirkpatrick, M. (1997). Genetic Models of Adaptation and Gene Flow in Peripheral Populations. *Evolution*, 51(1): 21-28.

Garland, T. Jr. y Losos, J.B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. pp. 240–302 en: Wainwright, P.C. y Reilly, S.M. Eds., *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press: Chicago, Illinois.

Gavrilets, S. y Losos, J.B. (2009). Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*, 323(5915): 732-737.

Goodman, B.A. e Isaac, J.L. (2008). Convergent body flattening in a clade of tropical rock-using lizards (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94(2): 399-411.

Gould, S.J. (1989). *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Penguin Books. Londres, Reino Unido.

Greene, H.W. (1986). Diet and arboreality in the emerald monitor, *Varanus prasinus*, with comments on the study of adaptation. *Fieldiana Zoology New Series*, 31: 1-2.

Guillette, L.J. Jr. y Bearce, D.A. (1986). The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 89: 31-39.

Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*. Longmans & Green. Londres, Reino Unido.

Hall, W. (1973). *Comparative Population Cytogenetics, Speciation, and Evolution of the Iguanid Lizard Genus Sceloporus* (Ph.D. dissertation), Harvard University, Cambridge, MA.

Hedrick, P.W. (1986). Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1): 535-566.

Hereford, J. (2009). A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness Trade-Offs. *The American Naturalist*, 173(5): 579-588.

Herrel, A., Damme, R.V., Vanhooydonck, B. y Vree, F.D. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4): 662-670.

Hopf, F.A., Valone, T.J. y Brown, J.H. (1993). Competition theory and the structure of ecological communities. *Evolutionary Ecology*, 7: 142-154.

Hopf, F.A., Valone, T.J. y Brown, J.H. (1993). Competition theory and the structure of ecological communities. *Evolutionary Ecology*, 7(2): 142-154.

Hopkins, K.P. y Tolley, K.A. (2011). Morphological variation in the Cape Dwarf Chameleon (*Bradypodion pumilum*) as a consequence of spatially explicit habitat structure differences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(4): 878-888.

Irschick, D.J. y Garland Jr, T. (2001). Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1): 367-396.

Irschick, D.J. y Losos, J.B. (1999). Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *The American Naturalist*, 154(3): 293-305.

Irschick, D.J., Vanhooydonck, B., Herrel, A. y Meyers, J. (2005). Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(2): 211-221.

Jasmin J.N. y Kassen, R. (2007). On the experimental evolution of specialization and diversity in heterogeneous environments. *Ecology Letters*, 10(4): 272-281.

Jiménez-Cruz, E., Ramírez-Bautista, A., Marshall, J.C., Lizana-Avia, M. y Nieto-Montes de Oca, A. (2005). Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, México. *The Southwest Naturalist*, 50: 178–187.

Johnson, M.A., Kirby, R., Wang, S. y Losos, J.B. (2006). What drives variation in habitat use by *Anolis* lizards: habitat availability or selectivity?. *Canadian Journal of Zoology*, 84(6): 877-886.

de Jong, G. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166(1): 101-118.

Kamath, A. y Losos, J.B. (2017) Does ecological specialization transcend scale? Habitat partitioning among individuals and species of *Anolis* lizards. *Evolution*, 71(3): 541-549.

Kawecki, T.J. y Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225-1241.

- Kirkpatrick, M. y Barton, N. (2006). Chromosome Inversions, Local Adaptation and Speciation. *Genetics*, 173: 419-434.
- Kohlsdorf, T., Garland Jr, T. y Navas, C.A. (2001). Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. *Journal of morphology*, 248(2): 151-164.
- Kolbe, J.J. y Losos, J.B. (2005). Hind-limb length plasticity in *Anolis carolinensis*. *Journal of Herpetology*, 39(4): 674-678.
- Lambert, M.R., Yasuda, C.M. y Todd, B.D. (2013). Ontogenetic shift in habitat use in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) in Northern California. *Herpetological Review*, 44(4).
- Lande, R. (1976). Natural Selection and Random Genetic Drift in Phenotypic Evolution. *Evolution*, 30(2): 314-334.
- Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22(7): 1435-1446.
- Leyte-Manrique, A. (2011). Especiación en el complejo *Sceloporus grammicus*, evidencias morfológicas y ecológicas (Doctoral dissertation, Tesis, Doctorado Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca).
- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Mata-Silva, V. y Marshall, J.C. (2017). Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integrative zoology*, 12(3): 198-210.
- Losos, J.B. (2009). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California.
- Losos, J.B., Creer, D.A., Glossip, D., Goellner, R., Hampton, A., Roberts, G., Haskell, N., Taylor, P., Ettlign, J. (2000). Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution*. 54:301–305.
- Losos, J.B., Schoener, T.W., Warheit, K.I. y Creer, D. (2001). Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. *Genetica*, 112-113: 399-416.

Losos, J.B., Warheitf, K.I. y Schoener, T.W. (1997). Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis lizards*. *Nature*, 387: 70-73.

Malhotra, A., y Thorpe, R.S. (1997). Microgeographic variation in scalation of *Anolis oculatus* (Dominica, West Indies): A multivariate analysis. *Herpetologica*, 53: 49-62.

Melville, J. y Swain, R.O.Y. (2000). Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(4): 667-683.

Michaud, E.J., y Echternacht, A.C. (1995). Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *Journal of Herpetology*, 29: 86-97.

Miller, A.K. y Alexander, G.J. (2009). Do dwarf chameleons (Bradypodion) show developmental plasticity?. *African Zoology*, 44(1): 45-54.

Monter, C.R. (2016). Variación morfológica asociada con los patrones de coloración de la garganta y los parches ventrales en la lagartija del mesquite *Sceloporus grammicus*, en el municipio de Singuilucan, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. UNAM.

Mousseau, T. A. y Roff, D. A. (1986). Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59: 181-197.

Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9): 481-486.

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. *Population Ecology*, 56(4): 605-618.

Pérez-Mendoza, H.A., Zúñiga-Vega, J.J., Zurita-Gutiérrez, Y.H., Fornoni, J., Solano-Zavaleta, I., Hernández-Rosas, A.L. y Molina-Moctezuma, A. (2013a). Demographic

importance of the life-cycle components in *Sceloporus grammicus*. *Herpetologica*, 69(4): 411-435.

Pérez-Mendoza, H.A. (2013b). Exploración intraespecífica de la hipótesis del continuo rápido-lento de evolución de historias de vida en la lagartija *Sceloporus grammicus*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, 158 pp.

Rainey, P.B. y Travisano, M. (1998). Adaptive radiation in a heterogeneous environment. *Nature*, 394: 69-72.

Ramírez-Bautista, A., Jiménez-Cruz, E. y Marshall, J. (2004). Comparative life history for populations of the *Sceloporus grammicus* complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Western North American Naturalist*, 64, 175–183.

Ramírez-Bautista, A., Maciel-Mata, C.A. Y Martínez-Morales, M.A. (2005). Reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Pachuca, Hidalgo, México. *Acta Zoológica Sinica*, 51: 998-1005.

Reznick, D.N. y Ghalambor, C.K. (2001). The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, 112-113: 183-198.

Roberts, P.A. (1976). The genetics of chromosomal aberration, pp. 67-184 en: *The Genetics and Biology of Drosophila*, editado por: Ashburner, M. y Novitski, E. Academic Press, New York.

Roitberg, E.S., Eplanova, G.V., Kotenko, T.I., Amat, F., Carretero, M.A., Kuranova, V.N, Bulakhova, N.A., Zinenko, O.I. y Yakovlev, V.A. (2015). Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: Testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 613–629.

Rosier, R.L. y Langkilde, T. (2012). Absence of climbing-induced limb length plasticity in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology*, 46(2): 162-166.

Roughgarden, J.D. y Fuentes, E. (1977). The Environmental Determinants of Size in Solitary Populations of West Indian *Anolis* Lizards. *Oikos*, 29(1): 44-51.

Rubio, P.I. (2005). Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso de hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F.

Rundle, H.D. y Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters*, 8(3): 336-352.

Russel, A.P. y Bels, V. (2001). Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 131(1): 89-112.

Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T. y Tinevez, J.Y. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7): 676-682.

Schlichting, C.D. (2002). Origins of differentiation via phenotypic plasticity. *Evolution and Development*, 5(1): 98-105.

Sinervo, B. (1990). Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia*, 83(2): 228-237.

Sinervo, B. y Adolph, S.C. (1989). Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*, 78(3): 411-419.

Sites Jr, J.W. (1983). Chromosome Evolution in the Iguanid Lizard *Sceloporus grammicus*. I. Chromosome Polymorphisms. *Evolution*, 37, 38-53.

Sites Jr, J.W., Barton, N.H. y Reed, K.M. (1995). The Genetic Structure of a Hybrid Zone Between Two Chromosome Races of the *Sceloporus grammicus* Complex (Sauria, Phrynosomatidae) in Central Mexico. *Evolution*, 49, 9-36.

Sites Jr, J.W. y Greenbaum, I.F. (1983). Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. II. Allozyme variation. *Evolution*, 54-65.

Slatking, M. (1985). Rare Alleles as Indicators of Gene Flow. *Evolution*, 39(1): 53-65.

Smith, G.R., Ballinger, R.E. y Nietfeldt, J.W. (1994). Elevational variation of growth rates in neonate *Sceloporus jarrovi*: an experimental evaluation. *Functional Ecology*: 215-218.

Taper, M.T. y Case, T.J. (1994). en *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 8 (eds. Futuyma, D.J. y Antonovics, J.) 63–109 (Oxford University Press, Oxford, 1994).
Vinegar, M.B. (1975). Demography of The Striped Plateau Lizard, *Sceloporus Virgatus*. *Ecology*, 56: 172-182.

Teixeira-Filho, P., Rocha-Barbosa, O., Paes, V., Carbalho, R.S. y de Almeida, J.R. (2001). Ecomorphological relationships in six lizard species of Restinga da Barra da Maricá, Río de Janeiro, Brazil. *Revista chilena de anatomía*, 19(1): 1-6.

Thorpe, R.S., Reardon, J.T. Malhotra, A. (2005). Common garden and natural selection experiments support ecotypic differentiation in the Dominican anole (*Anolis oculatus*). *American Naturalist*, 165: 495-504.

Tinkle, D.W. y Ballinger, R.E. (1972). *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53(4): 570-584.

Tinkle, D.W. y Dunham, A.E. (1986). Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, 1-18.

Tinkle, D.W., Dunham, A E. y Congdon, J.D. (1993). Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long - term study. *Ecology*, 74(8): 2413-2429.

Toyama, K.S. (2017). Interaction Between Morphology and Habitat Use: A Large-Scale Approach in Tropidurinae Lizards. *Breviora*, 554(1), 1-20.

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

Wainwright, P.C. (1994). Functional morphology as a tool in ecological research. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, 42-59.

Vanhooydonck, B., Van Damme, R. y Aerts, P. (2000). Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*, 14(3): 358-368.

Vitt, L.J. (1981). Lizard Reproduction: Habitat Specificity and Constraints on Relative Clutch Mass. *The American Naturalist*, 117(4): 506-514.

Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. pp 4. Princeton University Press, New Jersey.

Zani, P.A. (2000). The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of evolutionary biology*, 13(2): 316-325.

Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C. y Brown, J.H. (2012). A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1734): 1840-1846.

Anexo

Anexo 1. Medias de cada atributo para los sitios de estudio. El número entre paréntesis es la desviación estándar de cada media.

Atributo	Sitios							
	1	2	3	4	5	6	7	8
LHC	48.37 (4.12)	47.07 (5.52)	45.08 (6.04)	44.94 (7.76)	44.04 (5.70)	53.23 (5.96)	49.83 (7.59)	57.82 (9.59)
AC	7.56 (0.73)	7.04 (1.06)	6.62 (1.26)	6.84 (1.04)	6.85 (0.91)	7.93 (1.16)	7.65 (1.07)	9.38 (1.65)
LC	10.85 (1.05)	10.62 (1.45)	10.01 (1.57)	10.15 (2.11)	9.78 (1.47)	11.74 (1.28)	10.86 (1.29)	13.12 (2.39)
AnC	9.75 (0.98)	9.53 (1.19)	9.03 (1.31)	8.62 (1.37)	8.74 (1.04)	10.67 (1.13)	9.71 (2.01)	11.82 (1.92)
LF	9.82 (0.89)	9.40 (1.24)	8.72 (1.24)	8.53 (1.62)	7.77 (1.08)	10.46 (1.02)	10.04 (1.29)	11.30 (1.92)
LT	7.65 (0.66)	7.45 (1.00)	6.62 (1.01)	6.59 (1.29)	6.06 (0.82)	8.11 (0.95)	8.12 (1.25)	8.99 (1.65)
LMT	4.00 (0.72)	3.74 (0.63)	3.67 (0.69)	3.39 (0.75)	3.86 (0.86)	4.35 (0.75)	4.22 (0.69)	4.42 (0.79)
LSDEP	3.63 (0.85)	3.51 (0.57)	3.27 (0.62)	2.89 (0.63)	3.24 (0.85)	3.87 (0.58)	3.57 (0.61)	4.11 (0.73)
LHC	7.82 (0.84)	7.73 (1.02)	6.73 (1.23)	6.59 (1.17)	5.98 (0.77)	8.33 (1.06)	7.82 (1.06)	9.44 (1.83)
LR	6.27 (0.80)	6.19 (1.05)	5.07 (0.99)	5.24 (0.98)	5.04 (0.82)	6.12 (0.91)	6.37 (1.19)	7.26 (1.42)
LMC	2.81 (0.42)	2.78 (0.49)	2.47 (0.57)	2.18 (0.48)	2.67 (0.48)	2.95 (0.56)	2.59 (0.49)	3.23 (0.66)
LCDEA	3.25 (0.53)	3.13 (0.61)	3.00 (0.55)	2.69 (0.67)	3.30 (0.89)	3.52 (0.64)	3.27 (0.56)	3.89 (0.78)